

А.Б. Савинов

АКТИВНОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

А.Б. Савинов

АКТИВНОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ

Учебное пособие

Рекомендовано методической комиссией
Института биологии и биомедицины для студентов ННГУ,
обучающихся по направлениям подготовки 06.03.01 «Биология»,
05.03.06 «Экология и природопользование»

Нижний Новгород
2024

УДК 573.22:575.8:574
ББК Е 071.3
С 13

Рецензенты:

докт. биол. наук **В.А. Воденеев**
канд. биол. наук **И.Н. Калашников**

Савинов А.Б.

С 13 **Активность и эволюция биосистем:** Учебное пособие. – Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2024. – 105 с.

ISBN 978-5-91326-884-6

Материалы учебного пособия призваны показать, что в современных условиях изучение биологических дисциплин, особенно интегративных – теории эволюции и экологии – целесообразно основывать на методологии системно-кибернетического подхода. Исходя из этого, в пособии изложены вопросы организации, функционирования и эволюции биологических систем разных уровней (организменного, популяционного, биоценотического) в группах организмов различных рангов и царств живой природы в аспекте их активности. В пособии подробно излагаются и обобщаются современные представления о методах исследования активности биосистем на примерах реальных видов организмов, их популяций. Рассматриваются прикладные аспекты биосистемологии (системные аспекты биоиндикации и экологического мониторинга в свете методов исследования активности биосистем).

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки 06.03.01 – Биология, 05.03.06 – Экология и природопользование, для преподавателей-биологов, а также для студентов и преподавателей других факультетов, на которых изучаются теория систем и управления, кибернетика.

Ответственный за выпуск:
председатель методической комиссии ИББМ ННГУ
к.б.н., доцент **Е.Л. Воденеева**

ISBN 978-5-91326-884-6

УДК 573.22:575.8:574
ББК Е 071.3

© Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2024
© Савинов А.Б., 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. Биосистемы: организация, активность, классификация, эволюция.....	9
1.1. Системно-кибернетический подход к проблемам эволюционной биологии. Философские основания системно-кибернетического подхода	9
1.2. Биологические системы (биосистемы), их организация, функционирование и классификация	12
1.3. Активность биосистем как фактор их онтогенеза и эволюции.....	29
Глава 2. Развитие представлений об активности растительных систем, ее роли в филоценогенезе и методах определения в экосистемах.....	44
2.1. Ценотипический подход.....	44
2.2. Фитогенно-полевой подход	47
2.3. Статусный подход.....	59
2.4. Эргонтический подход	62
2.5. Сопоставление подходов к оцениванию активности растений и растительных систем	68
Глава 3. Активность животных, ее эколого-эволюционная роль и методы определения в экосистемах	72
3.1. Активность беспозвоночных	73
3.2. Активность позвоночных	76
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	88
ГЛОССАРИЙ.....	92
КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ	94
ЛИТЕРАТУРА	95

После опубликования книги «Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии)» (Савинов, 2006), вопросы, касающиеся организации, функционирования и эволюции биосистем разных таксономических групп и уровней в различных царствах живой природы, активно рассматривались и развивались автором при выполнении ряда теоретических и прикладных исследований, в том числе в аспектах проблем симбиогенеза и активности биосистем, при проведении лекционных и практических занятий со студентами Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, а также в ходе выступлений с докладами на различных научных мероприятиях и дискуссий с коллегами. С учетом этого и новых публикаций в области биосистемологии, в том числе авторских, подготовлено данное пособие, и автор полагает, что оно, как научная книга, будет полезно не только обучающимся, но и специалистам в различных научных областях знаний, а также практикам.

Сложности познания филогенеза живых организмов и формирования рациональной теории эволюции во многом обусловлены противоречивыми представлениями о движущих силах и механизмах эволюционного процесса. В частности, в разное время и разными специалистами к движущим силам эволюции организмов были, например, отнесены: дупликация генов (Оно, 1973), естественный отбор (Яблоков, Юсуфов, 2006), совокупность экосистемных и космических факторов (Красилов, 1986), структурно-функциональные проявления живой клетки (т.е. «сама жизнь») (Камшилов, 1972), активность организмов (Камшилов, 1970; Чайковский, 2006, 2008; Зусмановский, 2007). При этом многие исследователи, начиная с Ламарка и Дарвина, осознают значение совместного влияния на адаптациогенез диалектически взаимосвязанных эндо- и эктогенетических факторов, т.е. особенностей организации представителей данного биологического вида и условий его обитания.

С другой стороны, важным отличием живого организма от неживого объекта является то, что «при обмене веществ организмы поддерживают свой системный гомеостаз (то есть сохраняют динамическое постоянство своей организации), активно (выделено мной – А.С.) контролируя процессы метаболизма и делая их направленными и избирательными» (Иорданский, 2011, с. 9). А сопровождающая обмен веществ «борьба за существование охватывает все формы активности особей (выделено мной – А.С.), направленные на поддержание жизни и размножение» (Яблоков, Юсуфов, 2006, с. 131). При этом возникает «нестатистическая упорядоченность изменчивости» организмов и «на жернова отбора приходит не хаотическая масса» (Мейен, 2007, с. 230), а совокупность активных, гомеостатических систем с индивидуальными отличиями в организации и метаболизме (поведении). Поэтому не случайно академик И.И. Шмальгаузен (1968) особо

выделил в кибернетическом механизме эволюции популяции (как элемента биогеоценоза) передачу обратной информации через фенотипы, проявляющихся в активности особей. Солидарность с такой позицией была отражена в наших теоретических работах и эмпирических исследованиях фенотипической изменчивости растений (Савинов, 2016б; Никитин, Савинов, 2016в, 2017а).

Вообще, отношение современных авторов к проблеме активности материальных систем крайне неоднозначно и непоследовательно. Несмотря на широчайшее использование термина «активность» (Чайковский, 2008; Чепинога, Росбах, 2008; Гринченко, 2011; Федорович, 2011; Бабич, Ушакова, 2012; Польшова, Бажинова, 2012; Рыженко, 2012; Минвалиев, Павлова, 2015; и многие др.), общего определения этого понятия в современной литературе нет (Савинов, 2015б, 2016б) и даже считается (Чайковский, 2008), что такое определение дать крайне затруднительно, а потому приемлемо чисто интуитивное понимание активности как всеохватывающей сущности организации и развития материальных систем. Очевидно, поэтому было высказано мнение, что понятие «активность» стоит в ряду «лишних сущностей», отражающих представления о каких-то сверхъестественных силах,двигающих эволюцию (Марков, 2011).

Однако важно отметить, что проблема активности адаптирующихся систем, к которым принадлежат и живые организмы, еще ранее рассматривалась многими исследователями (прежде всего философами) как в онтогенетическом, так и в эволюционном аспектах (Бернштейн, 1966; Кардашева, 1966; Кремянский, 1969; Двинская, 1973; Ляхова, 1979). В результате, в частности были сформированы представления о том, что «активность выступает как наиболее общая всеохватывающая характеристика живых организмов и систем» (Бернштейн, 1966, с. 329), которая «подразумевает направленность воздействия и, по-видимому, является выражением прогрессирования (биологической – А.С.) системы в процессе ее развития» (Кардашева, 1966, с. 26). И самым главным, как мне представляется, стал вывод о том, что активность живого организма – это «вся динамика целенаправленной борьбы (за существование – А.С.) посредством целесообразных механизмов» (Бернштейн, 1966, с. 329).

Но с этими и подобными положениями, сформулированными в ходе философского осмысления проблемы активности, биологи не знакомы, хотя прямо или косвенно давно исследуют, например, активность растений и животных (Юрцев, 1966, 1968, 1982; Малышев, 1973; Катенин, 1974; Дидух, 1982; Свириденко, 2000; Налимова, 2003, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Федорович, 2011; Бабич, Ушакова, 2012; Польшова, Бажинова, 2012; Рыженко, 2012; Коновалова и др., 2014; Панкова, 2014; Минвалиев, Павлова, 2015). Это обусловило в дальнейшем развитие и использование концепций активности, не связанных единой философской и методологической основой, что специфически отражается на теоретических (эволюционных) и прикладных исследованиях в биологии.

Приведенные выше примеры методологических позиций, характеризующие взгляды представителей разных направлений эволюционизма, показывают, что так или иначе признается следующее: живые системы (в ракурсе всех уровней их организации) вынуждены непрерывно, активно реагировать на возникающие экологические изменения и быстро вырабатывать необходимые приспособления к условиям местообитания, а не «дождаться» появления случайных мутаций и результата действия отбора в отдаленном будущем (Савинов, 2008, 2009б). При этом согласно концепции А.М. Оловникова (2009), адаптиогенез осуществляет креатрон организма, эпигенетические механизмы которого обеспечивают активную адаптацию данного биологического вида и массовую «передачу» (в пределах вида) половым клеткам (а через них – и потомкам) информации о новых, вынужденных «упражнениях» (в широком смысле) структур организма (на всех его уровнях) в изменяющихся условиях внешней среды.

Таким образом, хотя биотические и абиотические факторы внешней среды оказывают значительное влияние на характер эволюции организмов, но их активность имеет решающее значение для адаптиогенеза: с одной стороны, «ассимилируя» необходимые элементы внешней среды, а, с другой стороны, в известной степени автономизируясь от эктогенетических факторов, организмы «организуют» свое индивидуальное и историческое развитие в пределах экологических ниш.

Автор по-прежнему убежден, что для рассмотрения активности как основного фактора эволюции жизни любой биологический объект, с одной стороны, рационально представлять системой, состоящей из закономерно взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, а с другой стороны, компонентом системы более высокого уровня. Такой подход актуален прежде всего при изучении интегративных биологических дисциплин – теории эволюции и экологии. При этом важно сознавать, что, как и в любых других областях научной деятельности, эффективность теоретических и прикладных исследований в области биологии обуславливается степенью и качеством формализации накопленных знаний о предмете исследования – биообъектах различного уровня организации. Для формализации свойств биообъектов нередко и используется системный подход, т.е. представление организмов, популяций, биоценозов и биогеоценозов в виде систем – совокупностей определенным образом взаимосвязанных элементов указанных биообъектов. Это позволяет абстрагироваться от многих частных особенностей биообъектов и сосредоточить внимание на их важных системных категориях (таких, например, как целостность, устойчивость и др.). Однако «чистый» системный подход во многом определяется субъективными взглядами исследователя на структурно-функциональную организацию рассматриваемого биообъекта. Это обусловлено тем, что исследователь, как правило, не учитывает выявляемых кибернетикой закономерностей организации и функционирования адаптирующихся систем, к которым относятся многие биообъекты. Поэтому системный подход в от-

ношении организменных и надорганизменных образований должен сочетаться с кибернетическими положениями о саморегулируемых (адаптирующихся), самоуправляемых системах, т.е. системах, организованных, функционирующих и эволюционирующих на основе особых принципов, присущих только *кибернетическим системам*, т.е. системам с процессами саморегулирования или управления (Украинцев, 1972; Чумаков, 2012). К последним относятся многие биологические, все социальные и некоторые автоматические (робототехнические) системы. Одновременно необходимо руководствоваться принципами диалектического материализма (ДМ), позволяющими занимать позицию гносеологического оптимизма, избегать метафизичности, философского агностицизма в исследованиях (Краткий..., 2004). Тем более, что положения о кибернетических системах (в частности, положения о прямых и обратных связях) согласуются с ДМ, фактически вытекают из него, т.к. диалектика есть «мышление полярностями», т.е. неразрывно связанными, взаимодействующими и всё пронизывающими противоположностями (Зеленов, 2007), благодаря которым непрерывно создаются бесчисленные противоречия, а в ходе разрешения имеющихся и возникновения новых противоречий и происходит «спиралевидно» развитие материального мира.

Представляется, что структурно-функциональные модели биообъектов, создаваемые на такой основе, будут объективнее и более значимы в эвристическом плане. Более того, автор полагает, что необходима особая наука – **биосистемология** (Савинов, 1999, 2006), *которая с позиций диалектического материализма и на основе кибернетического подхода должна изучать вопросы организации, функционирования и эволюции биологических систем разных уровней (субклеточного, клеточного, организменного, популяционного, биоценотического) в группах организмов различного ранга всех царств живой природы, а также принципы строения, функционирования и эволюции экосистем, в том числе и в условиях техногенеза.*

Несомненно, благодаря исследованиям в области биосистемологии, во-первых, будут ставиться и эффективно решаться многие теоретические и прикладные проблемы биологии и смежных областей (теории эволюции, экологии, охраны окружающей среды и безопасности жизнедеятельности, агробиологии, биотехнологии, биомедицины, космической биологии и др.); во-вторых, влияние со стороны биосистемологии будут испытывать науки, изучающие небиологические самоуправляемые (социальные, экономические и автоматические) системы и философия.

Автор признателен Ч.М. Нигматуллину, А.В. Маркову, А.А. Протасову, А.А. Махрову, А.А. Нотову, А.А. Позднякову, А.И. Раилкину за полезное обсуждение выдвинутых концепций и содействие в подборе литературы, всем, кто способствовал появлению этой книги, и с благодарностью примет отзывы о ней (по адресу: 603022, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1, ННГУ, ИББМ, кафедра экологии; sabcor@mail.ru).

БИОСИСТЕМЫ: ОРГАНИЗАЦИЯ, АКТИВНОСТЬ, КЛАССИФИКАЦИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ

1.1. Системно-кибернетический подход к проблемам эволюционной биологии.

Философские основания системно-кибернетического подхода

Некоторые ученые полагают, что предпосылками их исследований не являются какие-либо философские концепции, да и вообще в последних нет никакой необходимости. Такая позиция может быть обусловлена разными причинами. Например, до начала 90-х годов прошлого века в нашей стране десятилетиями практиковалось конъюнктурное или формальное «внедрение» диалектического материализма во все области науки и образования, что привело к дискредитации этого важного философского направления и значения философии вообще. Между тем, «имея дело с отдельным и частным, человеческий ум ищет опоры во всеобщем, вечном. Отсюда неистребимая потребность в философском знании, проливающим свет на связь единичного со всеобщим, конечного и относительного с бесконечным и абсолютным» (Белов, 1970, с. 3). Именно поэтому «философия как наука, занятая проблемами мировоззрения, изучающая самые общие законы развития всего сущего, всегда составляла и будет составлять значительную долю прогрессирующей системы знаний» (Белов, 1970, с. 3). Действительно, надо пытаться рассматривать назревшие вопросы и проблемы в разных аспектах, в том числе и с позиций философии, поскольку ценность философского анализа особенно велика на стадии формировании строгих научных методологий и методов (Чумаков, 2011), когда научный аппарат той или иной области знания создается, а затем совершенствуется.

С позиций диалектического материализма окружающий нас мир является совокупностью материальных объектов и процессов, из противоречивого взаимодействия которых складываются объективные (не зависящие ни от чьей воли) законы, ими управляющие (Краткий..., 2004). Диалектика как мышление полярностями (Зеленов, 2007) подразумевает обязательное рассмотрение в единстве и взаимодействии противоположных явлений и процессов, их положительных и отрицательных сторон в разнообразнейших системах бесконечного и вечного материального мира. Диалектический материализм взаимосвязан с системным подходом к объектам и явлениям материального мира. Само понятие «система» есть диалектическое единство взаимосвязанных и взаимодействующих элементов (Савинов, 2006, 2007, 2008). Эта диалектичность перешла и в важнейшее понятие ки-

бернетического направления системологии, т.е. речь идет о контуре регулирования (КР) как элементарной кибернетической системе (см. Винер, 1958; Гельднер, 1983; Савинов, 2006). Такие КР – атрибут всех самоуправляемых (адаптирующихся) систем (живых организмов, популяций, биоценозов, социально-экономических и автоматических самоуправляемых систем), т.е. систем в которых фигурируют не только вещество и энергия, но и информация, благодаря которой и происходят процессы самоуправления, саморегуляции в адаптирующихся системах.

Так, с позиций кибернетики систему организменного уровня (СОУ) в самом общем виде можно представить в форме контура регулирования «генотип–фенотип», в котором генотип соответствует управляющему элементу (подсистеме), а фенотип – исполнительному (управляемому) элементу (подсистеме) (рис. 1). При этом воздействие генотипа на фенотип является прямой связью, а фенотипа на генотип – гораздо менее выраженной обратной связью, во многом обусловленной эпигенетическими процессами (в частности, во многом экологически обусловленными явлениями метилирования ДНК, ацетилирования гистонов и т.п.) (Савинов, 2006, 2015). Конечно, эта модель выражает лишь суть СОУ («за скобками» остается сложная иерархия многих ее КР). Но даже такая форма системно-диалектического подхода устраняет противопоставление эволюционной роли генотипической изменчивости и экологических факторов, также участвующих в формировании фенотипов, по которым и происходит естественный отбор в системе популяционного уровня. Надо лишь учитывать, что, во-первых, в силу эволюционно возрастающей автономизации онтогенеза, филогенетическая роль значимых экологических факторов проявляется гораздо медленнее, чем актуальных генотипических изменений.

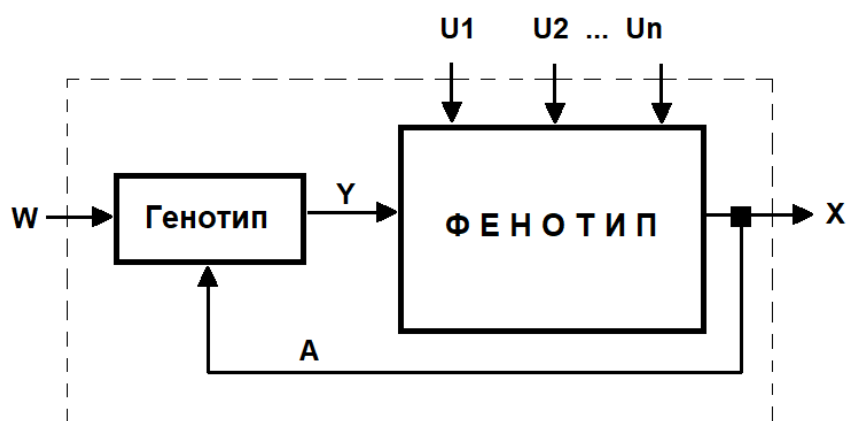


Рис. 1. Схема основного контура регулирования биосистемы организменного уровня (W – задающее воздействие внешней среды на генотип, Y – регулирующее воздействие генотипа на фенотип (прямая связь), A – обратная связь от фенотипа к генотипу (информация о выходном сигнале «X»), U1, U2... Un – воздействия внешней среды на фенотип, в т. ч. приводящие к эпигенетическим эффектам

С позиций материалистической диалектики любой биологический объект (явление) представляет собой противоречивое единство противопо-

ложных сторон (процессов). Например, наследственности сопутствует изменчивость, ассимиляции – диссимиляция, генотипу – фенотип, онтогенезу – филогенез и т.п. Диалектический подход не допускает односторонности взглядов исследователя в вопросах организации, функционирования и эволюции биосистем всех уровней (от молекулярного до биоценотического). Например, при использовании такой методологии неправомерно выделять адаптивные (полезные) и неадаптивные (вредные, нейтральные) признаки, поскольку любой признак биосистемы есть противоречивое единство адаптивных и инадаптивных качеств (Савинов, 1988а,б). При таком подходе не могла бы десятилетиями поддерживаться изначально несостоятельная, антидиалектичная «центральная догма» молекулярной биологии, противоречащая кибернетическим принципам и запрещающая любые обратные информационные связи в системе ДНК→РНК→белок (Фукс-Киттовский, 1980; Савинов, 2006, 2007а). Таким образом, диалектический материализм позволяет интегрировать рациональные элементы альтернативных концепций, что предотвращает длительные гносеологические коллизии, тормозящие развитие науки.

Противоположности как имманентные качества биосистем обуславливают их противоречия. Последние, в свою очередь, являются движущей силой, т.е. источником самодвижения и развития биосистем. Любое развитие (историческое, индивидуальное) живых систем происходит в результате взаимодействия возникающих противоречий (внутренних и внешних), их разрешения и появления новых (Фурман, 1974; Краткий..., 1979). С позиций материалистической диалектики и онтогенез, и филогенез не абсолютно циклические, а квазициклические процессы. При этом происходит диалектичная смена эволюций и революций (рис. 2).

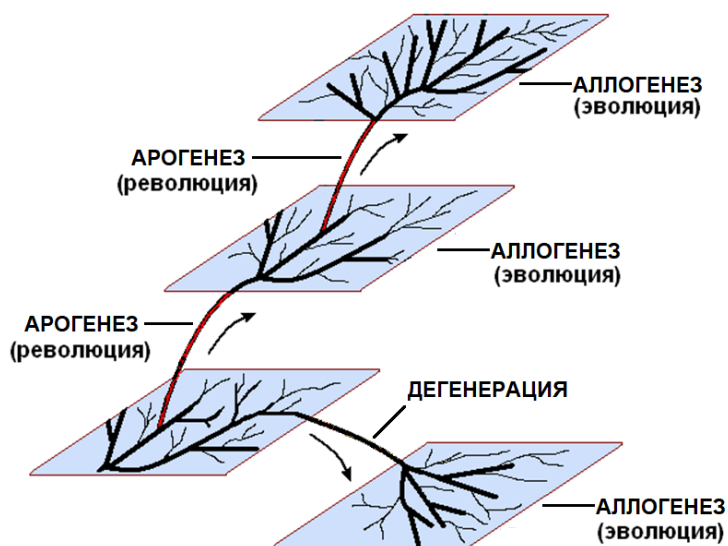


Рис. 2. Схема основных направлений исторического развития адаптирующихся систем (Савинов, 2022б), составленная на основе концепции А.Н. Северцова (1939) о направлениях филогенеза живых организмов

Поэтому учение об историческом развитии живых систем правильнее называть не «теорией эволюции», а *теорией развития жизни*. Биологическую эволюцию (биоэволюцию) можно рассматривать как совокупность закономерных, необратимых и уникальных по форме, диалектичных процессов рассеяния и сгущения материи в историческом развитии планеты Земля и сопредельного космоса (Савинов, 2006, 2007). Длительное время (порядка 1 млрд. лет) биоэволюция выражалась в необратимом историческом развитии обособившихся от неживой материи разнообразных про- и эукариотических одноклеточных форм. Из них слагались системы популяционно-видового, биоценотического и биосферного уровней. Эти биосистемы положили начало квазициклическим, т.е. «спиралевидным» процессам миграции химических элементов между биотой и земной корой. Однако в ходе эволюции Земли и сопредельного космоса наступил этап, когда для осуществления в возрастающих масштабах процессов рассеяния и сгущения материи «потребовалась» более надежная и высокоэффективная организация биосистем. Некоторые одноклеточные Protozoa, приблизившиеся к состоянию многоклеточности за счет колониальности, несомненно, увеличили свои метаболические возможности по сравнению с прокариотами. Однако и «многоклеточные» простейшие являются биосистемами, организация которых не позволяет вовлекать в их метаболизм эволюционно возрастающие количества веществ, энергии и информации. Проще говоря, эволюционно увеличивать свои объемы и массы могли только сложнее интегрированные и дифференцированные многоклеточные гетеро- и автотрофные биосистемы (Савинов, 2006, 2007).

1.2. Биологические системы (биосистемы), их организация, функционирование и классификация

Прежде чем перейти к рассмотрению категории биологических систем (биосистем), необходимо сформулировать понятие «система». Это основополагающее понятие является одним из самых общих (применяемых в современной науке) при описании объектов живой и неживой природы. На фоне десятков определений этого понятия, отражающих различные научные подходы, можно дать такое общее определение: система – это совокупность определенным образом взаимосвязанных и взаимодействующих между собой элементов, относительно стабильная в пространстве и времени.

Особый интерес в затрагиваемом аспекте представляет монография Е.П. Балашова (1985) «Эволюционный синтез систем», посвященная анализу особенностей организации, функционирования и закономерностям эволюции антропогенных (в частности, биотехнических) систем. Несмотря на то, что основное внимание в этой монографии уделяется техническим

системам, в ней сформулированы очень важные общие положения, которые по аналогии и с определенными корректировками можно использовать в отношении биосистем организменного и надорганизменного уровней.

По мнению Е.П. Балашова (1985), *система* – это целостный материальный объект в форме закономерно обусловленной совокупности функционально взаимодействующих элементов. Последние представляют собой относительно обособленные части системы, не являются системами данного типа, но при непосредственном взаимодействии между собой образуют данную систему определенного функционального назначения. Внутри этой системы могут быть выделены *подсистемы* – совокупности взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, реализующих *определенную группу функций* данной системы. Принадлежность системы (подсистемы) к тому или иному типу определяется наличием у нее некоторой *совокупности определяющих свойств*. Преобразование систем одного типа в системы другого типа может происходить как в пределах одной формы движения материи, так и при переходе к новой форме. При этом функционально-структурная организация системы и ее внутренние связи являются главными системообразующими факторами, которые создают интегративные, качественно новые (эмерджентные) системные качества, не свойственные отдельным элементам системы (Балашов, 1985).

В литературе существуют различные толкования понятия «биосистема» («биологические системы») (см., например, Биологический..., 1986; Дедю, 1989; Снакин, 2000). При этом считается, что это понятие приложимо к биообъектам начиная с клеточного уровня. Однако представляется, что к биологическим системам следует относить и биообъекты субклеточного уровня – биополимеры и органоиды, построенные на их основе, а также вирусы и функционально аналогичные им биосистемы. Тогда можно считать биосистемой такую систему, которая обладает свойствами, специфичными для живой природы (Савинов, 2006). Хотя элементами такой системы могут быть материальные образования, как специфичные, так и не обязательно специфичные для живого. Например, биосистемой является и биоценоз, и молекула любого белка, хотя аминокислоты, из которых состоит эта молекула, не являются элементами, характерными только для живой природы. Раковины и панцири диатомовых водорослей, радиолярий, фораминифер, двустворчатых моллюсков, плеченогих составляют биосистемы в комплексе с этими организмами, но не после их жизни. Таким образом, представляется, что биосистемами следует считать системы, неотъемлемой частью которых являются элементы живой природы. В связи с этим, автором предложена схема классификации биосистем (рис. 3).



Рис. 3. Общая схема классификации биосистем; пояснения в тексте

Важно отметить, что в указанной схеме в категорию биосистем организменного уровня включены симбиотические системы – аутоценозы и концептуально близкое к ним понятие «холобионты». Это связано с тем, что в природе нет «стерильных» эукариотических организмов, т.е. лишенных симбионтов, следовательно, нет и «стерильных» популяций и видов (Савинов, 2005, 2011, 2012; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009). Методология диалектического и системно-кибернетического подходов позволила установить **принцип облигатности симбиоза** (Савинов, 2005, 2006, 2007б), согласно которому *жизнедеятельность и эволюция всех многоклеточных и многих одноклеточных живых существ происходит только на основе взаимовыгодной интеграции с другими живыми существами (преимущественно прокариотической организации)*. С позиций симбиотического подхода эукариоты являются симбиотическими системами, «суперорганизмами», вследствие морфо-функциональной, метаболической (и иногда – генетической) интеграции симбионтов и хозяев в целостные надорганизменные образования – аутоценозы, демоценозы, специоценозы (Савинов, 2005, 2011, 2012), холобионты (Rosenberg et al., 2009) с эмерджентными (т.е. качественно новыми, особыми) свойствами. Хотя в современной экологии роль симбиотических форм (про- и эукари-

от) в организации, функционировании и развитии наземных экосистем нередко недооценивается и в ряде случаев даже не осознается. Это обусловлено прежде всего тем, что биоценозы традиционно рассматриваются как совокупности отдельных популяций, а не межвидовые симбиотические ассоциации, в которых кооперация организмов нередко достигает уровня метаболической интеграции, играющей важную роль в формировании специфических вещественно-энергетических и информационных потоков. В частности, с позиции симбиотического подхода (Савинов, 2005, 2011, 2012) биосистемы организменного типа (одно- и многоклеточного уровней) являются аутоценозами – морфо-функционально интегрированными сообществами симбиотических организмов (хозяина и его паразитов, мутуалистов и т.п.). Аутоценоз представляет собой типичный симбиоз, характеризующийся: 1) совокупностью общих для хозяина и симбионтов, коэволюционно сформированных и скоординированных метаболических процессов; 2) взаимной генной (сигнальной) регуляцией и нередко взаимными изменениями организации генов и геномов; 3) коэволюцией в направлении усиления функционально-структурной интегрированности и взаимозависимости партнеров (см. Проворов, Долгих, 2006). А с позиций системно-кибернетического подхода аутоценоз – это самоуправляемая система «хозяин–симбионты», включающая эндоценоз (сообщество внутри хозяина) и эктоценоз (сообщество на поверхности тела хозяина) (Савинов, 2005, 2006) (рис. 4).

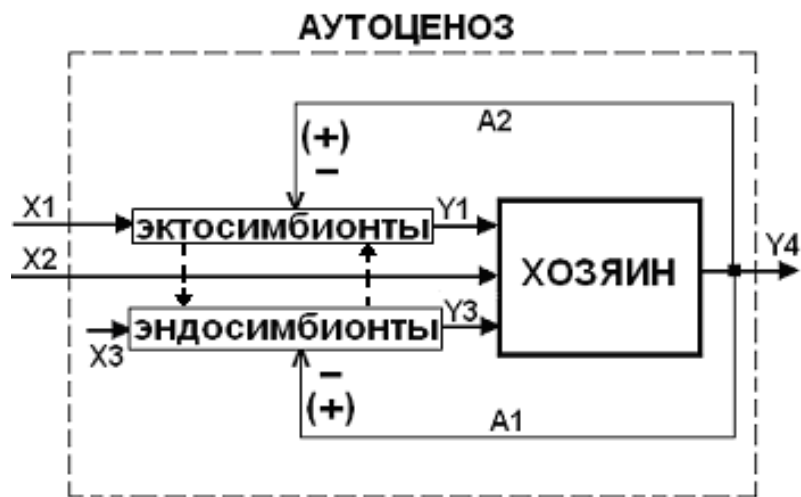


Рис. 4. Общая схема аутоценоза (по: Савинов, 2005, с изменениями):
X1, X2 – входные воздействия на эктосимбионтов и хозяина со стороны внешней среды, X3 – входные воздействия на эндосимбионтов со стороны внутренней среды хозяина, Y1, Y3 – прямые связи от симбионтов к хозяину;
A1, A2 – обратные связи между симбионтами и хозяином.
Пунктирной линией обозначена условная граница аутоценоза

Организация, функционирование и эволюция этой системы осуществляются по кибернетическим принципам (Савинов, 2006), на основе прямых (от симбионтов к хозяину) и обратных (от хозяина к симбионтам) инфор-

мационных связей. При этом блок симбионтов аутоценоза является дополнительным управляющим блоком среди управляющих подсистем хозяина (генетической, нервной и др.) (Савинов, 2006). Воздействия симбионтов обуславливают фенотипические и генотипические изменения у хозяина: в метаболизме, поведении и эволюции таксона, к которому он принадлежит (см. Сопрунов, 1987; Каратыгин, 1993; Юрлова и др., 2000; Беэр, 2005; Савинов, 2005; Проворов, Долгих, 2006; Михеев, 2011; Михеев, Зыкова, 2011; Moore, 1984; Wernegreen et al., 2003).

Взгляды автора (Савинов, 2009, 2012) на генетическую систему аутоценоза отличаются от представлений о хологеноме (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009) как совокупном геноме хозяина и его симбионтной микрофлоры. Представляется, что генетическая система аутоценоза включает не только генотип хозяина и генотипы симбионтов-прокариот, но может косвенно (или в отдельных случаях прямо) включать и генотипы симбионтов-эукариот. Ведь организм-хозяина не изолирован абсолютно от генотипов симбионтов про- и эукариотической организации (паразитов, мутуалистов, комменсалов): все эти генотипы взаимодействуют между собой и образуют динамичную, симбиогенную, функциональную подсистему аутоценоза – симгеном (аутогеном) (Савинов, 2009а). В симгеноме связи между элементами (генотипами хозяина и симбионтов) могут осуществляться непосредственно и косвенно. Непосредственные генетические связи обусловлены горизонтальным переносом генов симбионтов в геном хозяина либо самими симбионтами (посредством их плазмид), либо вирусами. Так, между клетками бактерий разных видов и родов, заселяющих растительных и животных хозяев, происходит широкий горизонтальный перенос структурных и регуляторных генов с участием плазмид и мигрирующих генетических элементов (Сопрунов, 1987; Шестаков, 2009; Проворов, Воробьев, 2010). Известно, что симбиотические бактерии рода *Agrobacterium* внедряют Т-ДНК своей плазмиды в геномы растений и грибов (см. Проворов, 2009). Взаимодействие гомологичных участков ДНК (и ее мобильных элементов) паразитических микоплазм и клеток эукариот (растительных и животных) приводит у последних к разнообразным хромосомным абберациям (Чернов, Чернова, 1996; Ванькова, Иванов, 2009).

Многоклеточные симбионты и хозяин тоже способны обмениваться генами. Такие процессы горизонтального переноса генов (ГПГ) нередки у растений, особенно при паразитизме. Причем покрытосеменные растения могут быть и донорами, и реципиентами генов. Так, отмечен перенос митохондриального гена из паразитических растений (рода *Cuscuta*) в группу сорных видов-хозяев рода *Plantago* (Mower et al., 2004). Напротив, растение-паразит раффлезия, как установлено, получило митохондриальные гены от своего хозяина – лианы (Davis, Wurdack 2004). Поскольку известно более 4 тысяч видов растений-паразитов (среди которых есть и многолетние), то предполагается, что у продуцентов в системах «паразит-хозяин»

(в ауто- и деоценозах) ГПГ играет важную эволюционную роль (Шестаков, 2009).

У многоклеточных животных (в отличие от простейших и растений) достоверных фактов ГПГ отмечено немного, и они касаются передачи генов от симбиотических бактерий (в основном кишечных) к хозяевам (например, круглым червям) (см. Keeling, Palmer, 2008; Шестаков, 2009).

Косвенные генетические связи в симбиоме проявляются в форме коэволюционного развития как в геноме хозяев, так и в геномах их симбионтов особых генных комплексов, участвующих со стороны хозяев в адаптивной регуляции жизнедеятельности симбионтов, а со стороны последних – в приспособлении к обитанию в теле хозяев и получении от них необходимых вещественных и энергетических ресурсов (Сопрунов, 1987; Проворов, Долгих, 2006; Проворов, 2009; McDermott, McDonald, 1993). При этом, например, известно, что паразитирующие у членистоногих и нематод бактерии рода *Wolbachia* и бактерии-мутуалисты (в частности, *Buchnera aphidicola*), развивающиеся в бактериоцитах ряда насекомых, передаются потомкам трансвариально (Горячева, 2004; Baudry et al., 2003). Это обуславливает особую форму коэволюции партнеров по симбиозу, в том числе на генетическом уровне (Baudry et al., 2003; Salzberg et al., 2005; Takiya et al., 2006). У млекопитающих передача симбионтов потомкам происходит путем груминга или поедания фекалий, а у растений, размножающихся вегетативно – через клоны. В результате в таких деоценозах происходит вертикальная передача симбионтов, а с ними – и генетических элементов, приобретаемых партнерами под влиянием симбиогенеза.

Фенотипы хозяина и симбионтов интегрированы в симбиом (аутофеном) (Савинов, 2009а), то есть образуют динамичную, симбиогенную структурно-функциональную подсистему аутоценоза, обуславливающую все его эмерджентные (новые) фенотипические признаки: морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и этологические. Причем во многих случаях симбиомы формируются не только с участием симбиотических прокариот и Protozoa, но и Metazoa, которые часто являются экто- и эндосимбионтами беспозвоночных (губок, кишечнополостных, червей, моллюсков, иглокожих, членистоногих), асцидий, всех позвоночных, в том числе людей (Бритаев, 1981; Бритаев и др., 1998; Заяц и др., 2002; Беэр, 2005; Циммер, 2011; Sirenko, 2000; Sirenko, Schrödl, 2001). Аутофеномы, развивающиеся при этом, обнаруживают биохимическую, физиологическую, анатомо-морфологическую и этологическую эмерджентность. Например, у моллюсков как хозяев трематод, меняется экспрессия генов, обеспечивающих синтез белков, участвующих в иммунных реакциях, модифицируется кислородный, углеводный, белковый и липидный обмен, меняется величина среднесуточного рациона и избирательность питания, развивается тахикардия, вакуолизируются гепатоциты, угнетается репродуктивная способность (уменьшаются количество и размеры яиц, происходит паразитарная кастрация – атрофия гонад, уменьшение размеров и редукция копулятивного аппарата самцов), увеличиваются размеры

тела (стимулируется «гигантизм»), меняется форма раковины, модифицируется поведение (например, утрачивается потребность зарываться в ил), способствующее потреблению зараженных моллюсков хищниками – следующими хозяевами трематод (Юрлова и др., 2000; Калибердина, Гранович, 2003; Беэр, 2005).

Среди позвоночных самыми сложными симфеномами, по-видимому, обладают жвачные копытные. Во-первых, у них сформировался особый симбиогенный отдел желудка – объёмный рубец, в котором только с участием эндосимбионтов (сотен видов бактерий и десятков видов специфичных Protozoa, а также дрожжей) происходит первичная переработка растительной пищи, в частности происходит симбиотическое ферментативное расщепление целлюлозы (Dehority, 2003; Зайцев, Конопатов, 2005). Во-вторых, в кровеносных сосудах, тканях и органах жвачных, как и других позвоночных, нередко годами паразитируют десятки видов гельминтов, обуславливая изменение биохимических, физиологических, анатомических и поведенческих признаков у хозяев: изменения соотношения концентрации нейромедиаторов, гормонального статуса, развитие морфологических модификаций кровеносных сосудов (утолщение их стенок и уменьшение диаметра), перерождение участков мышечной ткани, формирование в ней капсул вокруг гельминтов, изменение поведения (усиление или ослабление двигательной активности, её характера) (Прядко, 1976; Moore, 1984; Бритов, 1987; Оксов, 1991).

В мире продуцентов сложные симфеномы с участием про- и эукариотических симбионтов и широким спектром симбиотических взаимодействий (в том числе на клеточном уровне) формируются у многих групп растений. Например, у злаков, осок и ряда других растений в надземных частях (в меристеме листовых влагалищ, алейроновом слое семян) обитают видоспецифичные грибы-эндофиты (нередко передаваемые потомкам хозяина через семена), которые существенно влияют на развитие хозяев: усиливают фотосинтез, повышают устойчивость к стрессам и эффективность использования минеральных веществ почвы, образуют токсичные алкалоиды или стимулируют их синтез хозяевами (это повышает защищенность хозяев от фитофагов), усиливают рост вегетативных органов, подавляют (или стимулируют) продукцию семян, изменяя соотношение семенного и вегетативного способов размножения, влияют на проявление полиморфизма у хозяев (см. Благовещенская, Дьяков, 2005; Баят и др., 2009). Одновременно в корневых системах травянистых растений развиваются эндофитные актинобактерии (синтезирующие фитогормоны) (Мерзаева, Широких, 2010), а также микоризные грибы (Бетехтина, Веселкин, 2011).

Не менее сложные симфеномы длительно (десятилетиями) развиваются у древесных растений: на их корнях, как правило, формируется микориза с участием почвенных грибов, на корнях и ветвях могут развиваться растения-паразиты (поглощающие минеральные и органические вещества из клеток хозяина через свои гаустории), ткани растений «насыщены» симбиотическими метило- и метанобактериями, а также нередко гифами гри-

бов-паразитов (трутовиков), часто пронизаны ходами личинок и имаго насекомых-ксилофагов, которые распространяют в стволе дерева фитопатогенные грибы (см. Zeikus, Ward, 1974; Рейвн и др., 1990; Каратыгин, 1993; Троценко и др., 2001; Афанасова, Пашенова, 2005. Ижевский и др., 2005). При этом насекомые-фитофаги не только участвуют в формировании сложной системы механических повреждений (ходов) внутри стволов деревьев, но и могут обуславливать морфо-физиологические изменения в филлосфере (например, стимулировать развитие галлов), выделяя в ткани растения-хозяина продукты своего метаболизма, что вызывает ответные защитные биохимические и физиологические реакции хозяина, изменения его репродуктивных способностей (Howe, Jander, 2008; Бахвалов и др., 2010). Не менее сложны биохимические взаимодействия между деревьями и грибами-паразитами (DiGuistini et al., 2007; Wallis et al., 2008).

Поскольку организменному уровню реально соответствует «аутоценоз», то популяционному – система аутоценозов, т.е. демоценоз (рис. 5), а видовому – специоценоз, т.е. система демоценозов (Савинов, 2005, 2006, 2008а). Демоценоз – это система аутоценозов, развивающаяся эволюционно длительное время в пределах соответствующего ареала; специоценоз – это система демоценозов, развивающаяся эволюционно длительное время в пределах соответствующего биома (Савинов, 2012).

Учитывая вышесказанное, в отличие от канонических представлений, в отношении эукариот корректнее считать реальной единицей естественного отбора не особь, а аутоценоз (Савинов, 2005, 2009, 2010а,б, 2011а,б). Тогда элементарной эволюционной единицей является демоценоз (Савинов, 2009, 2011а,б), а элементарным эволюционным событием – появление нового специоценоза, т.е. можно говорить о возможности *симбиотической концепции «вида»*. В связи с этим представляется, что надо уточнить правило гомологических рядов Н.И.Вавилова, включив в него и явления «гомологизации» симбионтов у филогенетически близких специоценозов («видов») (Савинов, 2011б). Факты показывают (Brooks et al., 2016; Lim, Bordenstein, 2020), что такие специоценозы и их таксономические объединения родового уровня обладают таксономически сходными составами симбионтов. Это имеет важное значение для прогнозирования инвазий и других симбиотических явлений.

С другой стороны, для специоценозов многоклеточных (и, возможно, ряда одноклеточных) хозяев характерен процесс, который можно назвать *симбионизацией онтогенеза*. Это означает, что в процессе онтогенеза хозяина состав его симбионтов расширяется, морфо-функциональная интеграция с организмом хозяина усиливается, что и консолидирует аутоценозы.

Демоценозы являются системами гораздо меньшей степени целостности (особенно образованные на основе растений-хозяев), но в ряде случаев в них хорошо выражены процессы самоуправления, обеспечивающие интеграцию этих систем. Так, в демоценозах с участием высокоорганизованных животных (особенно общественных – муравьев, пчел, термитов, приматов,

копытных и др.) могут быть выделены иерархически соподчиненные группы (блоки) аутоценозов, например, аутоценозы самок и самцов, которые взаимодействуют и интегрируются на основе прямых и обратных информационных связей разного характера (визуальных, химических и др.). Даже у ящериц на популяционном уровне выделена (Полынова, 1990) иерархия «самец доминант – подчиненные самцы – самки» (рис. 5, А). Но в реальности эта система является демоценозом (рис. 2, Б), так как включает еще экто- и эндосимбионтов (клещей-паразитов, гемококцидий, нематод, трематод, кишечных бактерий (Фадеева, 1999) у перечисленных членов иерархии.

В господствующей синтетической теории эволюции (СТЭ) из-за игнорирования симбиогенеза элементами системы популяционного уровня признаны особи (организмы), а популяция представлена элементарной эволюционной единицей (ЭЭЕ). Понятно, что с учетом симбиотического подхода в качестве ЭЭЕ должен рассматриваться демоценоз, в котором происходит естественный отбор не особей, а аутоценозов; при этом элементарным эволюционным событием можно считать появление нового специоценоза (Савинов, 2009а, 2012).

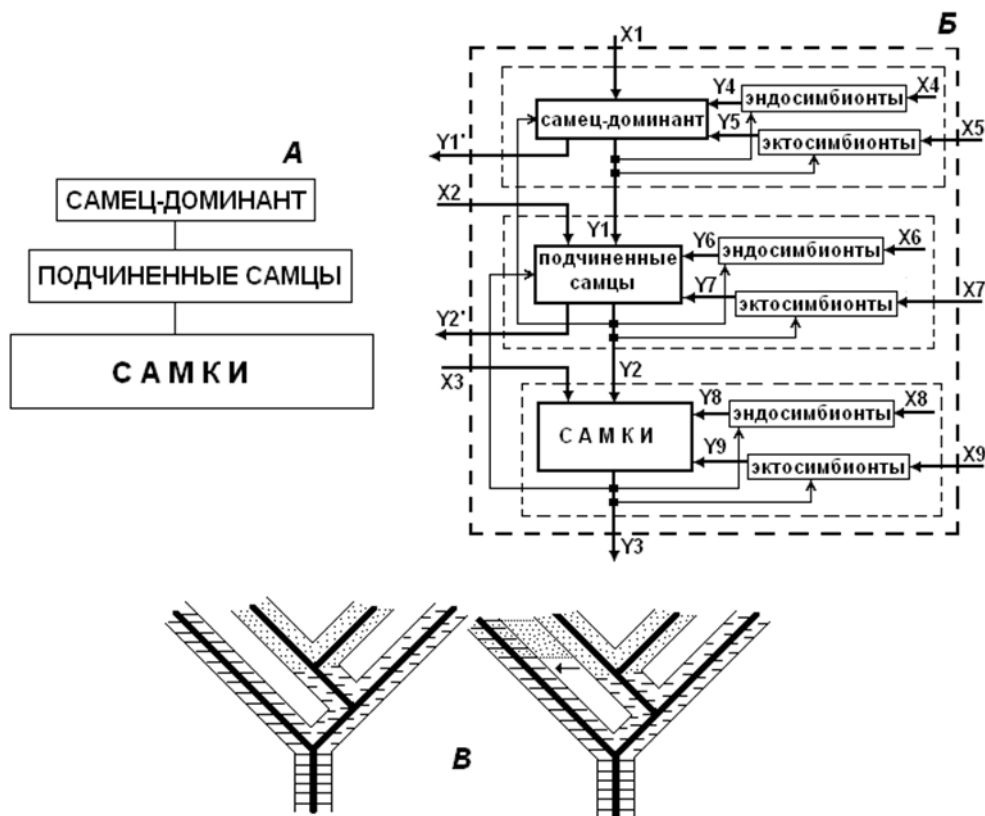


Рис. 5. Варианты систем популяционно-видового уровня и их исторического развития:

А – иерархическая структура популяции ящериц (по: Полынова, 1990); Б – то же, но в виде симбиотической самоуправляемой системы – демоценоза (по: Савинов, 2005) (обозначения, как на рис. 4); В – схематичное изображение некоторых вариантов филогенеза демо- и специоценозов (жирными линиями обозначены филумы хозяев, штриховыми и точками – филумы симбионтов, стрелка показывает процесс «горизонтального перехода» симбионтов к хозяевам другого филума)

Разумеется, сказанное не исключает использования классических категорий «организм», «особь» и «популяция», если такая степень редукции в отношении биосистем будет корректной при решении тех или иных вопросов. Популяционная парадигма, основывающаяся на представлениях о *популяции как группировке отдельных организмов одного вида*, позволяет относительно просто вести демэкологические, паразитологические и микроэволюционные исследования. Несомненно, эта парадигма и далее будет широко использоваться без учета симбиоза (по разным причинам: например, из-за отсутствия у исследователей профессиональной подготовки для симбиотических исследований, возможностей кооперации со специалистами в данной области или вследствие «методологической инерции»). Однако при этом исследователь должен сознавать, что он пользуется весьма упрощенными моделями. Такие модели не дают возможности *всегда рационально объяснять и прогнозировать явления*, если упускать из вида эффекты симбиотических взаимодействий. Разумеется, в настоящее время симбиотический подход не исключает популяционной парадигмы и будет развиваться параллельно с ней, постепенно, эволюционно превращаясь в новую парадигму – симбиотическую. Об этом свидетельствуют новейшие концепции в области симбиологии.

Симбиотический подход заставляет учитывать роль симбионтов в вещественно-энергетическом балансе аутоценозов и демоценозов. В классической экологии рацион консумента (как индивидуума, без учета его симбионтов) выражается уравнением:

$$I = P + R + N, \quad (1)$$

где I – источник экзогенной энергии, P – продукция, R – дыхание, N – экскременты.

Действительно, эмпирические исследования подтверждают, что взаимные связи и функциональная роль членов биоценоза в значительной степени могут быть обусловлены деятельностью симбионтов (см. Заика, 1991). Поэтому классическое уравнение (1) автором преобразовано так (Савинов, 2011б, 2012):

$$I = (Ph + Ps) + (Rh + Rs) + (Nh + Ns) \text{ или } I = Ph + Rh + Nh + (Ps + Rs + Ns), \quad (2)$$

где Ph , Rh , Nh – продукция, дыхание, экскременты хозяина, Ps , Rs , Ns – продукция, дыхание, экскременты его симбионтов соответственно.

В связи с этим важно учитывать, что вещественно-энергетические и информационные потоки в экосистемах определяются не просто особями популяций, а ауто- и демоценозами. При этом в качестве реальных звеньев трофических цепей и сетей выступают не особи и популяции того или иного вида, а ауто- и демоценозы.

Важно отметить, что в отличие от развиваемой автором симбиотической концепции (Савинов, 2005, 2006, 2009а, 2012), в «хологеномной теории эволюции» (Rosenberg et al., 2009) симбиотический подход суживается в нескольких аспектах. Во-первых, «холобионт» не рассматривается как особая самоуправляемая (кибернетическая) система, в результате чего упускаются из вида наличие управляющих элементов (в роли которых выступают симбионты), прямые и обратные связи между хозяевами и симбионтами, управляющее воздействие последних на хозяев, в меньшей степени обращается внимание на эмерджентность свойств симбиотических образований и др. Во-вторых, понятие холобионт является исключительно суперорганизменным понятием и не касается популяционно-видового уровня: в хологеномной теории не рассматриваются симбиосистемы рангов демо- и специоценозов. В-третьих, в указанной теории не затрагиваются вопросы продукционно-энергетического характера, т.е. участия симбионтов в процессах аккумуляции и миграции веществ по трофическим цепям и сетям. В-четвертых, понятие «хологеном», в отличие от понятия «симгеном», не рассматривается как система генов хозяина и генов всех других членов аутоценоза (как прокариот, так и эукариот), а учитывает только гены хозяина и гены его бактерий-симбионтов, в том числе структурно не связанных с хозяином-макроорганизмом, и составляющих его метагеном (например, в микробиоме кишечника). Последнее особенно важно отметить в связи с тем, что в отношении понятия «хологеном» разными авторами развиваются противоречивые представления (Тихонович, Проворов, 2012; Проворов, Тихонович, 2014, 2023; Проворов, 2022; Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2018, 2020; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2021).

Отечественные авторы первыми сформулировали современные концепции надорганизменных симбиотических систем, в частности концепции «компликатобионта» (Безр, 2004) и «аутоценоза» (Савинов, 2005, 2006, 2011а,б, 2012). Но позже без учета и обсуждения этих концепций, в том числе их генетических аспектов, для характеристики надвидовых генетических систем (НГС) было предложено понятие “симбиогеном” (Тихонович, Проворов, 2012; Проворов, Тихонович, 2014). Оно должно было характеризовать временно формируемые, структурно не оформленные системы из функционально сопряженных генов (*Sym*-генов), контролирующих отношения партнеров по симбиозу: хозяина-макроорганизма и его симбионтов-микроорганизмов. А в эволюционной перспективе, как предполагается (Проворов, Тихонович, 2023; Проворов, 2022), процессы интеграции могут приводить к преобразованию временно возникающих симбиогеномов в облигатные хологеномы, в которых взаимодействуют все гены, имеющиеся у хозяев-макроорганизмов и их симбионтов-микроорганизмов. Следовательно, такими представлениями постулируется, что в хологеноме облигатно взаимодействуют все гены холобионта. Однако родоначальники понятия «хологеном» (Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009), как и полтора десятка лет назад, по-прежнему про-

должают считать хологеном совокупность только генов хозяина и генов его микроорганизмов-симбионтов, в том числе структурно не связанных с хозяином-макроорганизмом, и составляющих его метагеном (например, в микробиоме кишечника) (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2018, 2020; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2021).

Таким образом, авторская позиция (Савинов, 2006, 2011а,б, 2012) состоит в том, что с кибернетической точки зрения, все биосистемы организменного и надорганизменного уровней различных царств являются самоуправляемыми (адаптирующимися) системами. На уровне аутоценоза (организма) в качестве главной управляющей подсистемы может, например, рассматриваться генотип, в качестве управляемой – фенотип, а дополнительной управляющей – блок симбионтов. Соответственно, на уровне демоценоза (популяции) взаимодействуют контуры регулирования аутоценозов одного биологического вида (рис. 4), а на уровне биоценоза – разных видов (специоценозов) (рис. 5). Следовательно, эволюция видовых и надвидовых систем, в частности биоценозов, будет обусловлена историческими преобразованиями соответствующих совокупностей контуров регулирования, относящимся ко всем уровням данных систем (Савинов, 2006, 2012).

Биоценозы могут быть отнесены к самоуправляемым системам по следующим признакам. Во-первых, в них относительно легко выделяются иерархически соподчиненные элементы (подсистемы) – демоценозы (группы демоценозов) продуцентов, консументов (разного порядка) и редуцентов. Во-вторых, между этими компонентами действуют прямые и обратные связи. В-третьих, на основе таких связей между указанными компонентами формируются контуры регулирования.

Представляется, что создание и анализ блок-схем биоценоза было бы полезно для различных экологических исследований, в том числе мониторинговых. Ранее была предпринята попытка составить блок-схему биоценоза (Савинов, 2006) как основы экосистемы (оставляя за рамками совокупность абиотических элементов внешней среды, взаимодействующих со «входами» и «выходами» моделируемого биоценоза). Пробразом блок-схемы биоценоза послужила классическая пирамида трофических уровней, преобразованная в систему блоков-подсистем, образующих соответствующие контуры регулирования, в том числе включающие блоки редуцентов и симбионтов. Высшими управляющими подсистемами в данной системе были поставлены подсистемы симбионтов (в частности, паразитов) и консументов высшего порядка, а управляемыми подсистемами низшего уровня – подсистемы продуцентов и редуцентов (рис. 6). Однако в этой блок-схеме не была учтена концепция о демоценозах как симбиотических системах популяционного уровня, которая в то время была в самом начале формирования.

Наряду с этим надо принимать во внимание, что одним из важнейших биосферных процессов, в частности при освоении суши продуцентами,

стал симбиогенез грибов и растений: коэволюция представителей двух этих царств обуславливала стабилизацию и дифференциацию фитоценозов, динамику состава атмосферы, формирование палеопочв (Каратыгин, 1993; Brundrett, 2002; Smith, Read, 2008; Гамалей, 2012; Проворов, Штарк, 2014, Савинов, 2017г). Вся последующая эволюция биосферы, и прежде всего наземных экосистем, также во многом определяется разнообразными симбиотическими взаимодействиями грибов и растений.

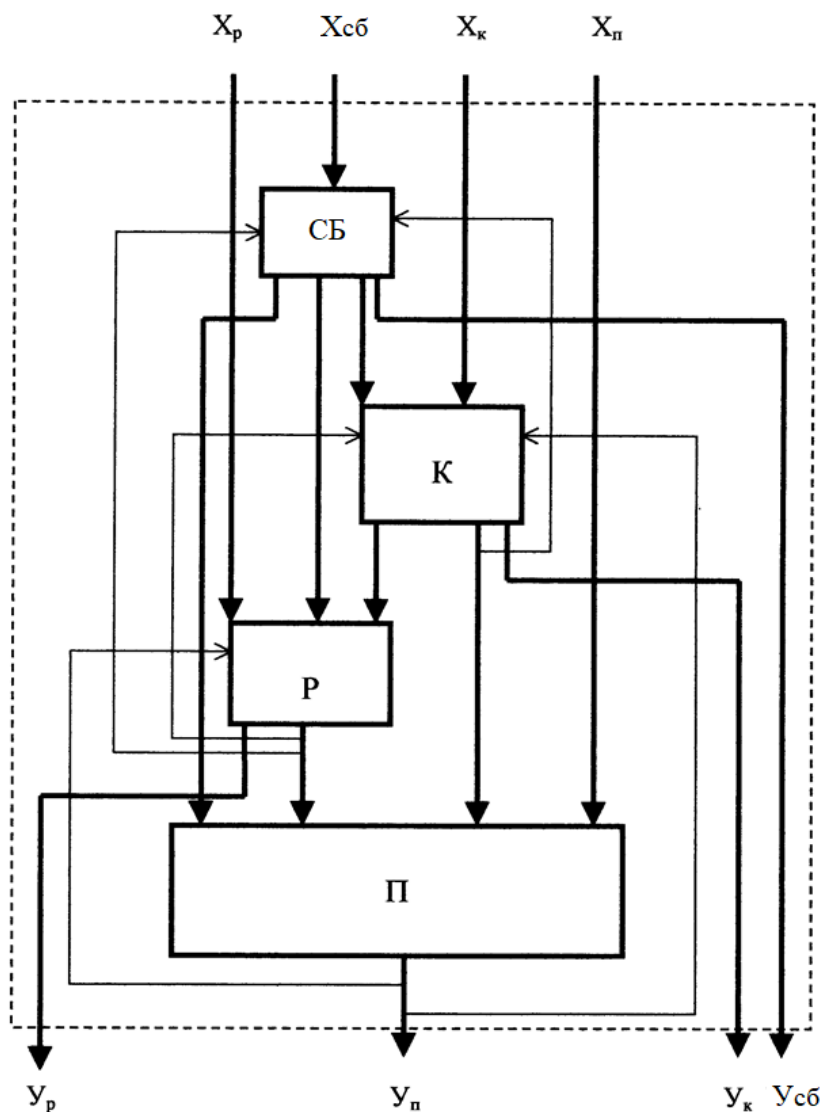


Рис. 6. Блок-схема биоценоза:
 П – продуценты, Р – редуценты, К – консументы, СБ – симбионты;
 X_p , X_{cb} , X_k , X_n – входы, Y_p , Y_n , Y_k , Y_{cb} – выходы

Однако в современной экологии роль грибов-симбионтов и других симбиотических форм (про- и эукариот) в организации, функционировании и развитии наземных экосистем нередко недооценивается и в ряде случаев даже не осознается. Это обусловлено прежде всего тем, что биоценозы традиционно рассматриваются как совокупности отдельных популяций (Дьяков, 2008; Смирнова, Торопова, 2008), а не межвидовые

симбиотические ассоциации, в которых кооперация организмов нередко достигает уровня метаболической интеграции, играющей важную роль в формировании специфических вещественно-энергетических и информационных потоков, обусловленных, например, взаимодействием микоризных грибов с растениями. Но в фитоценологии доминирует «популяционная парадигма» (Смирнова, 2009; Смирнова и др., 2011), не учитывающая интеграционные симбиотические связи разного характера между членами растительных сообществ.

Напротив, известно, что у растений формируются сложные симбиотические системы с участием про- и эукариотических симбионтов и большим разнообразием симбиотических взаимодействий, в том числе на клеточном уровне (Благовещенская, Дьяков, 2005; Баят и др., 2009; Тихонович, Проворов, 2009; Проворов, Штарк, 2014). В частности, надземные части травянистых растений факультативно или облигатно заселяют видоспецифичные грибы-эндофиты (нередко передаваемые потомкам растения-хозяина через семена); эти грибы модифицируют онтогенез хозяев: усиливают фотосинтез, повышают устойчивость к стрессам и эффективность использования минеральных веществ почвы, образуют токсичные алкалоиды или стимулируют их синтез хозяевами (это повышает защищенность хозяев от фитофагов), усиливают рост вегетативных органов, подавляют (или стимулируют) продукцию семян, изменяют соотношение семенного и вегетативного способов размножения, влияют на проявление полиморфизма у хозяев (Благовещенская, Дьяков, 2005; Баят и др., 2009). Одновременно в корнях трав развиваются эндофитные актинобактерии (синтезирующие фитогормоны) (Мерзаева, Широких, 2010), а также микоризные грибы (Бетехтина, Веселкин, 2011).

Не менее сложные симбиосистемы длительно (десятилетиями) развиваются с участием древесных растений: их стволы и ветви нередко населяют грибы-эндофиты, на корнях, как правило, рядом видов грибов формируется микориза (Каратыгин, 1993; Gianinazzi-Pearson, 1996; Bonfante, 2003; Smith, Read, 2008), здесь же и в надземных частях могут также развиваться растения-паразиты (поглощающие минеральные и органические вещества из клеток хозяина через свои гаустории), ткани растений «насыщены» симбиотическими метило- и метанобактериями, а нередко и гифами грибов-паразитов, часто пронизаны ходами насекомых-ксилофагов, которые распространяют в стволе дерева фитопатогенные грибы (Zeikus, Ward, 1974; Каратыгин, 1993; Троценко и др., 2001; Bonfante, 2003; Исиков, Конопля, 2004; Семенов, 2004; Афанасова, Пашенова, 2005; Иванова и др., 2006; Проворов, Долгих, 2006; Глушакова и др., 2007). Насекомые-фитофаги формируют системы ходов в стволах деревьев и создают морфофизиологические изменения в филлосфере (например, развитие галлов), выделяя метаболиты, что вызывает защитные физиолого-биохимические реакции хозяина, изменение его репродукции (Howe, Jander, 2008). Не ме-

нее сложны биохимические взаимодействия между деревьями и грибами-паразитами (Wallis et al., 2008).

Но особенно важную экологическую роль играют микоризные грибы, участие которых в круговороте веществ имеет биосферный масштаб вследствие двух обстоятельств. Во-первых, в наземных фитоценозах микоризованы до 90% растений, которые, с одной стороны, значительную долю минеральных веществ получают от микобионтов; с другой стороны, от этих же растений к микоризным грибам поступает до 30% ассимилятов, которые катаболизируются в грибном мицелии (Suzuki et al., 2001; Smith, Read, 2008; Тихонович, Проворов, 2009). Во-вторых, микоризные грибы являются важнейшими интеграторами и структурообразователями фитоценозов. Это обусловлено тем, что корневые системы разных видов растений одновременно инфицированы мицелиями разных видов грибов (Douglas, 1994; van der Heijden et al., 2015); при этом через микоризу мицелий не только снабжает растения биогенами и биологически активными соединениями, но и перераспределяет их между растениями одного и разных видов; одновременно метаболическое взаимодействие растений и грибов через микоризу обеспечивает защиту растений от абиотических и биотических стрессов (корневых патогенов) (Тихонович, Проворов, 2009; Jung et al., 2012). В результате полифункциональность микориз оптимизирует структурно-функциональную организацию фитоценозов и повышает их устойчивость к негативным внешним воздействиям.

Развитие в надземных и подземных частях фитоценоза разнообразных симбиотических связей (мультисимбиозов) с участием представителей живых форм всех царств, но в первую очередь с участием микоризных грибов (Smith, Read, 2008), а также паразитических и гемипаразитических растений (Press, Phoenix, 2005) приводит к тому, что аутоценозы и демоценозы травянистых и древесных растений по существу оказываются метаболически связанными посредством микориз, мицелиальных анастомозов, корневищ (с гаусториями) паразитических и полупаразитических растений в единую, динамичную симбиотическую систему, которая была названа геосимбиозом (Савинов, 2014а,б; Савинов, 2017), состоящим из подземной подсистемы – микоризона (от «микориза») и надземной подсистемы – филлосферона (от «филлосфера») (рис. 7).

Кроме микоризных грибов в формировании подземной симбиотической сети микоризона участвуют и некоторые эндофитные грибы, со сходными функциями (Wan et al., 2024), а также корневые системы паразитических и гемипаразитических растений, морфо-физиологически связанных с растениями; при этом в ряде случаев корневые системы одних и тех же растений могут быть связаны и с микоризными грибами, и с корневищами паразитических растений (de Vega et al., 2010, 2011) (рис. 7). Важно также отметить, что в микоризоне растения-хозяева и растения-паразиты могут быть и донорами, и реципиентами чужеродных митохондриальных генов в результате их горизонтального переноса между растениями (Davis,

Wurdack 2004; Mower et al., 2004). Филлосферон является совокупностью филлосфер (филлоплан) и надземным продолжением микоризона и метаболически взаимодействует с эндофитными грибами и другими симбионтами (про- и эукариотами) надземных частей растений. С системно-кибернетической позиции управляющими элементами геосимбиоза на уровне трофических групп являются микоризные и эндофитные грибы (в том числе, создающие структуры, аналогичные микоризам), а также холо- и гемипаразитические растения.

Демоценозы, являющиеся частью микоризона, существенно влияют на организацию и развитие наземных экосистем в вещественно-энергетическом и информационном аспектах (Савинов, 2014б) (рис. 8, 9).

Это выражается в появлении новых каналов «перекачки» веществ, энергии и информации (в частности, генетической) по гифам микоризных грибов и корневищам растений-паразитов и гемипаразитов, в активной адаптивной модификации этих каналов и круговоротов веществ в экосистемах, в изменении количественных и качественных характеристик экосистемных квазициклов (круговоротов) веществ посредством симбиотических метаболических связей в биоценозах. Значительное искусственное упрощение или разрушение геосимбиозов, например, в агроэкосистемах или при эксплуатации лесов, несомненно, имеет серьезные экономические и экологические последствия.

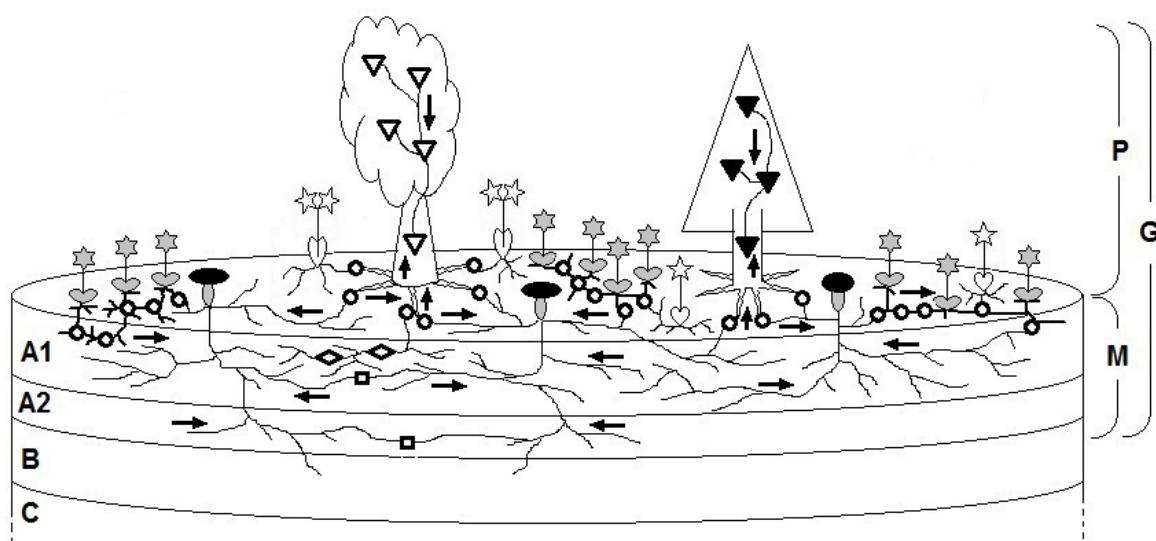


Рис. 7. Схема организации геосимбиоза (G). Обозначения: кружки – микориза и контакты гаусторий растений-паразитов; треугольники – грибы-эндофиты; светлые звездочки – растения-паразиты и гемипаразиты, темные звездочки – травянистые растения-автотрофы, ромбы – трюфели, P – филлосферон, M – микоризон, A1, A2, B, C – почвенные горизонты; стрелки – потоки веществ, энергии и информации. На схеме не отражены другие экто- и эндосимбионты растений и грибов прокариотической и эукариотической организации (бактерии, беспозвоночные-фитофаги и т.п.)

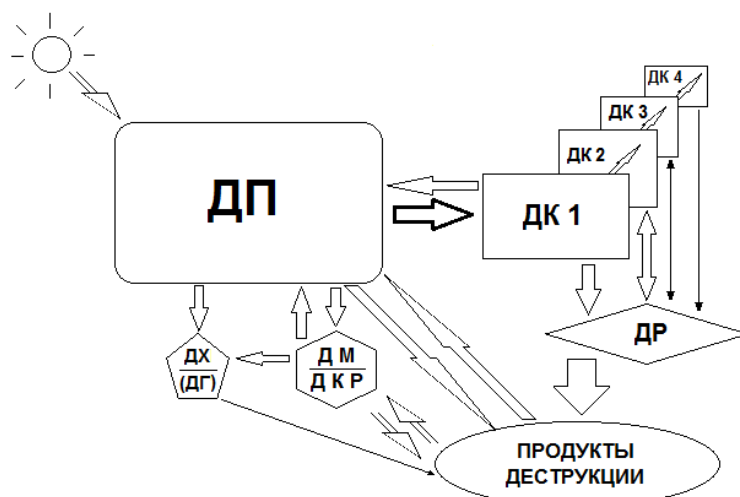


Рис. 8. Вещественно-энергетическая модель наземного биоценоза как геосимбиоза:
 ДХ / ДГ – демоценозы растений холопаразитов / гемипаразитов,
 ДМ / ДКР – демоценозы микоризных грибов / консумо-редуцентов, ДП – демоценозы
 продуцентов, ДР – демоценозы редуцентов, ДК 1–4 – демоценозы консументов
 1– 4 порядков. Стрелками показаны вещественно-энергетические потоки

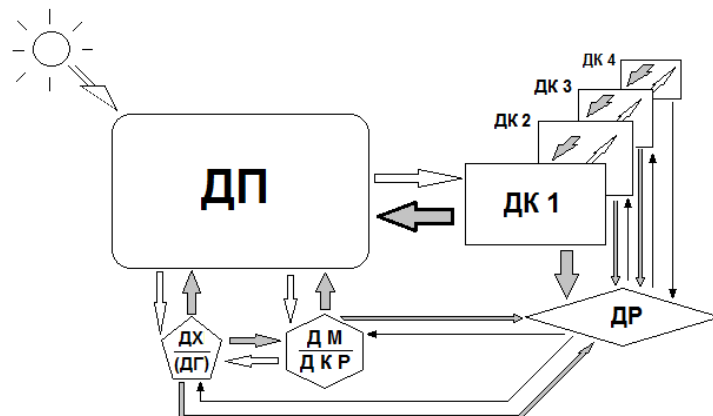


Рис. 9. Информационная модель наземного биоценоза как геосимбиоза.
 Тёмные стрелки – управляющие информационные воздействия (прямые связи),
 светлые и тонкие стрелки – обратные связи; остальные обозначения – как на рисунке 8

Все геосимбиозы, очевидно, можно условно подразделить на локальные, региональные и биомные (тайга, степь, сельва и т.п.) геосимбиозы (или микро-, мезо- и макро-геосимбиозы) (Савинов, 2014а). Их подразделение, организация, функционирование и развитие определяются, по-видимому, рядом основных факторов: 1) масштабами континуальности мицелия микоризных грибов и характером распределения (пространственной структурой) локальных, региональных и биоминальных группировок растений-хозяев; 2) географическими изоляционными факторами (природными и антропогенными); 3) явлениями природной и антропогенной инвазии чужеродных растений, микоризных грибов, растений-паразитов и гемипаразитов травянистых и древесных растений; 4) сезонными факторами.

Однако, несомненно, что среди разнообразных симбионтов фитоценоза микоризные грибы являются главными интеграторами растений в морфо-

физиологически единую, динамичную симбиотическую систему – геосимбиоз. И этот факт должен стать ключевым в синэкологии и прикладной экологии. Поэтому представляется, что существующие в настоящее время подходы к изучению экосистем в рамках популяционной парадигмы (Смирнова, Торопова, 2008; Смирнова, 2009; Смирнова и др., 1993, 2011) не могут считаться методологически безальтернативными, поскольку не согласуются с накопленными данными и новыми концепциями о симбиотических системах различных уровней (Проворов, Долгих, 2006; Тихонович, Проворов, 2009; Савинов, 2005, 2006, 2011, 2012; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009).

Симбиотический подход (Савинов, 2005, 2012; Rosenberg et al., 2009) позволил открыть роль бактерий-симбионтов в процессах прорастания семян (как суперорганизмов) и его искусственной стимуляции (Федотов и др., 2017, 2020), что, несомненно, и далее будет практически использоваться и разовьет теорию динамики почвенного банка семян в наземных экосистемах. Необходимость развития симбиотического подхода на популяционном уровне, т.е. на уровне демоценозов, пока не осознается, в том числе и при обращении к публикациям по этому вопросу (Savinov, 2011; Савинов, 2012) ряда отечественных и зарубежных исследователей (Русина, 2015; Дмитриева и др., 2016; Протасов, 2016; Theis et al., 2012; Gilbert, 2014; Voss et al., 2015; Salvucci, 2016, 2019; Stepanova et al., 2021). А на биоценоотическом и экосистемном уровнях зарубежными исследователями развиваются представления о микоризной сети («mycorrhizal network», «Wood Wide Web») (Simard et al., 2004, 2012; Castro-Delgado et al., 2020; Figueiredo et al., 2021), лишь частично аналогичные концепции геосимбиоза (Савинов, 2014а,б).

1.3. Активность биосистем как фактор их онтогенеза и эволюции

1.3.1. Понятие «активность», природа и проявление активности на разных уровнях организации материи

Взаимное влияние (действие) и тел, и явлений друг на друга, то есть их взаимодействие, выражает сущность самого существования и развития Вселенной (Краткий... 1979; Хайтун, 2009). При этом одни тела оказываются деятельнее, активнее, чем другие, что и обуславливает вечное движение материи, ее вечное, необратимое изменение – развитие. Поэтому давно (по крайней мере с XVIII–XIX вв.) многими западноевропейскими исследователями активность (в той или иной форме и в разной терминологии) признана важнейшим свойством материи (Ламарк, 1959; Бэттлер, 2005). Более того, представляется постулатом, что активность материи есть причина ее существования и развития (Чайковский, 2008; Савинов, 2013а;

2013б). Однако проблема в том, что существуют крайне противоречивые мнения в отношении явлений активности материальных систем, ее значимости, а также разные взгляды на само понятие «активность», несмотря на широчайшее использование его и производной от него терминологии в современной естественно-научной литературе.

Говоря о категории и термине «активность», сначала необходимо коснуться семантических особенностей самого термина и связанных с ними методологических коллизиях. Это обусловлено прежде всего тем, что в словарях русского языка (Ожегов 1986; Ожегов, Шведова 2010) значение слова «активность» можно определить только косвенно по слову «активный», т.е. деятельный, энергичный. Слова «actio» (движение, действие, деятельность, активность – лат.) и «activity» (деятельность, активность, энергия – англ.) фактически равны по смыслу. Но считается (Дубов, 2011), что привнесение из английского в русский язык слова «активность» породило в психологии методологическую проблему, в частности из-за созданного. Н.А. Бернштейном (1966) научного направления – физиологии активности, в котором понятие «активность» используется как антоним «реактивности» – ответа организма на воздействия внешней среды.

Другой аспект обусловлен обращениями исследователей к понятию «сила» (Ламарк, 1959; Бэттлер, 2005). Но мне представляется, что, например, А. Бэттлер (2005) в специальной книге придает понятию «сила» слишком высокий статус (ранга категории). Ведь понятие «сила» выражает всего лишь количественную характеристику активности. Например, в физике сила – мера механического взаимодействия тел, «характеристика интенсивности физических процессов» (Ожегов, Шведова, 2010, с. 717). Тогда качественной мерой активности, как мне представляется, в первом приближении можно считать специфику возникшей организации, формы (в широком смысле) нового объекта (явления), его новизну – эмерджентность, порожденные данной активностью.

Вообще, в отношении понятия «активность» есть несколько философско-методологических точек зрения: 1) активность материальных систем – их реальное, фундаментальное свойство, движущая сила эволюции (Чайковский, 2006, 2008); 2) активность присуща только адаптирующимся, кибернетическим системам (Украинцев, 1967); 3) понятие «активность» – понятие о трансцендентных движущих силах эволюции (Марков, 2011). Но имеющиеся данные и доминирующие представления о природе и роли активности (Шмальгаузен, 1946; Бернштейн, 1966; Камшилов, 1970; Чайковский, 2006, 2008; Зусмановский 2007; Моросанова, 2010; Дубов, 2011; Савинов, 2013а,б) показывают, что вторая точка зрения неоправданно ограничивает сферу понятия «активность», а третья позиция – ошибочна.

Полагаю, что активность является всеохватывающей сущностью не только самоуправляемых систем (живых и производных от них социальных и ряда автоматических), но и объектов всех уровней Вселенной с замечанием об эмерджентных различиях активности на этих уровнях. Кор-

ректируя ранее данное определение (Савинов 2009), считаю, что активность материальной системы (в том числе живой) есть характер и интенсивность ее взаимодействия с окружающей средой (т.е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и сложнее взаимодействует система с окружающей средой в единицу времени, тем она активнее (Савинов, 2015б, 2016а,б). Однако следует отметить, что при реализации активности адаптирующейся системы она либо будет производить количественные и качественные изменения в окружающей среде, либо уклоняться от взаимодействия с ней, автономизироваться от нее. И то, и другое будет характеризовать активность системы. При этом должен выполняться принцип минимизации взаимодействия М.Л. Цетлина (1969), суть которого в том, что в нормальных условиях (т.е. при отсутствии сильных внешних воздействий и отрицательных изменений внутри самоуправляемой системы) сила взаимодействий системы с внешней средой и ее элементов (подсистем) друг с другом уменьшается, а степень их автономности и системы от внешней среды возрастает до некоторых допустимых пределов; напротив, сильное возмущающее влияние внешней среды на систему и негативные изменения внутри нее стимулируют противоположные тенденции.

Представляется, что активность адаптирующихся систем в первую очередь задается их управляющими подсистемами, но также зависит и от структурно-функциональных особенностей исполнительных подсистем, а также от воздействий окружающей среды (Савинов, 2010). В живых организмах управляющие подсистемы – генотип, нервная и гуморальная системы (подсистемы) – определяют характер активности остальных подсистем, но и деятельность последних диалектически корректирует активность управляющих подсистем по каналам обратной связи (Савинов, 2006). Полагаю, что общая (интегральная) активность системы (живой или неживой) условно включает ее экзогенную активность (реактивность), которая стимулируется воздействием на систему внешней среды, и эндогенную активность, обусловленную свойствами самой системы (Савинов, 2015а) (рис. 10А).



Рис. 10. А – схема проявления активности живых (адаптирующихся) и неживых систем, Б – зависимость жизнеспособности адаптирующейся системы от ее активности (пояснения в тексте)

При этом проявление активности неживых систем приводит либо к их распаду, деградации (протекающей с той или иной скоростью), либо к синтезу новой системы, а следствием активности живых систем является их адаптация или смерть в зависимости от степени адекватности активности данной живой системы своей внутренней организации и условиям окружающей среды (это справедливо и в отношении социальных систем, производных от биологических систем). Адекватность окружающей среде интегральной активности системы (неживой и особенно живой) «проверяется» естественным отбором (ведь активность для организмов – одна из фенотипических характеристик). Поэтому ошибочны и игнорирование эволюционной роли активности организмов сторонниками синтетической теории эволюции (СТЭ), и отрицание (или умаление роли) естественного отбора оппонентами СТЭ. При этом логично полагать, что имеется закономерная зависимость жизнеспособности адаптирующейся системы от уровня ее активности (рис. 10Б). Это подтверждается фактами.

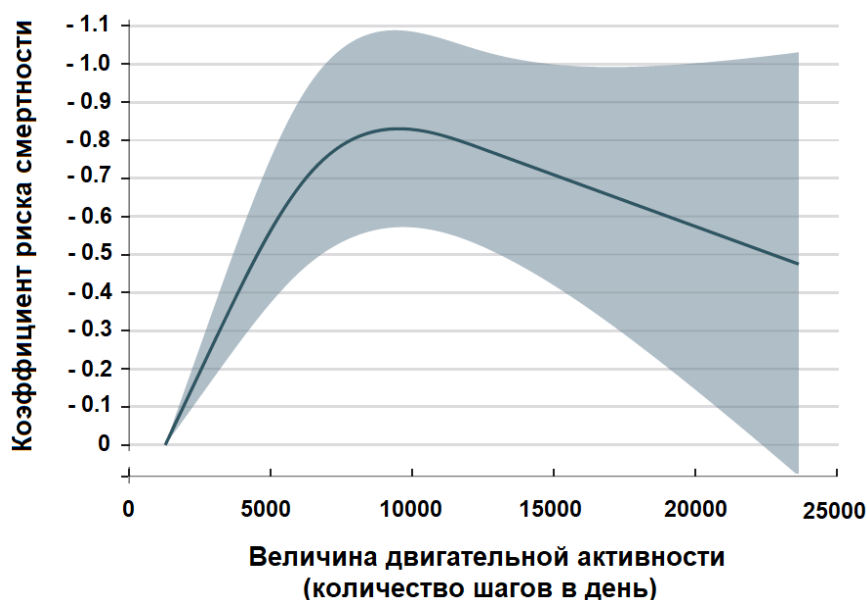


Рис. 11. Зависимость риска смертности людей от величины их двигательной активности (по: *Del Pozo Cruz et al., 2022, модифицировано*)

Например, результаты популяционного исследования с участием 78 500 человек показали, что при двигательной активности людей, количественно выражаемой до 10 000 шагов в день, возникает более низкий риск их смертности, канцерогенеза и сердечно-сосудистых заболеваний; при этом шаги, выполняемые с более высокой частотой, обеспечивают дополнительное снижение указанного риска (Del Pozo Cruz et al., 2022) (рис. 11).

Известно, что адаптацию системы рассматривают и как процесс ее приспособления к условиям окружающей среды, и как свойство системы, т.е. как результат процесса приспособления. Очевидно, что и активность системы при этом надо рассматривать и как свойство системы, и как процесс.

Тогда вслед за В.И. Кремянским (1969) можно, видимо, считать, что *активность системы как процесс* – это в основном эндогенно детерминированные изменения и действия системы, т.е. обусловленные главным образом ей самой и зависящие от ее внутренних противоречий; в таком контексте *пассивность системы* как диалектическая противоположность, наоборот, выражает преобладание экзогенной (внешней) детерминации, т.е. преимущественного влияния окружающей среды на поведение данной системы.

1.3.2. Взаимосвязь активности, информации, энергии, организации и эволюции материальных систем

Все формы существования и движения (развития) материи обычно подразделяют в закономерной последовательности, соответствующей их эволюционному «возрасту»: физические, химические, биологические, социальные. Представляется, что системам, соответствующим каждой из этих форм материи, свойственны специфичные проявления активности.

Действительно, в разных областях естествознания и социальных наук обнаруживаются методы, которые прямо или косвенно, количественно и иногда качественно позволяют оценивать активность материальных систем физической, химической, биологической и социальной природы. Достаточно указать на наличие формул: гравитационного взаимодействия тел, интенсивности распада радионуклидов, тепловых эффектов и скоростей химических реакций, активностей ферментов и других биомолекул, приемов определения активности животных и социальной активности людей (Крестов 1982; Чернавский, Чернавская 2009; Дубов 2011; Максимов, Хайруллин 2012; Плынова, Бажинова 2012; Ванин и др. 2014; Волкова и др. 2014). Эти тезисные положения автора (Савинов, 2015б, 2016а,б) несколько подробнее попытался развить А.И. Раилкин (2021), а также сформулировать «законы биологической активности» (Раилкин, 2019), которые, однако, сложно рассматривать и принять, поскольку их формулирование не предварялось определениями «активность» и «биологическая активность».

Исходя из авторского определения активности как философской категории и атрибута взаимодействия любых систем (см. раздел 1.3.1.), представляется корректным считать, что активность систем взаимосвязана с другими их важнейшими свойствами – энергией, информацией, способностью эволюционировать. Это положение подкрепляется как теоретическими построениями других авторов, так и известными эмпирическими данными.

Так, по мнению К.К. Колина (2010, с. 33), «информация пронизывает все уровни организации материи и энергии» в природе, «является первопричиной движения материи и энергии», определяет его историческое направление, т.е. «является решающим фактором эволюции» всех процессов в природе и обществе. Из теоретических построений Е.Н. Князевой

(2011, с. 83) о сложных системах следует, что «и система, и окружающая среда обоюдно активны», часто поэтому коэволюционируют. При этом живые существа отбирают из окружающей среды необходимые стимулы, а на высшей стадии эволюции субъект, познающий мир, не столько его отражает, сколько творит (Князева, 2011).

Разумеется, предпринимаемые в информационном ракурсе рассуждения могут быть продуктивны только при наличии адекватного определения понятия «информация». Представляется, что оно прежде всего будет зависеть от исходной принимаемой позиции, которая может быть обозначена как функциональная или атрибутивная (Колин, 2010). В соответствии с атрибутивным подходом (в отличие от функционального) существование и развитие любой природной системы предполагает информационный аспект взаимодействия ее элементов между собой и самой системы с окружающей средой, т.е. с другими системами. Представляется, что этот подход, делая информационный аспект универсальным, объективнее и позволяет связывать воедино явления активности, информации, энергии и эволюции в отношении всех материальных систем. Поэтому полагаю, что необходимо уточнить определение информации, данное автором ранее (Савинов, 2006, 2015б, 2016б), учитывая современные работы (Чернавский, Чернавская, 2009; Колин, 2010).

Полагаю, что *информация – это свойство (способность) взаимного неравноценного воздействия любого характера и любой природы (физической, химической и т.д.) объектов (систем) друг на друга с взаимным необратимым и неравноценным изменением их признаков*. Такое определение, как представляется, позволяет связать воедино информацию, активность, энергию и эволюцию материальных систем. Это объективно, поскольку: 1) энергия системы есть *способность* системы выполнить работу, проявить активность; 2) информация системы – это *способность* системы оказать воздействие различной природы на другую систему и вызвать ее направленное, необратимое изменение; 3) активность системы – это *действие (различной природы)* одной системы на другую систему, приводящее в долгосрочной ситуации к направленному, необратимому изменению обеих систем (Савинов, 2015б, 2016б).

1.3.3. Проблема количественной и качественной оценки активности материальных систем (биосистем)

Как уже отмечено, активность материальных систем обусловлена их структурно-функциональными особенностями, возможностями информационного и энергетического обмена с окружающей средой (другими материальными системами). Но в этих случаях исследователи не исходили (и не могли исходить) из философско-методологического понимания активности как категории, ввиду отсутствия общей теории активности матери-

альных систем. А чтобы разрабатывать такую теорию, необходимо формулировать правила, принципы, законы и пытаться их формализовать, в том числе в аспекте связи структурно-функциональных, информационных, энергетических и эволюционных характеристик материальных систем с характеристиками их активности.

Для решения указанных вопросов использован подход, который назван *эргонтическим* (от греч. *ergon* – действие, работа) (Савинов, 2015б, 2016а,б, 2017а,б,в). Этот подход основан на авторском определении понятия «активность», согласно которому активность материальной системы, в том числе живой, есть характер и интенсивность ее взаимодействия с окружающей средой (т.е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и разнообразнее взаимодействует система с окружающей средой (другими системами), тем она активнее, в противном случае – всё наоборот, т.е. система тем менее активна, чем слабее и проще она осуществляет указанное взаимодействие (Савинов, 2015а, 2016а,б). В отношении адаптирующихся, живых систем, это взаимодействие, т.е. активность (А), по существу отражает скорость аккумуляции или генерирования вещества, энергии и информации адаптирующейся системой, например, биосистемой организменного, популяционного или биоценотического уровней (Савинов, 2015а):

$$A = M / t \quad (3), \quad A = Q / t \quad (4), \quad A = H / t \quad (5),$$

где М – масса потребленного и/или синтезированного вещества (г), Q – количество потребленной и/или выделенной энергии (Дж), Н – количество информации (бит), экзогенно полученное или эндогенно созданное биосистемой (ее структурно-функциональным матриксом) за единицу времени t (например, в секунду).

В физиологическом и экологическом аспектах жизнедеятельность организмов, например, растений, традиционно характеризуется скоростью аккумуляции или продукции вещества или энергии (Angert et al., 2007; Susiluoto, Berninger, 2007). Таковыми «скоростными» показателями являются, в частности, 1) интенсивность фотосинтеза, выражаемая в мг поглощенного CO₂, отнесенного к единице площади (дм²) листьев растения в единицу времени (мин, час); 2) продуктивность растений, определяемая количеством произведенного ими вещества (энергии) на единицу площади листьев в единицу времени (г/м² · сутки, ккал/м² · сутки). Очевидно, эти и подобные показатели характеризуют активность растений, однако в силу специфики они не будут сопоставимы с характеристиками активности других членов биоценоза – консументов и редуцентов, что затруднит исследования экосистем в новом аспекте. Если же попытаться выразить активность, в частности, как скорость информационного взаимодействия биосистем с окружающей средой, то указанных выше ограничений не возникает и можно использовать универсальные единицы информации (бит, байт).

Активность является интегральной характеристикой не только живых систем организменного (аутоценотического) и популяционного (демоценотического) ранга, но и систем биоценотического, биомного и биосферного уровней. В частности, показано, что основная, или первичная продуктивность экосистемы, биоценоза – это скорость, с которой лучистая энергия усваивается организмами-продуцентами в процессе фотосинтеза или хемосинтеза и преобразуется в органическое вещество (Одум, 1975). Чистая продуктивность сообщества – это скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами за учетный период (за вегетационный период или за год). Вторичная продуктивность – это скорость накопления энергии (вещества) на уровнях консументов. В связи с этим было предложено рассматривать первичную и вторичную продуктивности как энергетические эквиваленты активности биоценозов, экосистем и биосферы в целом (Савинов, 2016б).

Что касается оценки активности социальных и социально-экономических систем, то, представляется, что она может быть выражена скоростью генерирования или потребления информации, энергии, вещества такими системами (в количественном и качественном аспектах). В частности, активность национальных научных сообществ можно, очевидно, оценивать по скорости генерирования и восприятия научной информации в количественном и качественном выражениях (используя, например, годовое количество публикаций, патентов, индексы цитирования и другие показатели).

В предложенной формуле (5) величина H определяется известной формулой Шеннона, ей принято выражать количество информации (бит), накопленное или генерируемое биосистемами организменного и надорганизменного уровней (Емельянов, 1994; Алимов и др., 2013):

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i \quad (6)$$

В формуле (6) p_i есть частота какого-либо события, в аспекте активности биосистем это может быть, например, а) частота встречаемости жертв того или иного вида в рационе консумента, б) экстенсивность паразитарной инвазии хозяина (частота встречаемости паразита в теле хозяина), а) частота проявления (доля) в группах популяционного уровня дискретных фенотипических признаков – фенов; б) доли (частоты) химических элементов, аккумулятированных в живых организмах разных филогенетических групп; в) частоты посещения насекомыми-опылителями энтомофильных растений.

В контексте сказанного, очень важно и необходимо сопоставить понятия «активность» и «борьба за существование». С позиции эргонтического подхода (Савинов, 2015б, 2016а,б, 2017а) активность живых организмов (биосистем организменного уровня) и симбиотических надорганизменных систем (Савинов, 2012) на всех стадиях их онтогенеза, а также систем популяционного уровня, по существу близка к понятию «борьба за жизнь» в

смысле метафоры Дарвина (1939), непрерывной борьбы за жизненно важные ресурсы, т.е. совокупности всех противоречивых взаимодействий указанных биосистем между собой, с другими группами организмов и абиотическими компонентами экосистем. При этом характер активности биосистем задается, с одной стороны, их генетическими подсистемами (гено-типами), с другой стороны – воздействиями внешней среды (Савинов, 2006, 2015в).

Отождествление активности организма с его борьбой за жизнь (за существование), предпринятое вслед за Н.А. Бернштейном (1966), мне представляется не только справедливым, но и необходимым, в том числе и в терминологическом отношении. Термин «активность» позволяет снять некий налёт односторонности, привнесённый термином «борьба», акцентирующим внимание больше на антагонизме взаимоотношений живых организмов со средой обитания (в широком смысле). Это обстоятельство заботило и Дарвина (1939), который в «Происхождении видов» указывал следующее: во-первых, именно в метафорическом смысле под борьбой за жизнь он понимает совокупность бесконечных и разнообразнейших отношений, непрерывно возникающих между данным живым организмом и всей остальной биотической и абиотической природой; во-вторых, указанная борьба обуславливает естественный отбор, в общем виде выражающийся в выживании и распространении в природе наиболее успешных в борьбе организмов, т.е. таких, у которых на разных уровнях их организации (морфолого-анатомическом, физиологическом, поведенческом и др.) адекватнее сложились отношения с окружающей средой. Эта важнейшая дарвиновская концепция хорошо известна и составляет основу синтетической теории эволюции, не утратившей во многом своего значения для мирового научного сообщества. Но затрагивать эту тему приходится, например, вследствие появляющихся альтернативных мнений о том, что борьба за существование в отдельных группах организмов может «отсутствовать» и такие группы «не могут эволюционировать» (Махров и др., 2016). Ошибочность этой позиции очевидна: в процессе онтогенеза живой организм может лишь в некоторых пределах изменять свою активность (ослаблять или усиливать) (Савинов, 2016б), но не может полностью прекратить свое взаимодействие (в том числе обмен веществ) со средой обитания (внешними биотическими и абиотическими факторами), в противном случае он умирает. При этом сведение понятия «борьба за существование» только к антагонистическим взаимоотношениям организмов (Махров, 2019) неверно, искажает смысл этого понятия (см. Биологический..., 1986, с. 79), поскольку антагонистические взаимоотношения составляют лишь часть борьбы за существование, часть активности организмов.

Для живых организмов и их группировок будут определены разные формы (составляющие) активности, в частности, например: 1) морфогенетическая активность (при использовании частот параметров фенотипической изменчивости), 2) аккумулятивная активность (например, на основе

соотношения долей аккумуляции организмом разных веществ), 3) трофическая активность (при учете частоты встречаемости жертв того или иного вида в рационе консумента) 4) симбиотическая активность (например, по данным об экстенсивности паразитарной инвазии хозяина), 5) консортивная активность (в частности, энтомофильная активность, при учете частот взаимодействия видов растений с видами антофильных насекомых) и т.п. (Савинов, 2017б; Савинов, Никитин, 2017а).

Поскольку форм активностей, т.е. форм взаимодействий материальных систем, в том числе живых организмов и их группировок, между собой и окружающей средой (в широком смысле) в природе множество, то интегральная активность систем, например, биосистем популяционного уровня, должна количественно рассчитываться с учетом различных форм активности, например, трофической, симбиотической, аккумулятивной и др. (Савинов, 2017б). В частности, было принято (Савинов, 2017б, 2021), что трофическая активность (A_1) – это количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации (энергии, биомассы) демоценозом («популяцией») консументов при потреблении специфичного рациона; симбиотическая активность (A_2) – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации демоценозом («популяцией») при взаимодействии аутоценозов («особей») со своими симбионтами (паразитами, мутуалистами, комменсалами); аккумулятивная активность (A_3) – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации демоценозом («популяцией») вследствие пропорционального накопления в аутоценозах («особях») из внешней среды различных веществ (минеральных, органических); тогда интегральная активность (A_d) – это количественный показатель, характеризующий скорость накопления, например, информации демоценозом («популяцией») консумента за счет, например, трофической, симбиотической и аккумулятивной активности.

Таким образом, при возможности определения нескольких подобных форм активности для одного и того же вида организма или надорганизменной системы («популяции») интегральную активность (A_d) биосистемы популяционного уровня можно оценивать по формуле (Савинов, 2017б; Савинов, Никитин, 2017а):

$$A_d = (A_1 \cdot A_2 \cdot \dots \cdot A_n)^{1/n} \quad (7)$$

где $A_1, A_2 \dots A_n$ – величины разных форм активности биосистемы.

Очевидно, приоритет в определении той или иной формы активности будет обусловлен, например, задачами, объектами исследования и возможностями исследователя.

Важно также отметить, что, с одной стороны, известна взаимосвязь энергетических и массовых характеристик биосистем организменного и популяционного уровней (Большаков и др., 1998). С другой стороны, потоки энергии через указанные системы, взаимосвязаны с потоками информации через них (Алимов и др., 2013). Количество этой информации явля-

ется мерой организованности систем (Винер, 1958; Камшилов, 1970; Емельянов, 1994): выше организованные системы содержат больше информации и наоборот. В свою очередь количество заключенной в системе информации адекватно разнообразию (неоднородности) элементов системы (Камшилов, 1970).

Было также показано (Алимов и др. 2013), что поток информации (I), проходящий через систему, связан с потоком энергии (Q) через нее:

$$I = Q / K \quad (8),$$

где K (Кельвин) – единица термодинамической температуры, равная 1/273,16 части термодинамической температуры тройной точки воды.

Тогда из формул (5) и (8) следует, что активность системы (A) связана с потоком энергии (Q) через нее в единицу времени:

$$A = Q / K \cdot t \quad (9)$$

Представляется, что по аналогии с ценностью информации следует определять и ценность активности адаптирующейся системы. Предложено считать, что ценность информации определяется вероятностью достижения цели, ради которой информация рецептируется (см. Чернавский, Чернавская, 2009):

$$W = \log_2 p_i / p \quad (10),$$

где p_i – вероятность достижения цели после выбора i -го варианта, p – априорная вероятность достижения цели до выбора любого варианта.

Исходя из этого, можно считать, что активность адаптирующейся системы будет ценной (положительной), если она позволила системе достичь необходимой цели (обеспечила ее жизнеспособность) и наоборот, а оценку ценности активности (V) можно проводить, используя формулу:

$$V = A_{\phi} / A_o \quad (11),$$

где A_{ϕ} – фактическая активность системы, A_o – оптимальная активность, обеспечивающая максимальную жизнеспособность (максимальную приспособленность) адаптирующейся системы (см. рис. 10Б).

С другой стороны, ценная активность ($A_{ц}$) адаптирующейся системы, как представляется, может быть определена так:

$$A_{ц} = H_{ц} / t = (H - H_n) / t \quad (12),$$

где $H_{ц}$ – ценная информация, воспринятая системой в единицу времени t , H – общая информация, воспринятая системой, H_n – нежелательная информация (в том числе, избыточная и дезинформация).

Поскольку адаптивность организмов во многом есть вероятность оставления потомства, то ценность воспринятой (созданной) информации можно определять, например, на основе данных о степени полноценности и реализации зигот (см. Савинов, 1998). Представляется также, что при

разработке вопросов активности живых систем в дальнейшем должен учитываться и симбиотический аспект (Савинов, 2012), т.е. осознание эмерджентной активности симбиотических систем.

1.3.4. Активность как фактор развития и характеристика адаптирующихся систем разных уровней организации

Биологическим и социальным системам как природным классам адаптирующихся систем, в отличие от абиотических, свойственно «преемственное самовоспроизведение организации (в частности и устойчивое самовоспроизведение неравновесности)» (Кремянский, 1969, с. 61). Это преемственное самовоспроизведение организовано и осуществляется в пределах данной среды и во времени как вещественно-энергетический вихрь, спиралевидный круговорот. И такими спиралевидными «вихрями» являются не только отдельные живые организмы, но и надорганизменные биосистемы, «сама жизнь на Земле» (Ляхова, 1979, с. 101, 114).

В свете сказанного понятно, что спиралевидные вещественно-информационные круговороты-квазициклы осуществляются на организменном уровне в системе «генотип – фенотип» (на основе прямых и обратных связей между ними) (Савинов 2006). При этом генотип (ДНК) как управляющая подсистема задает совокупность потребностей организма, а эти потребности реализуются путем активности всех структурно-функциональных элементов фенотипа как исполнительной подсистемы (путем вовлечения в процесс реализации активности всех фенотипических свойств – биохимических, физиологических, морфолого-анатомических, этологических) при непрерывном потоке энергии через данную организменную систему. Тем самым, как уже было отмечено (см. раздел 1.3.3), активность по существу является борьбой за существование (корректнее – за жизнь) – совокупность всех противоречивых отношений организма с биотическими и абиотическими компонентами окружающей среды. Действительно, известные эволюционисты признают, что важным отличием живого организма от неживого объекта является то, что «при обмене веществ организмы поддерживают свой системный гомеостаз (то есть сохраняют динамическое постоянство своей организации), активно (выделено мной – А.С.) контролируя процессы метаболизма и делая их направленными и избирательными» (Иорданский, 2011, с. 9). А обуславливающая гомеостаз «борьба за существование охватывает все формы активности особей (выделено мной – А.С.), направленные на поддержание жизни и размножение» (Яблоков, Юсуфов 2006, с. 131). При этом возникает «нестатистическая упорядоченность изменчивости» организмов и естественному отбору подвергается не «хаотическая масса» (Мейен, 2007, с. 230), а совокупность активных, гомеостатических систем с индивидуальными отличиями в организации и метаболизме (поведении). Живые системы (в ракурсе всех уров-

ней их организации) вынуждены непрерывно, активно реагировать на возникающие экологические изменения и быстро вырабатывать необходимые приспособления к условиям местообитания, а не только «дождаться» появления случайных мутаций и результата действия отбора в отдаленном будущем (Савинов, 2008, 2009б). При этом согласно концепции А.М.Оловникова (2009), отчасти идейно родственной гипотезе пангенезиса Ч.Дарвина (1941), адаптациогенез осуществляет креатрон организма, эпигенетические механизмы которого обеспечивают активную адаптацию данного биологического вида и массовую «передачу» (в пределах вида) половым клеткам (а через них – и потомкам) информации о новых, вынужденных «упражнениях» (в широком смысле) структур организма (на всех его уровнях) в изменяющихся условиях внешней среды.

Таким образом, хотя биотические и абиотические факторы внешней среды оказывают значительное влияние на характер эволюции организмов, но их активность имеет решающее значение для адаптациогенеза: с одной стороны, «ассимилируя» необходимые элементы внешней среды, а, с другой стороны, в известной степени автономизируясь от эктогенетических факторов, организмы «организуют» свое индивидуальное и историческое развитие в пределах экологических ниш.

В свою очередь организованность биологических систем сопряжена с разнообразием их элементов, а оно – со сложностью биосистем: увеличение разнообразия элементов биосистем ведет к повышению их сложности и организованности (Емельянов, 1994). Разнообразие (неоднородность) элементов системы адекватно количеству заключенной в ней информации (Камшилов, 1970), а количество этой информации является мерой организованности системы (Винер, 1958; Камшилов, 1970; Емельянов, 1994): выше организованные системы содержат больше информации и наоборот.

Поскольку рядом авторов (Камшилов, 1970; Чайковский, 2006, 2008; Зусмановский, 2007) активность была признана главным фактором эволюции систем, то в связи с этим можно полагать, в частности, что мутации – это в основном следствия реализации интегральной активности живых систем, но никак не главная причина их филогенеза. Эволюция «начинается» не столько с мутаций, сколько с характерных изменений в демоценозах активности аутоценозов (холобионтов) в ответ на долговременные тренды условий в экосистемах.

Наряду с этим важно учитывать критерии биологического прогресса (регресса), установленные А.Н. Северцовым (1939), согласно которым филогенетическая группа биологически прогрессирует (в частности, вследствие идиоадаптивного развития ранее сформировавшихся ароморфозов), если она расширяет свой ареал, увеличивает численность, а также – количество дочерних групп путем адаптивной радиации; обратные процессы вызывают лишь биологический регресс (см. также рис. 2).

Исходя из этих методологических оснований было предложено (Савинов, 2015б, 2016а,б) наличие взаимосвязи категорий двух родов: 1) ак-

тивности природных и антропогенных адаптирующихся систем (биологических, социальных, социально-экономических, робототехнических); 2) их жизнеспособности, уровней организованности, направлений эволюции (рис. 12).

В связи с этим была, в частности, рассчитана трофическая активность 3-х видов змей – медянки, обыкновенного ужа, обыкновенной гадюки – по данным встречаемости жертв в рационах этих рептилий (Савинов, 2016а). Результаты расчетов показали, что трофическая активность указанных змей соответствует размерам их ареалов и количеству видов в родах, к которым указанные виды змей принадлежат: медянка (с активностью $0,59 \cdot 10^{-5}$ бит/сек) имеет наименьший ареал, являясь одним из двух видов рода медянок; обыкновенная гадюка (с активностью $1,20 \cdot 10^{-5}$ бит/сек) занимает наибольший ареал, а род гадюк составляют 10 видов; обыкновенный уж (с активностью $0,75 \cdot 10^{-5}$ бит/сек, 3 вида в роде) занимает промежуточное положение среди указанных видов змей.

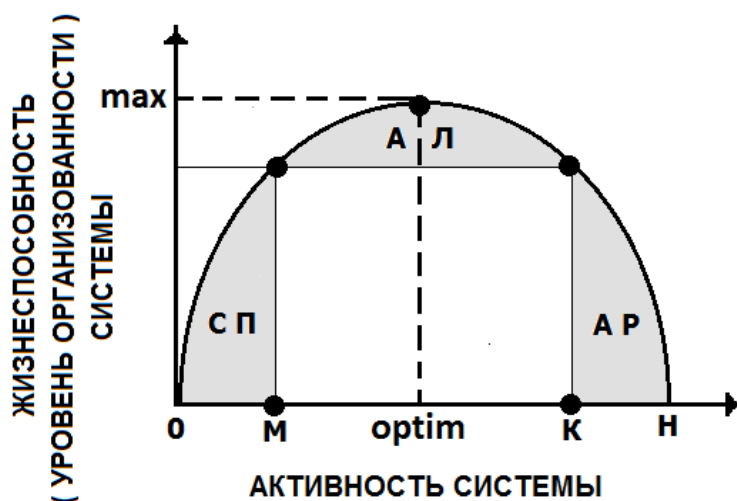


Рис. 12. Гипотетическая взаимосвязь жизнеспособности, уровней организованности (направлений эволюции) и активности адаптирующихся систем.

Обозначения: СП – зона специализации (телогенеза), АЛ – зона аллогенеза,

АР – зона арогенеза (на оси X им соответствуют величины активности в пределах 0М, МК и КН)

В аспекте исследований такого рода для выражения жизнеспособности, адаптированности, уровня (степени совершенства) организации системы можно также воспользоваться балльным способом оценки этих показателей, предложенных В.М.Эпштейном (1984).

Активность является интегральной характеристикой не только живых систем организменного (аутоценотического) и популяционного (демоценотического) рангов (Савинов, 2012), но и систем биоценотического, биомного и биосферного уровней. В частности, показано, что основная, или первичная продуктивность экосистемы, биоценоза – это скорость, с которой лучистая энергия усваивается организмами-продуцентами в про-

цессе фотосинтеза или хемосинтеза и преобразуется в органическое вещество (Одум, 1975). Чистая продуктивность сообщества – это скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами за учетный период (за вегетационный период или за год). Вторичная продуктивность – это скорость накопления энергии (вещества) на уровнях консументов. В связи с этим было предложено (Савинов, 2016б) рассматривать первичную и вторичную продуктивности как энергетические эквиваленты активности биоценозов, экосистем и биосферы в целом. Имеющиеся данные показывают, что активность биомов закономерно изменяется под влиянием природно-климатических условий. Например, валовая первичная продуктивность (как эквивалент активности) тундровых и пустынных биомов составляет всего около 200 ккал/м² в год, бореальных хвойных лесов – 3.000, а влажных тропических лесов – 20.000 ккал/м² в год (Одум, 1975).

Однако необходимо учитывать, что в современных условиях существенные коррективы в эти оценки вносит антропогенная (техногенная) активность, которая выражается, в частности, в значительных изменениях масштабов и скоростей трансконтинентальных переносов вещества, энергии и информации в биосфере, обусловленных формированием и эволюцией глобальных технологических процессов, международных культурных и технологических цепей и сетей.

В условиях техногенеза и цивилизационной глобализации, преобразующих биосферу, очень важна междисциплинарная интеграция достижений теории биологической эволюции и социологии (Гринин и др., 2008; Гринин, Коротаев, 2009). На этой основе развивается учение о социальной макроэволюции как типе глобальной социальной эволюции, к которой применимы категории (ароморфоз, алломорфоз) и законы (необратимости эволюции, роста устойчивости и приспособляемости систем, роста эффективности и безотходности биогеохимического круговорота и др.) по аналогии с биологической макроэволюцией (Гринин, Коротаев, 2009).

В этой связи представляется, что активность социальных и социально-экономических систем может быть выражена и оценена скоростью генерирования и потребления информации, энергии, вещества такими системами (в количественном и качественном аспектах). В частности, активность национальных научных сообществ можно, очевидно, оценивать по скорости генерирования и восприятия научной информации в количественном и качественном выражениях (используя, например, годовое количество публикаций, патентов, индексы цитирования и другие показатели).

Таким образом, активность систем является не только основным фактором их развития, но и важнейшей интегральной характеристикой. Некоторые предложенные автором формализации такой характеристики были, в частности, использованы для оценки в эволюционном аспекте активности в экосистемах биосферы представителей ведущих групп живых организмов.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ АКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СИСТЕМ, ЕЕ РОЛИ В ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗЕ И МЕТОДАХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ В ЭКОСИСТЕМАХ

Важнейшие продуценты биосферы – растения активно взаимодействуют в экосистемах с многочисленными внешними биотическими и абиотическими факторами, обмениваясь веществами, энергией и информацией с окружающей средой (Smith, Read, 2008; Grime, Pierce, 2012; Савинов, 2012, 2019; Савинов, Никитин, 2017а,б). Однако исторически так сложилось, что активность растений понимается по-разному и потому в настоящее изучается на основе независимо возникших подходов; их можно условно разделить на ценотипический, фитогенно-полевой, статусный и эргонтический (Савинов, Никитин, 2017а,б; Савинов, 2019).

2.1. Ценотипический подход

Еще в 30-х годах прошлого века Л.Г. Раменский (1971) отметил (тезисно), что виды растений разных семейств активно и конвергентно осуществляют в фитоценозах специализацию, приводящую к формированию трех ценотипов: 1) виоленты (силовики), являющиеся, как правило, эдификаторами в мезофильных биотопах, энергично развивающиеся и захватывающие территорию, подавляющие полнотой использования ресурсов среды другие виды растений; 2) пациенты (выносливцы), успех которых в борьбе за существование достигается не энергией жизнедеятельности, а выносливостью к неблагоприятным условиям биотопов (засолению, закислению почвы, аридности климата и т.п.); 3) эксплеренты (выполняющие), не обладающие качествами виолентов и пациентов, но способные очень быстро временно захватывать появляющиеся (пионерные) биотопы, еще не занятые виолентами или освобожденные от них естественным или искусственным путем. Л. Г. Раменский (1971) отметил, что предложенная им классификация ценотипов растений весьма условна, поскольку большинство растений совмещают признаки разных ценотипов, являются переходными формами или проявляют изменчивость метаболизма в разных биотопах.

Как и Л.Г. Раменский, Дж. Грайм (Grime, 1974), выделил те же самые функциональные группы растений (в соответствии с их адаптивными стратегиями), хотя неудачно (Работнов, 1985) назвал их: 1) конкуренты (C), 2) стресс-толеранты (S) и рудералы (R). В связи с этим зарубежными фитоценологами и рядом отечественных ученых исследования адаптивных

стратегий растений ведутся в рамках CSR-теории Грайма (Grime, Pierce, 2012). При этом важно, что и выделяемые ценотические (ценобиотические) типы по Раменскому, и соответствующие им основные типы стратегии по Грайму характеризуют взаимоотношения между видами растений в соответствующих биотопах (Работнов, 1985), и этот подход в фитоценологии можно условно назвать *ценотипическим* (Савинов, Никитин, 2017а,б).

Выделенные Л.Г. Раменским (1971) ценотипы (виоленты – силовики, пациенты – выносливцы, эксплеренты – выполняющие) «по существу характеризуют три основных направления приспособления растений, возникших в процессе их сопряженной эволюции при совместном произрастании и в процессе формирования фитоценозов (фитоценогенеза)» (Работнов, 1985, с. 3). При этом Л. Г. Раменский (1971, с. 232) специально отметил, что выделенные им основные ценобиологические типы – результат схематизации, поскольку, во-первых, «в действительности большинство растений имеет характеристику переходную или смешанную, совмещающую черты двух типов», во-вторых, ценотипы видов растений могут меняться в различных биотопах. Поэтому «в большинстве растительных группировок имеются виды, приближающиеся по своим свойствам к трем намеченным типам: силовиков, выносливцев и выполняющих; их соотношение отражает условия среды и внутренний ценобиотический строй группировки» (Раменский, 1971, с. 232).

Однако в дальнейшем ценотипическая концепция Л.Г. Раменского отечественными фитоценологами мало использовалась и не получила широкого освещения в отечественной и зарубежной литературе. Вследствие этого, независимо от Л.Г. Раменского, английским фитоценологом Дж. Граймом (Grime, 1974; Grime, Pierce, 2012) развивается до сих пор теория адаптивных (экологических) стратегий растений, аналогичная ценотипической концепции Раменского. Дж. Грайм (Grime, 1974), дополнительно указал возникающие в зависимости от биотопических условий промежуточные типы (CR, SC, RS, CSR), неудачно назвав их типами вторичной стратегии (Работнов, 1985). В действительности же, как отметил Т.А. Работнов (1985), во-первых, следует говорить о пациентности и виолентности как естественных качествах растений, поскольку, например, пациентность является универсальным свойством растений; в частности, виоленты в градиенте условий произрастания нередко переходят в пациентное состояние, также пациентами они являются в составе сомкнутых фитоценозов в начальный период онтогенеза и иногда в фазе старения. Во-вторых, по мнению Т.А. Работнова (1985, с. 8), «эксплеренты целесообразно трактовать несколько шире, чем это принято Л.Г. Раменским и Граймом, включив в этот тип стратегии растения, способные быстро и положительно реагировать на ослабление конкуренции не только в результате различных форм нарушения растительности». Тогда эксплерентами являются и весенние эфемероиды некоторых типов листопадных лесов в период ослабления конкуренции со стороны деревьев-виолентов (Работнов, 1985).

Ценотипы, т.е. типы стратегий жизни растений, в определенной степени изменчивы в онтогенезе видов и в различных биотопах. Это и понятно, поскольку, как отметил Т.А.Работнов (1985, с. 11), «термин «стратегия» вполне соответствует «борьбе за существование» в понимании ее Ч. Дарвином». Этот важный эволюционный аспект проблемы экологических стратегий постепенно осознали Дж. Грайм и его коллеги (Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012). Их новая книга «The evolutionary strategies that shape ecosystems» (Grime, Pierce, 2012) основана на современной трактовке концепции естественного отбора Ч.Дарвина. По мнению авторов книги, дальнейшее развитие концепции адаптивных стратегий и познание их роли в функционировании экосистем перспективно только на основе скорейшей интеграции эволюционной теории и экологии.

В процессе непрерывного взаимодействия видов растений с биотическими и абиотическими факторами внешней среды происходит фитоценогенез – коадаптация данных видов, в результате чего исторически формируются фитоценозы (Работнов, 1985). В соответствии с этим под «стратегией вида» Т.А. Работнов (1985) предложил понимать совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность совместно обитать с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозе. Все это позволяет говорить о взаимосвязи между представлениями о ценотипах Раменского–Работнова (Раменский, 1971; Работнов, 1985) и адаптивными стратегиями Раменского–Грайма (Grime, Pierce, 2012).

В теории экологических стратегий не используется понятие «активность растений», но при расчетах по системе Раменского–Грайма (CSR-теории) обычно используется комплекс показателей, характеризующих энергию жизнедеятельности видов растений разных семейств, степень и скорость освоения ими ресурсов экосистемной среды в сравнении с конкурентами (Grime, 1974, Работнов, 1985; Grime, Pierce, 2012); наряду с этим предпринимаются попытки связать типы экологических стратегий со способностью растений к микоризообразованию и его интенсивностью.

Дж. Грайм (Grime, 1974; Grime, Pierce, 2012) при выделении типов экологических стратегий использовал известный продукционный показатель – относительную скорость роста растений (RGR) и морфологический индекс (M):

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1) \quad (13)$$

$$M = (a + b + c) / 2 \quad (14)$$

где RGR – относительная скорость роста (relative growth rate) (г/г . сут), W₂, W₁ – сухая масса растения (г), A₁, A₂ – площадь листьев (см²) в моменты времени t₁ и t₂ соответственно; а – максимальная высота растения, b – величина горизонтального разрастания растения и с – максимальная величина опада (в баллах).

Впоследствии для установления адаптивных стратегий стали использовать отношение суммарной площади листьев к массе растения – LAR (leaf area ratio) (см²/г), скорость чистой ассимиляции единицы листовой поверхности – NAR (net assimilation rate) (г/см² . сут), а также составляющие LAR:

$$\text{RGR} = \text{NAR} \times \text{LAR} \quad (15)$$

$$\text{LAR} = \text{SLA} \times \text{LMR} \quad (16)$$

где SLA – площадь единицы массы листа (мм²/мг), LMR – листовой индекс (отношение биомассы листьев к общей биомассе растения, мг/мг).

Однако указанные функциональные показатели не всегда однозначно указывают на принадлежность данного вида растений к группе с той или иной экологической стратегией (см. Савинов, Никитин, 2017а,б).

Несомненно, у того или иного вида растения тип основной экологической стратегии генетически запрограммирован, хотя и может меняться в онтогенезе; при этом функциональные и морфологические параметры колеблются в пределах нормы реакции, отражая виолентность, патиентность и эксплерентность, проявляющиеся в соответствующих экологических условиях у всех видов растений, но в разной степени (Работнов, 1985). Показано, что тип экологической стратегии связан с направленностью метаболических процессов у растений, особенностями их химического состава, степенью микоризации (см. Савинов, Никитин, 2017а,б). Имеющиеся данные (Работнов, 1985) позволяют полагать, что тип определенной экологической стратегии конвергентно сформировался в ходе адаптациогенеза у растений разных семейств в пределах соответствующих природно-климатических зон, экосистем и биомов. Несомненно, благодаря разным типам экологических стратегий (C, S, R, CR, SC, RS, CSR) наземных и водных растений формируются адекватные биотопам биоценозы, происходят сукцессии экосистем.

Можно согласиться с мнениями о том, что хотя теория Раменского-Грайма подвергается критике, предельно обобщенно характеризует направления адаптациогенеза растений и способы этой адаптации, но указанная теория открыта для дополнения новыми положениями и данными (см. Савинов, Никитин, 2017а,б), вследствие чего обладает операциональной и прогностической ценностью (Работнов, 1985). Теория экологических стратегий Раменского-Грайма не оперирует понятием «активность» и не ставит задачи количественного определения активности растений, но вопросы адаптации, разрабатываемые в теории экологических стратегий, напрямую связаны с аспектами активности растительных демоценозов («ценопопуляций») и специоценозов («видов»).

2.2. Фитогенно-полевой подход

В отечественной и зарубежной фитоценологии независимо развиваются также методы оценки активности видов растений в рамках концепции фитогенного (экологического) поля (Дуля, 2006; Тиходеева и др., 2010; Жукова, 2012; Журавлева и др., 2012; Mou et al., 1993; Seidl et al., 2012). Этот подход к оценке ценотической активности растений можно условно назвать *фитогенно-полевым подходом* (Савинов, 2019). Анализ работ в

данной области показывает, что фитогенно-полевой подход является перспективным как в плане комплексной оценки активности видов растений, так и в аспекте индикации состояния фитоценозов и их мониторинга, в том числе в условиях техногенного загрязнения экосистем.

2.2.1. Теория и практика использования концепции фитогенного поля в отечественной фитоценологии

Основоположники и последователи концепции *фитогенного поля* исходили и исходят из того, что в процессе своей жизнедеятельности растения любого вида активно взаимодействуют с биотическими и абиотическими факторами среды обитания, в той или иной степени изменяя ее физически, химически и биологически в пределах некоторой области. Эта область получала разные названия, в частности *фитосфера*, *эдасфера* (Быков, 1957, 1973), но в отечественной литературе в соответствии с концепцией А.А.Уранова (1965) закрепилось понятие «*фитогенное поле*» (ФП) (рис. 17).

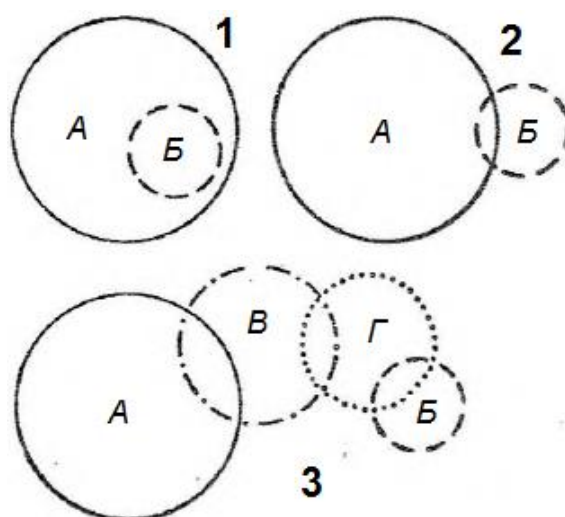


Рис. 17. Схема вариантов взаимодействия растений через их фитогенные поля (ФП): ФП растения А находится в пределах ФП растения Б полностью (1) или частично (2); растение А опосредованно влияет на растение Б через ФП растений В и Г (по: Уранов, 1965)

Согласно концепции А.А. Уранова (1965), ФП имеет две части: а) внутреннюю, находящуюся в пределах общего контура растения, т.е. в зоне кроны и корневой системы, и б) внешнюю – за пределами указанного контура. При этом ФП отличается от физического поля рядом качественных особенностей (Уранов, 1965, с. 252): 1) его напряженность резко изменяется при переходе от внутренней части ФП к внешней, 2) ФП мозаично в плане распределения напряженности из-за расчлененности «активных органов растений» (крон, корневых систем), особенно у вегетативно дина-

мичных растений, что приводит к полицентричности ФП; 3) ФП динамично вследствие изменения условий в биотопе, сопровождающихся адекватной фенотипической изменчивостью растений данного вида, из-за наследственно обусловленных ритмов онтогенеза у разных видов растений и специфики развития на каждом этапе онтогенеза. Наряду с этим А.А. Уранов (1965) полагал, что, исследуя взаимодействия растений через их ФП, важно рассматривать два аспекта: 1) как в сообществе растение изменяет сопридельную с ним среду и 2) как реагируют на эти изменения ближайшие сочлены этого сообщества. Представляется, что в плане таких исследований не менее важен также и аспект реакции рассматриваемого растения на влияние ФП указанных сочленов фитоценоза.

В современной популяционной экологии концепция ФП развивается, в частности с учетом того, что в фитоценозе особи, раметы, клоны ценопопуляций (ЦП) формируют вокруг себя ФП разной степени сложности и конфигурации, взаимодействующие между собой и образующие ФП ценопопуляций (ЦП), а совокупность последних составляет ФП фитоценоза как единой системы (Жукова, 2012). Исследования, проведенные на этой методологической основе в разных типах сообществ, позволили выделить ряд вариантов ФП, различающиеся у растений разных биоморф. В частности, установлено (Жукова, 2012), что простые ФП свойственны моноцентрическим растениям: например, ряду деревьев (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* L.), а также стержнекорневым (*Trifolium pratense* L., *Taraxacum officinalis* L.), некоторым кистекокорневым (*Plantago media* L.) травам (рис. 2 А).

У них формируется один центр закрепления, сохраняющийся в течение всей жизни, вокруг которого образуется постепенно усиливающееся ФП. Процесс старческой партикуляции слабо увеличивает занимаемую площадь и продолжительность её захвата, при этом ФП принимает неправильную форму, частично исчезая (Жукова, 2012). Сложные ФП формируются у неявнополицентрических растений: короткокорневищных (например, у *Trollius europaeus* L.), плотно- и рыхлодерновинных (например, у *Dechampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Festuca pratensis* Huds.), кистекокорневых (в частности, у *Plantago major* L.) (рис. 18Б). В начале онтогенеза эти растения моноцентричны, далее у них формируется несколько близко расположенных центров закрепления, ФП которых перекрываются (Жукова, 2012). Образующиеся при партикуляции раметы могут разрастаться, увеличивая занятую площадь и силу воздействия ФП. Одновременно часть рамет погибает, а ФП рамет могут существовать изолированно.

Явнополицентрические биоморфы на ранних этапах онтогенеза тоже моноцентричны (рис. 18В). Появляющиеся у них в прегенеративном периоде отбеги или корневища формируют новые центры закрепления на разном расстоянии от материнского (Жукова, 2012). Поэтому возникает значительно большее по размерам, но «размытое» ФП, где в промежутках между центрами закрепления рамет остаётся свободное пространство, доступное для особей того же или других видов. При этом ФП не перекры-

ваются, длительность жизни каждого центра значительно меньше, но благодаря интенсивному разрастанию постоянно происходит захват новых площадей и освоение новых ресурсов (Жукова, 2012). Возникающий пятнистый узор полицентрической особи может быть усложнён формированием не только моноцентрических рамет-побегов (как, например, у *Aegopodium podagraria* L.), но и неявнополицентрических партикулирующих рамет-кустов (как у *Fragaria vesca* L.). Ацентрические биоморфы (например, у *Lysimachia nummularia* L., *Trifolium repens* L.) захватывают территорию напользанием побегов и их ответвлений в пределах ближайшего свободного пространства, образуя простые ФП (рис. 18Г). При этом практически каждый узел плагиотропного побега может стать центром закрепления и сформировать боковое ответвление. И вокруг такого образования возникает плотное ФП, которое способно достаточно долго удерживать территорию, постепенно освобождая часть первоначально завоёванной площади при отмирании старых частей побега (Жукова, 2012).

А.М. Гореловым (2013) в развитие концепции ФП 1) предложено рассматривать проявление ФП в вещественном, энергетическом и информационном аспектах; 2) выделены две группы факторов: а) трансформированные растением элементы биотопа и б) им создаваемые; 3) отмечено, что вторая группа указанных факторов имеет сигнальный характер, что делает ее приоритетной в информационной составляющей фитогенного поля.

Вещественная (субстратная) компонента ФП выражена наиболее наглядно (Горелов, 2013): проявляется в круговороте веществ, в избирательной аккумуляции элементов из окружающей среды, синтезе на их основе разнообразных органических веществ с разной степенью химической и биологической активности, которые по завершении онтогенезов растений составляют значительную часть опада – важнейшего «участника» почвообразовательного процесса. При этом вещественная составляющая ФП определяется областью корневой системы, где растение воздействует на различные свойства почвенной среды: а) физические (гранулометрический состав почвы, ее вертикальную и горизонтальную структуру, порозность, влажность, теплопроводность и др.); б) химические (минеральный и органический состав, кислотность, щелочность, буферность и др.); в) биологические (состояние почвенной биоты, биологическая активность почвы, аллелопатические явления и др.).

С вещественной неразрывно связана энергетическая компонента, выраженная в изменении энергетических параметров пространства в пределах ФП (в частности, в его в надземной части наиболее существенные изменения претерпевают световой и температурный режимы) (Горелов, 2013).

Информационная составляющая ФП остается наименее исследованной, хотя прослеживается в явлениях самой различной природы (Горелов, 2013). Это соответствует представлениям о том, что невозможно отделить энергетическое или корпускулярное взаимодействия объектов, в том числе

живых организмов, от процессов передачи и приема информации, сопровождающих это взаимодействие. По мнению А.М. Горелова (2013), на организменном уровне ФП играет роль блока восприятия внешней информации и блока структурной организации растения, что обуславливает функции запуска и управления процессами жизнедеятельности с учетом состояния внешней среды, регуляции роста, управления структурообразованием, выбора стратегий управления жизнедеятельностью на каждом этапе онтогенеза.

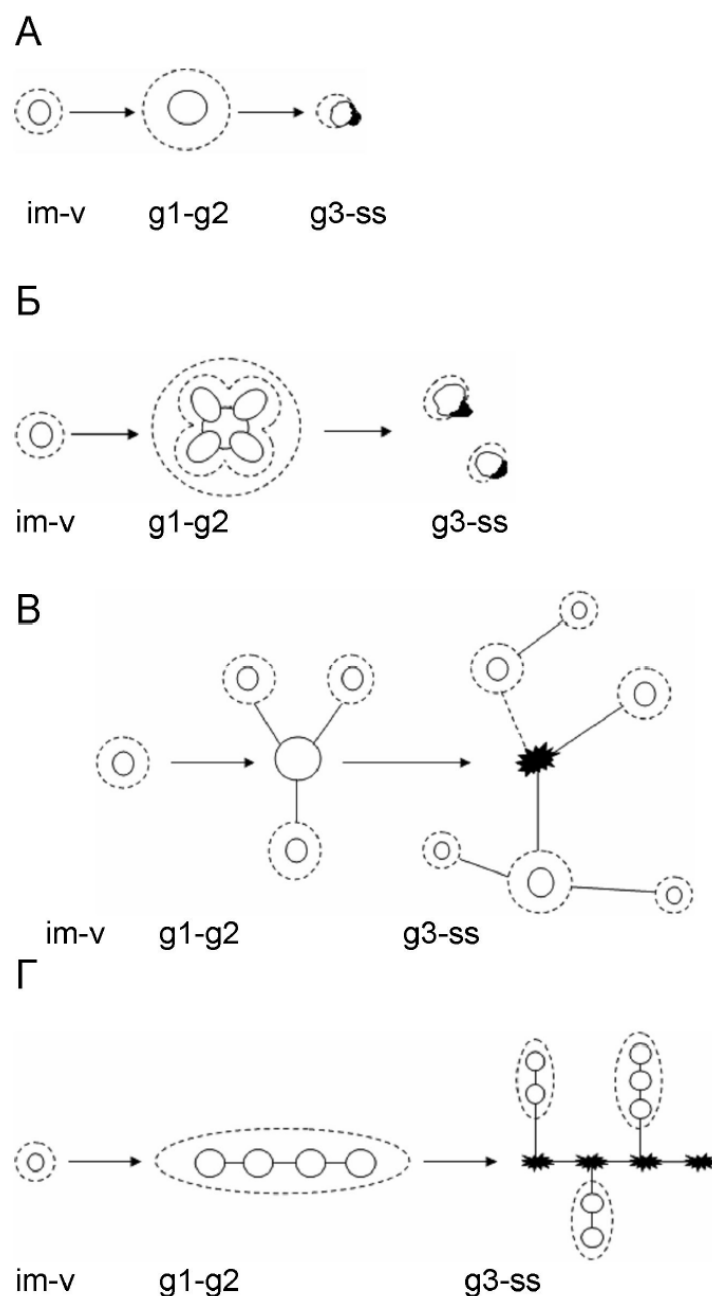


Рис. 18. Формирование фитогенного поля (ФП) в онтогенезе растений разных биоморф: А – моноцентрическая биоморфа, Б – неявнополицентрическая, В – полицентрическая, Г – ацентрическая (сплошная линия – «ядро» ФП, пунктир – внешние границы ФП) (по: Жукова, 2012)

Количественно оценивать ФП ценопопуляций предложено коэффициентами напряженности ($K_{\text{НФП}}$) и мощности ($N_{\text{ФП}}$) этих полей (Жукова, 2012):

$$K_{\text{НФП}} = \frac{\sum k_i \times s_i}{S}, \quad (17)$$

$$N_{\text{ФП}} = \frac{\sum k_i \times m_i}{\sum k_i \times s_i}, \quad (18)$$

где k_i – количество особей в данной онтогенетической группе, s_i – средняя площадь минимального ФП особи данного онтогенетического состояния, m_i – средняя биомасса особи данного онтогенетического состояния, S – площадь, занимаемая ценопопуляцией.

Коэффициент напряженности ФП демонстрирует, насколько совокупность минимальных ФП элементов больше площади ЦП, а коэффициент мощности ФП показывает, как распределена биомасса ЦП по ее площади (Жукова, 2012). Например, максимальной мощности достигают фитогенные поля ЦП у эксплерента – *F. vesca*, а минимальные фитогенные поля – у пациентного вида *T. europaeus* L. (таблица).

Наряду с этим предложено учитывать и число перекрытий ФП рамет. Например, из таблицы следует, что наибольшее число перекрытий ФП особей обнаружено у *T. europaeus* и *P. major*. Отмечено также, что растения разных ценотипов формируют, как правило, неодинаковые по мощности ФП. По имеющимся данным (Жукова, 2012), мощность ФП ценопопуляций обычно уменьшается в ряду: виоленты – эксплеренты – пациенты.

При картировании фитогенных полей растений и мониторинге ценопопуляций изученных модельных видов в луговых, лесных и экотонных сообществах разных регионов Европейской части России, удалось установить следующие закономерности (Жукова, 2012): 1) размеры фитогенных полей каждого элемента ценопопуляции в процессе онтогенеза увеличиваются от имматурного до зрелого генеративного состояния, а затем сокращаются, приобретая иные очертания; 2) отмечена сезонная динамика фитогенных полей у ряда модельных видов (*F. vesca* и *T. europaeus*): весной и в первую половину лета, в период активного роста растений, увеличиваются размеры фитогенных полей, к осени они сокращаются в результате отмирания более старых частей растений. Таким же образом изменяются напряженность и мощность фитогенных полей.

Следует также учитывать, что одной из причин формирования ФП у каждого элемента ЦП разных видов растений являются их аллелопатические воздействия друг на друга (Жукова, 2012). Высшие растения способны синтезировать вещества, оказывающие существенное влияние на скорость роста и развития особей и рамет, а, следовательно, на разнообразие видового состава фитоценозов.

Таким образом, изучение взаимодействий элементов ЦП видов разных биоморф и характера их фитогенных полей в различных экологических

условиях может раскрыть пути формирования фитогенных полей сообществ, их динамики и устойчивости (Жукова, 2012).

Таблица 1

Характеристики ФП у ценопопуляций (ЦП) некоторых видов растений
(по: Жукова, 2012)

Вид	Площадь ЦП, м ²	Плотность ЦП, особь/м ²	К _{нФП}	Н _{ФП}	Число перекрытий ФП
<i>Trollius europaeus</i> L.	5.0	8.0–8.2	0.02–0.126	82–123	8.8–9.1
<i>Fragaria vesca</i> L.	5.25	26.2	0.107	2745	3.0–5.9
<i>Plantago major</i> L.	4.27	42.6	0.415	369	8.2–9.3

В отличие от травянистых растений, деревья, из-за своих габитуальных особенностей, формируют качественно и количественно иные ФП, что находит отражение при формализации последних. Кроны деревьев влияют на перераспределение светового потока, определяют мощность опада, а через трансформацию этих важных факторов воздействуют на обилие и характер напочвенного покрова. Например, для определения *силы влияния* (F) (напряженности ФП) дерева данного вида на других представителей фитоценоза предложены следующие формулы, учитывающие габитуальные параметры дерева (Тиходеева и др., 2010; Журавлева и др., 2012):

$$F = \frac{\sum d \times D(H - h)}{h \times L^2} \quad (19)$$

$$F = \frac{[OR(H - h) \times (100 - C)]}{100 \times h} \quad (20)$$

где d – диаметр ствола, D – диаметр проекции кроны, H – высота дерева, h – высота кроны над землей; L – расстояние от дерева до точки воздействия; O – окружность ствола, R – радиус кроны, C – средняя сквозистость кроны.

По градиенту техногенного загрязнения экосистем морфологические показатели (в частности, указанные в формулах 19, 20) и физиолого-биохимические параметры растений меняются (см. Савинов и др., 2018). Наряду с этим происходит структурно-функциональная трансформация биоценозов прямо и косвенно, в частности через изменение характера и силы взаимосвязей между организмами и вследствие исчезновения одних их групп и появления других. Все перечисленные факторы в свою очередь качественно и количественно трансформируют ФП (Дуля, 2006). Например, в исследованиях влияния ФП деревьев первого яруса ельников-пихтарников и березняков на обилие и видовую структуру мохового и травяно-кустарничкового ярусов по градиенту загрязнения указанных фитоценозов выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) отмечено усиление влияния ФП деревьев на обилие мохового яруса и,

напротив, уменьшение этого влияния на обилие и α -разнообразие травяно-кустарничкового яруса в березняках от фоновой к буферной и импактной зонам (рис. 3).

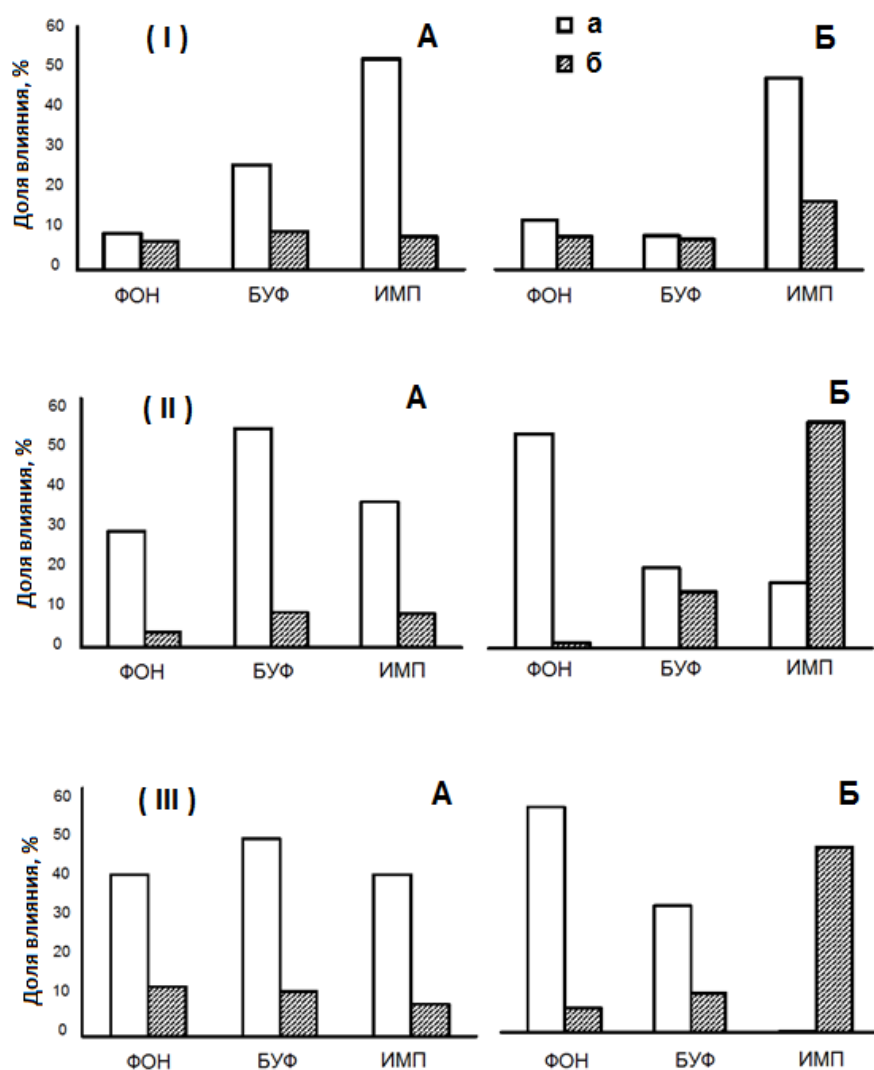


Рис. 19. Доли влияния (%) ФП дерева (а) и участка биотопа (б) на обилие мохового яруса (I), обилие (II) и α -разнообразие (III) травяно-кустарничкового яруса в ельниках-пихтарниках (А) и березняках (Б) в фоновой (ФОН), буферной (БУФ) и импактной (ИМП) зонах (по: Дуля, 2006)

В пределах тех же зон загрязнения экосистем выбросами СУМЗ исследовано влияние ФП крупных деревьев ели и березы на пространственную структуру полей концентраций тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) в лесной подстилке (Воробейчик, Пищулин, 2016). Было установлено, что на фоновой территории деревья формируют регулярную пространственную структуру полей концентраций: по мере удаления от ствола к окну древостоя содержание элементов убывает; но в буферной и импактной зонах эта закономерность не наблюдается.

2.2.2. Теория и практика использования экологической теории поля (EFT) в зарубежных исследованиях

Зарубежные ученые позже и независимо от отечественных исследователей стали разрабатывать *теорию экологического поля*, или *экологическую теорию поля* (EFT) (Wu et al., 1985; Walker et al., 1989), аналогичную *концепции фитогенного поля* (Быков, 1957, 1973; Уранов, 1965; Жукова, 2012). В зарубежных работах используются понятия, сходные с понятиями, которые используют отечественные исследователи фитогенных полей. Но зарубежные авторы значительно формализовали эту область исследований в аспекте математического моделирования (Mou et al., 1993; Seidl et al., 2012).

По мнению зарубежных исследователей, EFT дает основу для методологии интеграции пространственных взаимодействий между растениями разного размера, функциональных особенностей и формы роста в моделях растительного сообщества и динамики растительного покрова (Walker et al., 1989; Mou et al., 1993; Seidl et al., 2012). При этом было введено понятие *интерференции* как влияния данного растения на окружающую среду, включающую соседние растения, посредством конкуренции с ними за ресурсы, т.е. взаимодействия с ними. Соответственно этому, каждое развивающееся растение обладает *интерференционным потенциалом*, позволяющим проростку преодолеть негативное влияние всех соседних растений, утвердиться и вырасти впоследствии на данном участке (Wu et al., 1985).

Зарубежными авторами (Walker et al., 1989) предложено рассчитывать *интенсивность экологического поля* (I) и с помощью этого показателя оценивать стрессовую реакцию особи на ряд экологических факторов за интервал времени. При этом для определения I первоначально рассчитывается *напряженность экологического поля* (G) как отношение *фактической относительной скорости роста площади листа* (ARGR) к *потенциальной относительной скорости роста площади листа* (PRGR), т.е. $ARGR / PRGR$. В свою очередь ARGR и PRGR зависит от особенностей биотопа: локальной температуры (T), освещенности (L), количества доступных из почвы питательных веществ (N), воды (H) и насыщенности почвы солями (S). В свою очередь напряженность экологического поля является функцией *индекса роста растений* (G), рассчитанного как отношение фактических к потенциальным относительным темпам роста площади листа:

$$Gs = \frac{ARGR}{PRGR} \quad (21)$$

$$G = \frac{[f \text{ actual } (H, N, L, T, S)]}{[f \text{ optimal } (H, N) \times f \text{ actual } (L, T, S)]} \quad (22)$$

$$I = 1 - G \quad (23)$$

На основе принципов EFT группой исследователей (Mou et al., 1993) была разработана математическая модель REGROW для прогнозирования динамики роста лесной растительности. Было показано, что взаимодействие растений, которое изменяет для каждого из них доступность ресурсов (света, воды и питательных веществ) (рис. 20), играет важную роль в возникающей дифференциации растений по размерам.

Независимо от EFT был предложен принципиально сходный FON-подход (Berger, Hildenbrandt, 2000) к моделированию силы конкурентных взаимодействий древесных растений (рис. 21) в зонах их полей влияния (FON = field of neighbourhood), и была создана имитационная модель (KiWi) на основе данных о конкуренции деревьев в мангровых лесах.

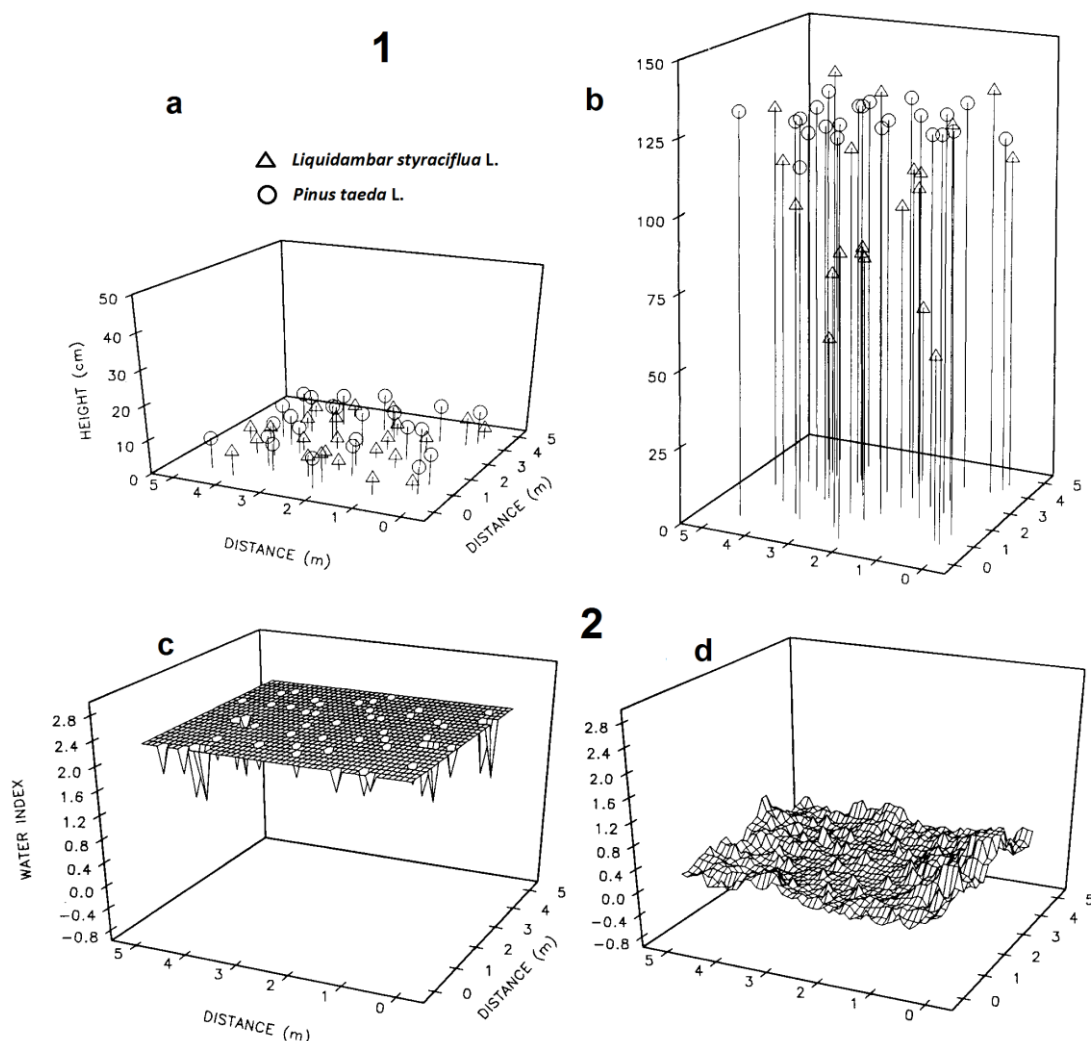


Рис. 20. Пространственные графики, показывающие в биотопе динамику
1) высоты растений (*Liquidambar styraciflua* L. и *Pinus taeda* L.), 2) доступность
для растений воды из почвы (water index) (a, c – начальные, b, d – конечные показатели)
(по: Mou et al., 1993).

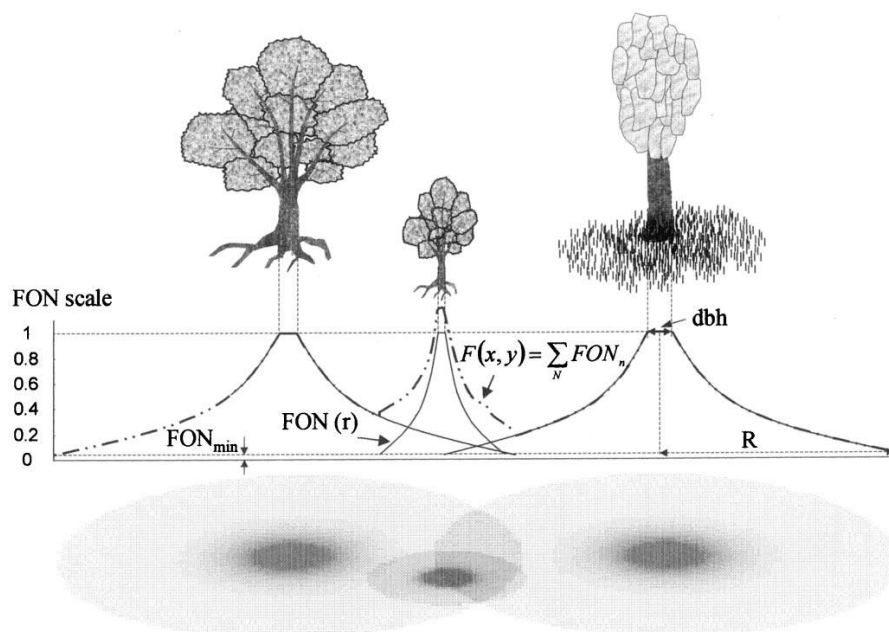


Рис. 21. Принципиальная схема FON-подхода для оценки силы конкуренции деревьев в биотопе (FON = field of neighbourhood – поле влияния, R – радиус зоны влияния дерева, dbh – диаметр ствола дерева) (по: Berger, Hildenbrandt, 2000)

В KiWi смертность деревьев была смоделирована в терминах «функции памяти», то есть с учетом того, что ежегодный прирост ствола каждого дерева сохраняется в его «памяти» в течение определенного периода времени и может отражать жизнеспособность деревьев (Berger, Hildenbrandt, 2000).

Другие исследователи продолжают разработку новых вариантов математических моделей взаимодействий растений в экосистемах на основе положений EFT. В частности, при создании модели в рамках подхода iLand (Seidl et al., 2012) учитывали, что от степени развития экологического поля каждого растения и реакции последнего на конкуренцию зависит успех растения в конкурентной борьбе за ресурсы (рис. 22).

По мнению авторов модели (Seidl et al., 2012), понимание и прогнозирование динамики, обусловленной сложными взаимодействиями растений, имеет решающее значение для устойчивого управления экосистемами, особенно в контексте быстро меняющихся условий окружающей среды.

Таким образом, следует подчеркнуть, что отечественными и зарубежными исследователями на основе методологически сходных подходов пока независимо разрабатываются методы оценки активности растений в рамках концепции фитогенного (экологического) поля. Представляется, что учитывая и используя наиболее рациональные элементы имеющихся и разрабатываемых методологий и методов, в том числе эвристически близкой направленности (Савинов, Никитин, 2017а,б), можно упростить и ускорить процесс создания более объективных моделей и методов оценки активности растений в экосистемах. Это, несомненно, будет способствовать совершенствованию методов индикации и мониторинга фитоценозов и способов рационального управления экосистемами. Хотя на данном пути

предстоит решение многих сложных задач, особенно в аспекте учета симбиотических взаимодействий растений с эндофитными организмами, микоризными грибами и растениями-паразитами (Савинов, 2012).

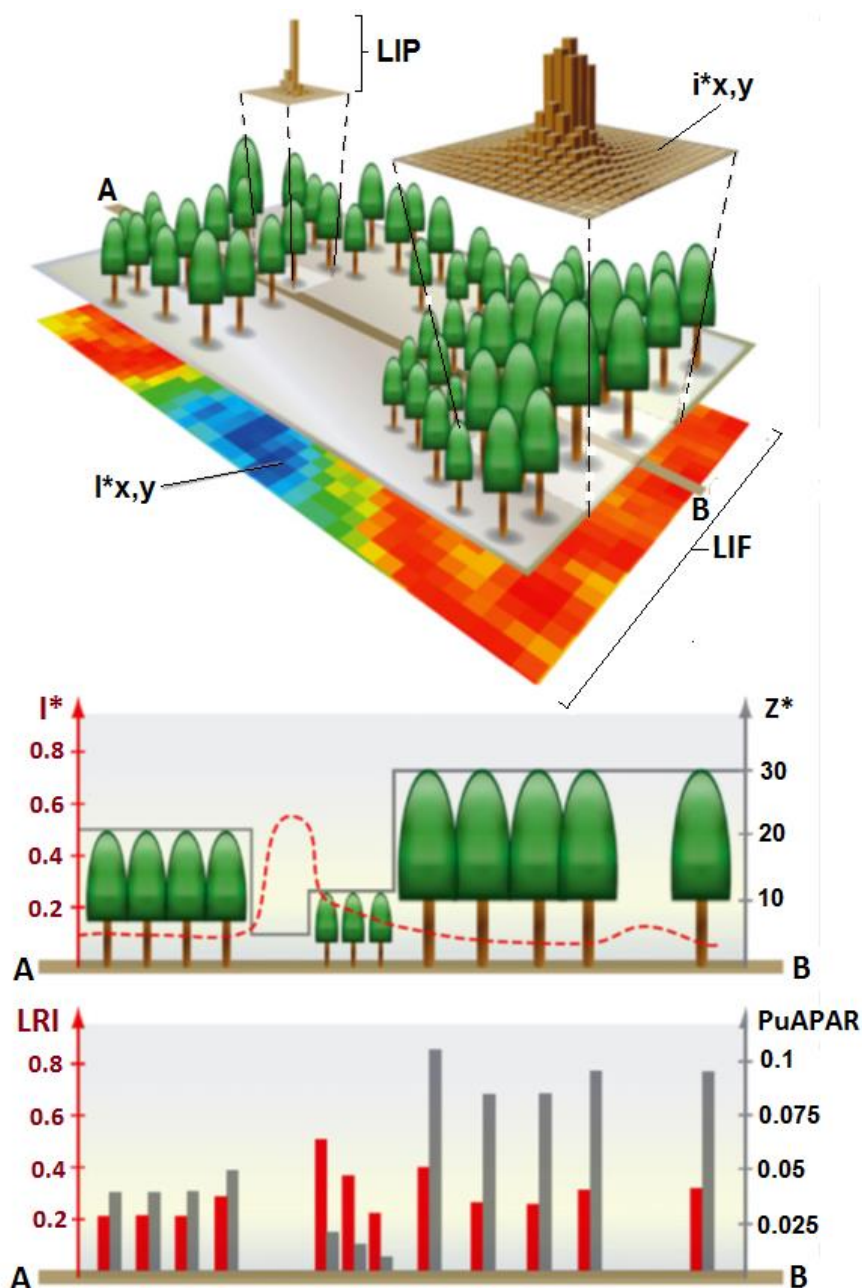


Рис. 22. Схематическая иллюстрация подхода к моделированию конкуренции деревьев за свет в лесной экосистеме Исландии. LIP – схема интерференции света, отображаемая для двух деревьев (индивидуумов) разных размеров, $i^*_{x,y}$ – индивидуальная интенсивность помехи световому потоку в ячейке x, y , LIF – поле непрерывной световой помехи от взаимодействующих отдельных LIP; $I^*_{x,y}$ – суммарная интенсивность помех в точке x, y , масштабированная до локальной высоты купола Z^* , LRI – индекс светового ресурса деревьев (определяющий доступность света), зависящий от положения отдельных деревьев в LIF, $ruAPAR$ – доля отдельных деревьев в общем использовании фотосинтетически активного излучения (по: Seidl et al., 2012)

2.3. Статусный подход

Основоположник статусного подхода Б.А. Юрцев (1966, с. 5) предложил *активными видами* растений считать «преуспевающий элемент флоры, противостоящий реликтовым ее элементам»; при этом Б.А. Юрцев полагал, что «эколого-биологические свойства активных видов соответствуют общей ландшафтно-климатической обстановке данной территории, и это находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, более равномерном распределении их по территории, – то есть в более интенсивном освоении этими видами данного ландшафта».

Впоследствии Б.А. Юрцев (1968) увеличил число критериев активных видов и конкретизировал высказанные положения. В частности, исследуя фитоценозы высокогорий северо-востока Сибири (Юрцев, 1968), он учитывал, что активность вида в пределах ландшафта тем выше, во-первых, чем больше экологическая амплитуда вида (т.е. чем больше разнообразие заселенных им экотопов); во-вторых, чем равномернее вид распределен по территории и, в-третьих, чем выше общий уровень численности вида в занимаемых им экотопах.

На основании соотношений этих показателей Б.А. Юрцев в фитоценозах выделял 5 ступеней активности видов растений: 1) особо активные (I ступень активности), 2) высокоактивные (II ступень), 3) среднеактивные (III ступень), 4) малоактивные (IV ступень), 5) неактивные (V ступень). Но поскольку у видов одной и той же ступени активности соотношение ширины экологической амплитуды, равномерности распределения по территории и уровня численности может быть неодинаковым, то виды каждой ступени в свою очередь были подразделены на подгруппы (табл. 2). Наряду с этими критериями Б.А. Юрцев (1968) предлагал по возможности определять дополнительные важные характеристики активности вида: его жизненность в основных экотопах, фенотипический (в том числе возрастной) и генотипический составы ценопопуляций; но полагал, что эти характеристики можно оценить только при длительных стационарных исследованиях.

В отношении растений наземных экосистем в настоящее время используются различные модификации метода Б.А. Юрцева в форме степенных (балльных) измерений внутриландшафтной (парциальной) активности видов (Налимова, 2006; Чепинога, Росбах, 2008). Одна из модификаций метода представлена в таблице 3.

С помощью этой и аналогичных методик были получены данные, показывающие сходство в соотношении долей активных и неактивных видов растений для фитоценозов разных типов наземных и водных экосистем (Свириденко, 2000; Налимова, 2006). В частности, в луговых фитоценозах заповедника «Присурский» (Чувашская Республика) 68.2% – 97.1% видов растений характеризовались низкой активностью, из них до 60% видов –

очень низкой активностью; средней активностью обладали 2.9% – 31.8% видов и только 6% – высокой активностью (Налимова, 2006).

Таблица 2

Критерии выделения ступеней (степеней) активности видов растений
(по: Юрцев, 1968)

Группы видов по характерному для них уровню численности	Виды									
	ЭТ		ГЭТ		ГСТ		Стенотопные			
							Обычных экотопов		Редких экотопов	
	ПМ	СП	ПМ	СП	ПМ	СП	П	М	П	М
Массовые	1а	1б	2а	3б	3а	4а	3б	4б	4в	5а
Малочисленные	2в	2г	3в	3г	3д	4г	3е	5б	5в	5г
Единично встречающиеся	3ж	4д	4е	5д	4ж	5е	4з	5ж	5з	5и

Примечание: ЭТ – эвритопные, ГЭТ – гемизвритопные, ГСТ – гемистенотопные, ПМ – повсеместные, СП – спорадические, П – постоянные, М – малопостоянные, I – особо активные, II – высокоактивные, III – среднеактивные, IV – малоактивные, V – неактивные

Таблица 3

Количественные критерии степеней активности видов растений
(по: Налимова, 2006, с коррекциями)

Степени активности	Показатели активности, в долях		
	Амплитуда экологического пространства	Встречаемость	Обилие
Высокая (1)	>0.4	>0.4	0.3–1.0
Средняя (2)	0.2–0.4	0.2–0.4	0.04
Низкая (3)	0.1–0.2	0.1–0.2	0.03
Очень низкая (5)	<0.1	<0.1	0.01

Наряду с расширением спектра показателей активности видов растений на базе методологии Б.А. Юрцева предлагались и упрощенные методики. Например, Л.И. Малышев (1973) считал, что для оценки активности (А) вида растения достаточно интегрального выражения лишь его встречаемости (F) и обилия (D):

$$A = (F \cdot D)^{1/2} \quad (24)$$

Б.Ф. Свириденко (2000) парциальную активность (ПА) в отношении видов гидромакрофитов также по существу рассматривает как функцию двух переменных величин – встречаемости и обилия в пределах одного класса экотопов и определяет активность так:

$$ПА = (ПП / 100\%) \cdot (B / 100\%) \quad (25)$$

где ПП – среднее проективное покрытие вида в популяциях (в %), В – экологическая встречаемость популяций (%). При этом максимальная величина

на парциальной активности может быть равна 1 (при ПП = 100%, В = 100%), но её реальные значения всегда ниже.

По предложению Б.Ф. Свириденко (2000), виды растений, у которых $ПА < 0.01$ следует считать неактивными, с величинами $ПА > 0.01$ – активными с подразделением на высокоактивные ($ПА > 0.10$), среднеактивные ($0.05 < ПА < 0.10$) и низкоактивные ($0.01 < ПА < 0.05$) виды. В соответствии с этой методикой, например, в водоемах Северного Казахстана высокоактивными ($ПА > 0.10$) являются виды-убиквисты: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. ($ПА = 0.46–0.54$), *Potamogeton pectinatus* L. ($ПА = 0.18–0.35$), *Typha angustifolia* L. ($ПА = 0.15–0.20$); низкоактивными ($0.01 < ПА < 0.05$) – *Potamogeton pusillus* L. ($ПА = 0.01–0.04$), *Eleocharis palustris* (L.) R. Br. ($ПА = 0.01–0.04$); неактивными ($ПА < 0.01$) – *Chara kirghisorum* Lessing emend. Hollerbach (вид редкий и типичный олиготрофный, олигосапробный представитель), *Elodea canadensis* Michx. (инвазионный вид, но еще относительно слабо распространившийся по водоемам Казахстана); при этом доля активных видов в экосистемах невелика – 18–28% (Свириденко, 2000).

Проводятся методологически сходные исследования прикладного характера (но не связанные с теорией Б.А. Юрцева) в отношении ценотической активности кормовых трав в агроэкосистемах (Минвалиев, Павлова, 2015). В частности, изучаются конкурентные взаимоотношения (ценотическая активность) злаковых и бобовых трав в составе различных травосмесей и при разных уровнях минерального питания (с целью разработки технологий повышения урожайности травосмесей и качества их биомассы). При этом установлено, что ценотическая активность изучаемых видов многолетних злаковых и бобовых трав (доля каждого вида в составе агрофитоценозов) нестабильна и зависит от влияния многих экологических факторов: 1) фона минерального питания, 2) стадии вегетации, 3) видового состава травосмесей, 4) климатических условий года, 5) долголетия, темпа развития и отавности компонентов травосмеси (Минвалиев, Павлова, 2015).

Ко всем рассмотренным работам (с термином «активность») примыкают исследования неоднородности растительного покрова (Лебедева и др., 2016), не основанных на концепции статусного подхода, но методологически близких к нему. В данном случае изучается многолетняя динамика видовой неоднородности (квантованности) фитоценозов с использованием коэффициента участия вида (КУ). Этот коэффициент определяется либо по массе вида в процентах от общей массы растений на учетной площади, либо по доле проективного покрытия вида ($ПП_{\text{вида}}$) в общем проективном покрытии видов ($ПП_{\text{видов}}$) фитоценоза:

$$КУ = (ПП_{\text{вида}} / \sum ПП_{\text{видов}}) \cdot 100 \% \quad (26)$$

Исследования с вычислением коэффициента участия (КУ) показали, что в одних фитоценозах сохраняется многолетнее доминирование некото-

рых видов растений на фоне большинства слабо представленных видов; в других же сообществах в отдельные годы или под влиянием микрорельефной неоднородности виды-доминанты значительно снижают КУ (Лебедева и др., 2016).

2.4. Эргонтический подход

Как уже было сказано в разделе 1.3.3, предложенный нами (Савинов, 2017а; Савинов, Никитин, 2017а,б) *эргонтический подход* основан на авторском определении: активность материальной системы, в том числе живой, есть характер и интенсивность ее взаимодействия с окружающей средой (т.е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и разнообразнее взаимодействует система с окружающей средой (другими системами), тем она активнее (Савинов, 2015а, 2016б). В отношении адаптирующихся, живых систем, это взаимодействие, т.е. активность (А), по существу отражает скорость аккумуляции или генерирования вещества, энергии и информации адаптирующейся системой, например, биосистемой организменного, популяционного или биоценотического уровней (Савинов, 2017а; Савинов, Никитин, 2017а,б).

Активность растений, как и других организмов, главным образом задается их управляющими подсистемами. Отчасти корректируя системную концепцию организации растительного организма, предложенную В.В. Полевым (2001), управляющими подсистемами растения, очевидно, в первую очередь следует считать взаимосвязанные генетическую, гормональную и электрофизиологическую подсистемы регуляции.

Среди этих подсистем по степени значимости, несомненно, ведущей является генетическая подсистема, управляющая синтезом биополимеров клетки, в частности ферментов. Гормональная подсистема растений (менее изученная) оказывает управляющее воздействие на их метаболизм путем синтеза, транспорта, связывания, освобождения, распада, действия и взаимодействия фитогормонов (Полевой, 2001). Электрофизиологическая подсистема регуляции (взаимодействующая с гормональной) включает структуры, обуславливающие возникновение градиентов и осцилляции мембранных биопотенциалов и распространяющихся электропотенциалов (Оприлов и др., 1991).

Генетическая подсистема управления растений, представленная их генотипами (геномами), обнаруживает существенные различия в разных филогенетических группах растений, в частности это касается размеров и организации геномов (см. Шереметьев и др., 2011; см. Савинов, 2015в). В процессе эволюции возникли особенности в механизмах гормональной регуляции онтогенеза у разных групп растений, в частности, у покрытосеменных, произошло усложнение регуляции гормональной подсистемы на геномном уровне (Ross, Reid, 2010). Эволюционировала и электрофизиологи-

ческая подсистема. В частности, было высказано положение о том, что в процессе эволюции способность растений к опережающему отражению совершенствовалась: порог генерации потенциала действия (ПД) на клеточной мембране снизился до минимума, а продолжительность биоэлектрического ответа растительной клетки на внешний стимул (например, температурный) уменьшилась на несколько порядков (Пятыгин, 2003). Это, в частности и позволило покрытосеменным травянистым растениям (в отличие от других групп Plantae) реагировать на перепад температур окружающей среды всего в несколько градусов, готовясь к возможному последующему стресс-воздействию.

Важнейшую роль в управлении и интеграции растительного организма играют его регуляторные контуры (Полевой, 2001). Их компонентами служат: 1) сенсорные зоны, рецепторные клетки которых воспринимают и выполняют трансдукцию внешних сигналов; 2) каналы связи – ткани, осуществляющие дальний транспорт возникших после трансдукции эндогенных сигналов; 3) эффекторные ткани и органы, реагирующие на эндогенные сигналы целесообразными (адаптивными) изменениями своей функциональной активности. Как и в любом контуре регулирования, указанные компоненты взаимодействуют на основе прямых и обратных связей (рис. 23). При этом рецепция и трансдукция сигналов внешней среды клетками сенсорных зон доминирующих центров (верхушки побега и дистальной части корня) обуславливает генерацию эндогенных сигналов в форме фитогормонов и биоэлектрод потенциалов.

Благодаря сопряженному функционированию генетической, гормональной и электрофизиологической подсистем регуляции обеспечивается целостность растительного организма (рис. 24), адекватность его реакций на внешние факторы, что выражается в биохимической (молекулярной), физиологической и анатомо-морфологической адаптациях, присущих данному виду растений (Полевой, 1989, 2001; Юсуфов, 1996; Медведев, 2004; Смашевский, 2014). При этом биохимическая (молекулярная) адаптация проявляется в изменении ионного и молекулярного состава цитозоля, мембранных структур, клеток, структуры нуклеиновых кислот и их функциональной активности, приводящих к изменению направленности и интенсивности работы большинства структурно-функциональных систем клетки; физиологическая адаптация является следствием биохимической и проявляется, например, в изменении интенсивности фотосинтеза, дыхания, роста, развития, которым предшествуют изменение и взаимодействие анаболизма и катаболизма; анатомо-морфологическая адаптация выражается в специфике строения элементов разного уровня (клеток, тканей, отдельных органов и организма в целом), возникшей эволюционно в различных экологических условиях (Юсуфов, 1996; Смашевский, 2014).

В физиологическом и экологическом аспектах жизнедеятельность растений традиционно характеризуется скоростью аккумуляции или продукции вещества или энергии (Одум, 1975; Полевой, 1989).

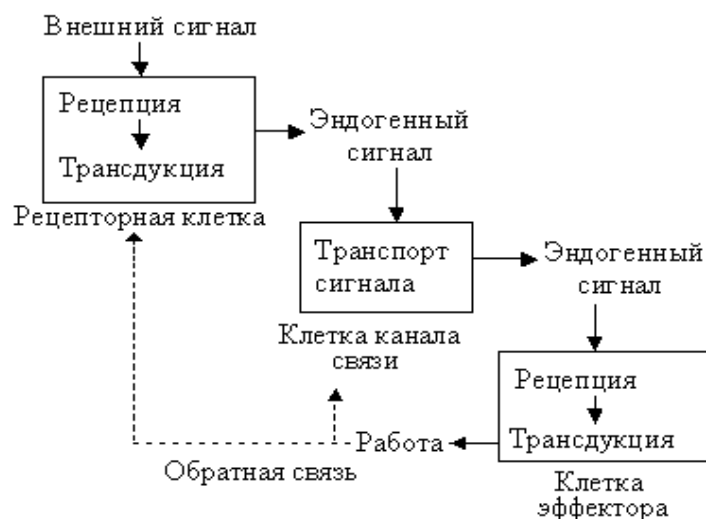


Рис. 23. Принципиальная схема регуляторного контура у растений
(по: Полевой, 2001)

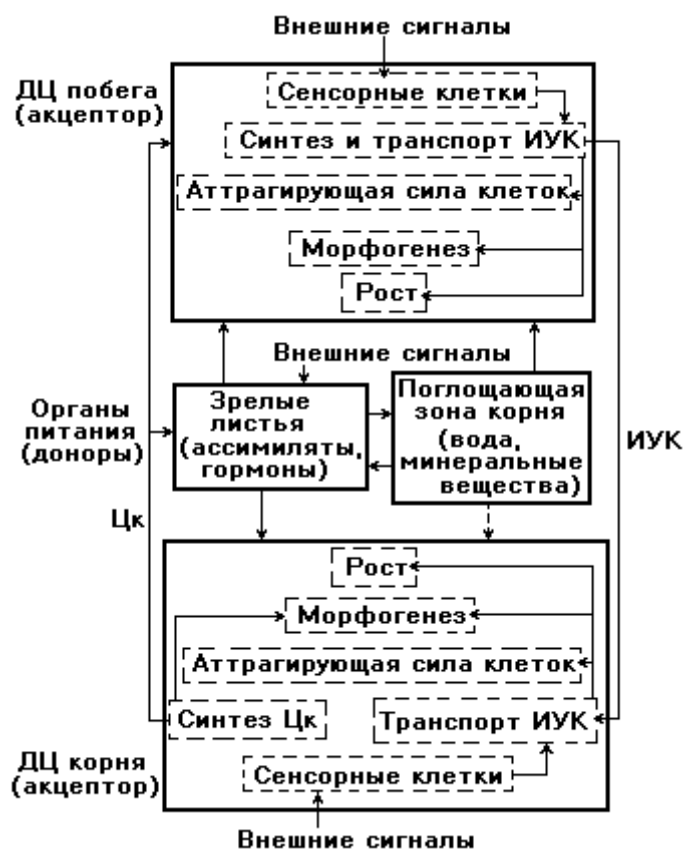


Рис. 24. Упрощенная схема системы интеграции у вегетирующего высшего растения. ДЦ – доминирующие центры, Цк – цитокинины
(по: Полевой, 2001)

Таковыми «скоростными» показателями являются, например, 1) интенсивность фотосинтеза, выражаемая в мг поглощенного CO_2 , отнесенного к единице площади (дм^2) листьев растения в единицу времени (мин, час);

2) продуктивность растений, определяемая количеством произведенного ими вещества (энергии) на единицу площади листьев в единицу времени ($\text{г/м}^2 \cdot \text{сутки}$, $\text{ккал/м}^2 \cdot \text{сутки}$). Очевидно, эти и подобные показатели могут характеризовать активность растений, однако в силу специфики они не будут сопоставимы с характеристиками активности других членов биоценоза – консументов и редуцентов, что затруднит исследования экосистем в новом аспекте. Если же попытаться выражать активность, в частности, как скорость информационного взаимодействия биосистем с окружающей средой, то указанных выше ограничений не возникает и можно использовать универсальные единицы информации (бит, байт).

2.4.1. Примеры использования эргонтического подхода

Апробирование эргонтического подхода проведено нами с использованием формулы (5) на основе собственных и литературных данных.

Определение морфогенетической активности растений. Были использованы многолетние данные о частотах встречаемости (долях) фенов листьев в ценопопуляциях сныти *Aegopodium podagraria* L. и подорожника *Plantago major* L. из городских парковых зон, служащих полигонами для наших регулярных биоиндикационных исследований (Савинов, Никитин, 2017а,б). Указанные ценопопуляции произрастали в 4-х биотопах с разными уровнями токсической нагрузки на почвы, загрязняемые тяжелыми металлами (ТМ): свинцом, цинком, медью и хромом. В частности, для биотопов № 1–4 (табл. 4) токсическая нагрузка составляла 3.42; 2.16; 1.94 и 1.00 (условный контроль) относительных единиц соответственно. Время от начала вегетации растений до сбора листьев для выявления их фенов (рис. 25) составляло 25–40 суток.

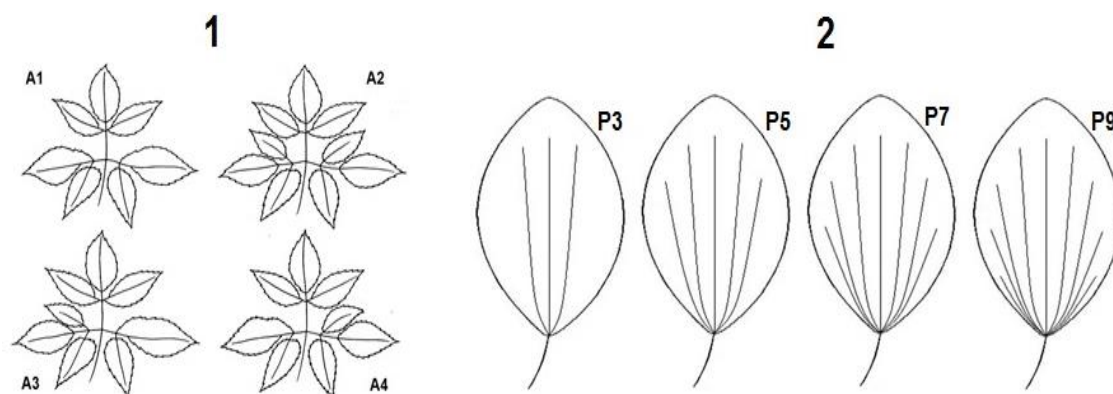


Рис. 25. Фены листьев сныти (1) и подорожника (2)

По частотам встречаемости фенов листьев в ценопопуляциях сныти и подорожника (Савинов, Никитин, 2017а,б) нами рассчитаны величины N ценопопуляций этих растений по формуле (6) для каждого сезона исследований. По величинам N и учтенного времени вегетации с помощью фор-

мулы (5) были определены ежегодные величины морфогенетической активности растений и средняя величина этой активности за 5 сезонов исследований (Савинов, Никитин, 2017а,б). Расчеты показали, что морфогенетическая активность сныти и подорожника в их ценопопуляциях уменьшается с повышением токсической нагрузки ТМ на почвы, и эти различия сохраняются в течение нескольких лет (табл. 4). Литературные данные показывают, что наличие в почве комплекса ТМ (Pb, Zn, Cu, Cd) в дозах 1–5 ПДК ухудшает биометрические параметры растений, площадь фотосинтезирующей поверхности и может многократно снижать первичную продукцию; вообще с усилением загрязнения почв ТМ тормозятся морфогенетические процессы и снижается жизнеспособность аборигенных видов растений.

Таблица 4

Динамика морфогенетической активности (10^{-7} бит/сек) ценопопуляций сныти и подорожника в биотопах по градиенту загрязнения ТМ

Ценопопуляции / биотопы	Годы					Средняя активность за 5 сезонов
	2011	2012	2013	2014	2015	
1 (контроль)	<u>7,73</u>	<u>4,92</u>	<u>7,89</u>	<u>6,03</u>	<u>6,98</u>	<u>6,71±0,50</u>
	6,98	6,19	5,32	5,85	4,18	5,70±0,42
2	<u>6,90</u>	<u>2,87</u>	<u>7,11</u>	<u>5,68</u>	<u>5,97</u>	<u>5,71±0,68*</u>
	5,32	5,41	4,91	5,53	3,84	5,00±0,69*
3	<u>6,26</u>	<u>2,23</u>	<u>6,71</u>	<u>4,85</u>	<u>5,41</u>	<u>5,09±0,70**</u>
	4,33	4,74	4,17	4,72	3,07	4,21±0,68**
4	<u>5,13</u>	<u>2,15</u>	<u>5,90</u>	<u>4,91</u>	<u>5,13</u>	<u>4,64±0,58**</u>
	4,05	4,42	3,60	4,17	3,19	3,89±0,49**

Примечание: над чертой – величины активности ценопопуляций сныти, под чертой – то же для подорожника (пояснения в тексте); ** – $p < 0.01$, * – $p < 0.05$.

Определение аккумулятивной активности растений. В отечественной и зарубежной литературе имеются многочисленные данные о количестве (концентрациях) химических элементов, в частности металлов, накопленных различными видами растений за определенные периоды вегетации. Аккумуляционную активность видов мы определяли (Савинов, Никитин, 2017а,б) на основе таких литературных данных о концентрациях металлов (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Cr) в листьях споровых (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Lycopodium clavatum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), покрытосеменных растений (*Convallaria majalis* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Polygonum aviculare* L., *Plantago major* L., *Populus balsamifera* L., *Ulmus pumila* L., *Malus baccata* (L.) Borkh. и хвое *Pinus sylvestris* L., сформировавшихся за время их вегетации (до сбора растительного материала). По концентрациям металлов в листьях мы рассчитывали доли каждого элемента в их пуле для каждого вида растений. Данные о долях металлов позволили рассчитать величины Н по формуле (6) для

указанных видов растений. По величине H и времени, за которое были накоплены металлы, по формуле (5) определены величины аккумулятивной активности растений.

Наши расчеты показали, что в экосистемах минимальную аккумуляционную активность в отношении металлов проявляют вечнозеленые растения (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium myrtillus*) – $0.08\text{--}0.11 \cdot 10^{-7}$ бит/сек, наибольшую – покрытосеменные с непродолжительным периодом вегетации (*Convallaria majalis*, *Polygonum aviculare*, *Plantago major*, *Populus balsamifera*, *Ulmus pumila*, *Malus baccata*) – $0.41\text{--}0.81 \cdot 10^{-7}$ бит/сек, а споровые (*Pleurozium schreberi*, *Lycopodium clavatum*, *Dryopteris filix-mas*, *Pteridium aquilinum*) занимают промежуточное положение – $0.28\text{--}0.61 \cdot 10^{-7}$ бит/сек (Савинов, Никитин, 2017а,б).

Полученные данные согласуются с мнением Б.А. Юрцева (1966) о том, что вечнозеленость является архаичным признаком, эволюционным приспособлением, возникшим у предков вечнозеленых растений в связи с историческим развитием их в экосистемах с пониженными летними температурами и бедными почвами (с дефицитом элементов питания). Вечнозеленые растения (в отличие от летнезеленых) обладают пониженной интенсивностью многих физиологических процессов, малым приростом и длительностью функционирования осевых органов; поэтому развитие вечнозеленых растений в условиях дефицита элементов питания (нитратов, фосфатов, микроэлементов) происходит лишь благодаря активному симбиозу с микоризными грибами, обеспечивающими растения необходимыми минеральными соединениями (Юрцев, 1966).

Определение энтомофильной активности растений. Известно, что взаимодействие цветковых растений и антофильных насекомых обуславливает их коэволюцию, при этом для насекомых привлекательность цветков растений обусловлена многими их признаками: цветом, запахом, количеством нектара, морфологическими особенностями и др.

Для оценки энтомофильной активности нами были использованы литературные данные многочасовых учетов посещения антофильными насекомыми цветковых растений разных семейств. По долям (частотам встречаемости) особей каждого вида насекомых в учетах на 4 видах растений нами рассчитаны величины H для этих растений по формуле (6). По величинам H и времени пребывания насекомых на растениях с помощью формулы (5) были определены величины энтомофильной активности растений.

По нашим расчетам энтомофильная активность *Sisymbrium loeselii* L. (сем. *Brassicaceae*), *Heracleum sibiricum* L. (сем. *Umbelliferae*), *Taraxacum officinale* Wigg. (сем. *Asteraceae*), *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V.N. Tichom. (сем. *Umbelliferae*) составила $5.8 \cdot 10^{-4}$; $1.5 \cdot 10^{-4}$; $1.1 \cdot 10^{-4}$; $0.5 \cdot 10^{-4}$ бит/сек соответственно. Эти величины энтомофильной активности, по-видимому, соответствуют сформировавшимся биоэкологическим особенностям видов (в жизнедеятельности которых энтомофилия занимает разное место и проявляется специфично): *S. loeselii* – рудеральный, эврибионтный вид, актив-

ный энтомофил и очень продуктивный нектаронос, размножающийся семенами; *H. sibiricum* – R-эксплерент, инвазивный вид с перекрестным, энтомофильным опылением и семенным размножением, широко распространенный на территории Средней России, а также Западной Сибири и Центральной Европы; *T. officinale* – широко распространенный эврибионт, сочетающий перекрестное энтомофильное опыление с сильно выраженной способностью к самоопылению (автогамия, гейтеногамия) и апомиксису, способный размножаться вегетативно; *K. dubia* входит в российские и западно-европейские Красные книги, в фитоценозах встречается изредка и в небольшом обилии.

2.5. Сопоставление подходов к оцениванию активности растений и растительных систем

Изложенные подходы свидетельствуют о том, что активность растений по сути является их борьбой за существование, вследствие чего играет важную роль в организации, функционировании и развитии фитоценозов и экосистем, хотя понимается по-разному и потому в настоящее время изучается на основе независимо возникших, но взаимодополняющих подходов.

В частности, ценотипический подход развивается как теория адаптивных (экологических) стратегий растений Раменского–Грайма (Раменский, 1971; Работнов, 1985; Grime, 1974, Grime, Pierce, 2012) в связи с первоначально выделенными Л.Г.Раменским (1971) ценотипами растений – виолентами, пациентами и эксплерентами, которые по существу представляют три основных направления адаптациогенеза растений, возникших в ходе коэволюции ценотипов и формирования ими фитоценозов (фитоценогенеза) (Работнов, 1985). В этих работах не используется понятие «активность растений», но при разграничении ценотипов (растений с разными стратегиями) обычно используется комплекс показателей, характеризующих энергию жизнедеятельности видов растений разных семейств, степень и скорость освоения ими ресурсов экосистемной среды в сравнении с конкурентами. Наряду с этим предпринимаются попытки связать типы экологических стратегий растений с их способностью к микоризообразованию и его интенсивностью, что по существу характеризует симбиотическую активность организмов (Савинов, Никитин, 2017а,б).

Фитогенно-полевой подход утверждает формирование некоторой области вокруг растения – фитогенного (экологического) поля (ФП), в пределах которого растение активно взаимодействует с биотическими и абиотическими факторами среды обитания в процессе своей жизнедеятельности, в той или иной степени изменяя ее физически, химически и биологически, в том числе энергетически, вещественно и информационно. Исходя из этого, предполагается, что в экосистеме возникают многочисленные ФП разной степени сложности, конфигурации, силы (интенсивности), динамики и

устойчивости, взаимодействующие между собой и образующие ФП ценопопуляций, а совокупность последних составляет ФП фитоценоза как единой системы. Все это дает основу для методологии интеграции пространственных взаимодействий между растениями разного размера, функциональных особенностей и формы роста, успешности растений в конкурентной борьбе за ресурсы в моделях растительного сообщества и динамики растительного покрова. На данном пути предстоит решение многих сложных задач, особенно в аспекте учета симбиотических взаимодействий растений с эндофитными организмами, микоризными грибами и растениями-паразитами с учетом концепций аутоценоза (холобионта), демоценоза и геосимбиоза (см. Савинов, 2012, 2014б, 2017б).

Статусный подход основан на положении о том, что активность вида растения есть мера его преуспевания в соответствующих ландшафтно-климатических условиях, т.е. выражается в результатах освоения видами экосистем, что адекватно степени экологической амплитуды, площади и характеру распространения (повсеместности и равномерности) основных типов местообитания вида внутри ландшафта, общего уровня численности вида (постоянства присутствия) в основных экотопах (Юрцев, 1966, 1968). Данные, получаемые с помощью статусного подхода, по существу отражают в дарвиновском смысле интегральный, конечный результат борьбы за жизнь видов растений, их ценопопуляций, т.е. конечный результат всей совокупности противоречивых взаимодействий этих видов (ценопопуляций) растений со всеми внешними биотическими и абиотическими факторами, элементами в пределах рассматриваемой экосистемы (ландшафта). Вследствие этого, при статусном подходе активность каждого вида растений определяется ценотической значимостью, «местом», которое данный вид занимает среди других в системе сложившихся связей и отношений в растительном сообществе, т.е. по существу его экологической нишей. Такая трактовка активности видов растений в некоторой степени близка критериям биологического прогресса филогенетических групп А.Н. Северцова (1939): биологический вид прогрессирует, если он расширяет свой ареал, увеличивает численность и число дочерних групп, а альтернативные векторы развития отражают биологический регресс вида в экосистеме (биогеоценозе).

Эргонтический подход (Савинов, Никитин, 2017а,б), в отличие от статусного, позволяет оценивать величины разных форм происходящей, наблюдаемой активности видов (ценопопуляций), в частности морфогенетической, аккумуляционной, энтомофильной и других форм активности видов (ценопопуляций) растений. Величины таких форм активности могут быть интегрированы в обобщенном показателе активности. Таким образом, эргонтический подход, во-первых, дает возможность оценить вклад различных форм активности видов (ценопопуляций) в их наблюдаемое жизненное состояние в экосистеме, во-вторых, такой подход позволяет количественно обобщать данные о разных формах активности видов растений в

едином показателе. С позиции эргонтического подхода активность растительных организмов и их ценопопуляций есть по существу непрерывная борьба за жизнь (в дарвиновском понимании), за жизненно важные ресурсы, т.е. совокупность всех противоречивых взаимодействий указанных биосистем между собой, с другими видами организмов и абиотическими компонентами экосистем (Савинов, Никитин, 2017а,б). С помощью эргонтического подхода оценивается ход борьбы в разных ее проявлениях, а методы статусного подхода позволяют регистрировать конечный результат борьбы за жизнь видов растений, их ценопопуляций. Но при отмеченных различиях статусный и эргонтический подходы не противоречат друг другу и могут быть использованы совместно, в комплексе, тем более, что еще родоначальник статусного подхода Б.А. Юрцев (1968) предлагал по возможности определять дополнительные важные характеристики активности вида, в частности фенотипический и генотипический составы ценопопуляций. Наши исследования подтверждают это, в частности показывают закономерное снижение морфогенетической активности ценопопуляций (определяемой с использованием фенов) по градиенту загрязнения тяжелыми металлами почв урбоэкосистем (Савинов, Никитин, 2017а,б).

Учитывая сказанное, есть основания полагать, что несмотря на заметные различия, ценотипический, фитогенно-полевой, статусный и эргонтический подходы, действительно, имеют точки соприкосновения, могут взаимно дополнять друг друга. На это определенно указывают следующие факты.

Так, при эргонтическом подходе оцениваются формы активности (например, морфогенетическая, аккумулятивная, энтомофильная) как составляющие интегральной активности растений. Указанные формы активности характеризуют интенсивность взаимодействия растений с биотическими и абиотическими факторами среды обитания в процессе их жизнедеятельности. При фитогенно-полевом подходе определяется интенсивность пространственных взаимодействий между растениями разного размера, функциональных особенностей и формы роста, а также успешность растений в конкурентной борьбе за ресурсы. При статусном подходе активность вида растения оценивается как мера его преуспевания (биологического прогресса) в соответствующих ландшафтно-климатических условиях. В ценотипическом подходе под «стратегией вида» предложено понимать совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность совместно обитать с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозе (Работнов, 1985). Определено также, что «термин «стратегия» вполне соответствует «борьбе за существование» в понимании ее Ч. Дарвином» (Работнов, 1985, с. 11), а эта борьба (в метафорическом смысле) выражается в непрерывном адаптациогенезе организмов в пределах соответствующей экосистемы, т.е. в их приспособительном взаимодействии с разнообразными биотическими и абиотическими факторами и объектами внешней среды. Этот важный эволюционный аспект проблемы

экологических стратегий подтвержден Дж. Граймом и его коллегами (Grime, Pierce, 2012), по мнению которых дальнейшее развитие концепции адаптивных стратегий и познание их роли в функционировании экосистем перспективно только на основе скорейшей интеграции эволюционной теории и экологии.

Таким образом, проблема активности растений как фактора их индивидуального и исторического развития в соответствующих экосистемах позволяет интегрировать данные из различных областей биологии и экологии и в новых, перспективных аспектах рассматривать вопросы организации и развития фитоценозов в экосистемах, в том числе в аспектах их биоиндикации и мониторинга. Наряду с этим нам представляется, что предпринятый анализ в отношении продуцентов укрепляет теоретическую базу для аналогичных исследований в отношении активности консументов и редуцентов и биосферы в целом.

АКТИВНОСТЬ ЖИВОТНЫХ, ЕЕ ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННАЯ РОЛЬ И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ В ЭКОСИСТЕМАХ

Активность животных, так же, как и активность растений, понимается по-разному и потому изучается в различных аспектах и на основе разных подходов. В отечественной литературе доминирует подход, который условно можно назвать *этологическим*. В соответствии с этологическим подходом рекомендуется считать, что активность животных – это «двигательная активность целого организма, являющаяся количественной характеристикой поведения животных», в связи с чем изучение активности животных рассматривается как этологическое исследование (Машкин, 2013, с. 57). Наряду с этим, считается, что активность (деятельность) – это состояние бодрствования животного, т.е. если животное не спит, оно считается активным вне зависимости от того, движется ли оно в пространстве или неподвижно (например, замерло, прислушивается, отдыхает с открытыми глазами и т.п.) (Ердаков, 2011). При этом за единицы измерения активности принимается количество минут бодрствования за час или часов за сутки.

В этологическом подходе выделен ряд производных понятий (Машкин, 2013): 1) *фаза активности* как время непрерывной активности, в том числе с кратковременными (порядка минуты) перерывами на отдых; в таком же ключе определяются фазы покоя (или длительного отдыха); 2) *суточный ритм активности* (*суточный цикл*), т.е. относительно равномерное чередование различных видов активности в течение суток, зависящее от факторов внешней среды и физиологического состояния самого организма; 3) *циркадный ритм* – периодичность проявления врожденных ритмов организма; 4) *тип активности* – количественное распределение фаз активности и покоя животных в течение суток; типы активности могут быть: а) *монофазными*, когда в течение суток есть одна фаза активности и, соответственно, одна фаза покоя; б) *дифазными*, при которых в течение суток наблюдается две фазы активности и две фазы покоя; в) *трифазными* – с тремя фазами активности и тремя фазами покоя в течение суток; г) *полифазными*, при которых в течение суток отмечается чередование нескольких фаз активности и покоя; д) *фазы смешанного типа активности*, когда наблюдаются признаки двух и более типов активности (Машкин, 2013).

В этом же ряду понятий указаны *форма активности* и *вид активности*. Под формой активности понимается та активность, которую проявляет большая часть популяции в определенное время суток (ночная, дневная, круглосуточная форма активности), а видом активности считается характер деятельности животного, определяемый его разнообразными движениями (например, преследованием жертвы, жеванием корма, его запасанием,

ухаживаниями самцов за самками, грумингом, гнездостроением, локомоциями в воздушной и водной средах, звуковой активностью, мечением участков, туалетом, сохранением позы и др., но при этом долгий отдых и сон рассматриваются как отсутствие двигательной активности. Выделение видов активности считается до некоторой степени условным, поскольку часто животные совмещают виды активности (например, перемещение и мечение участка, перемещение и пастбу и т.п.) (Машкин, 2013).

У зарубежных ученых методологическая основа аналогичного этологического подхода к исследованиям активности животных принципиально сходная, есть лишь терминологические особенности и специфика формализации исследований. Зарубежные исследователи также считают, что активность животных в общих чертах можно разделить на пищевую и непищевую (Christiansen et al., 2013). Важным компонентом изучения поведения животных в зарубежных исследованиях, так же, как и в ряде отечественных, является установление *бюджета активности (деятельности)* (activity budget) для интересующих видов животных (Christiansen et al., 2013; Rees, 2015). *Бюджет активности* – это процентное соотношение времени, которое животное затрачивает на разные виды активности в течение периода наблюдения. Сравнение бюджетов активности внутри вида может выявить влияние множества различных факторов на распределение видов деятельности, включая возраст, пол, сезон и антропогенные нарушения.

Изложенные положения в основном относятся к исследованиям активности позвоночных животных. Нередко в экологических и этологических исследованиях животных понятие «активность» не используется, хотя эмпирические и теоретические данные таких исследований явно лежат в рамках этологического и/или эргонтического подходов (см. раздел 1.3.3), или сочетают тот и другой.

3.1. Активность беспозвоночных

В экологических и этологических исследованиях, затрагивающих беспозвоночных животных, обнаруживается широкое толкование термина «активность». Например, в качестве важнейшей особенности жизни муравьев в условиях умеренного климата рассматривается *годовой цикл активности* этих насекомых, «отражающей все стороны деятельности муравейника» (Захаров А.А., Захаров Р.А., 2022, с. 90), а в рамках этой интегральной деятельности выделяют и другие формы активности. При таком подходе, в частности, единицей учета *внегнздовой активности* муравьев считается их количество, выходящее (и входящее) в муравейник (особь/мин или особь/мин на единицу площади в случае учета динамической плотности насекомых) через учетные инструменты (рамки, воротца),

установленные исследователями (Захаров, Горюнов, 2009). Если при этом параллельно учитывается количество муравьев, несущих гнездовой материал, добычу, падь, семена, а приносимые в гнездо объекты взвешивают и пересчитывают на г/мин, как рекомендуют (Захаров, Горюнов, 2009), то этологический подход в таком случае сочетается с эргонтическим (см. раздел 1.3.3), и можно говорить об *этолого-эргонтическом подходе*.

В рамках этологического подхода (Захаров, Горюнов, 2009) широко исследуется внегнездовая *суточная активность* муравьев в разных природно-климатических условиях. В частности, исследования активности муравьев в лесостепных биотопах Саратовской области в разных погодных условиях (Павлова, Аникин, 2018) показали зависимость активности муравьев от температуры воздуха: например, были отмечены статистически значимые различия между активностью *Formica pratensis* Retzius, 1783 в теплые и жаркие дни, причем в последнем случае пики активности были выражены сильнее, но с 14.00 до 16.00 часов активность прекращалась вообще, поскольку в это время температура приземного слоя воздуха поднималась до 38–39°C (рис. 26).

На основе эргонтического подхода (см. раздел 1.3.3) была определена антофильная активность разных видов насекомых (Савинов, 2016а) по данным о посещении ими видов цветковых растений, т.е. по частотам встречаемости насекомых на цветковых растениях. В частности, расчеты показали количественные различия в антофильной активности у разных видов мух-журчалок: величины указанной активности у *Cheilosia illustrate*, *Ch. lasiopa*, *Myathropa florea*, *Sphaerophora scripta* и *Helophilus hybridus* составили 0,33; 0,88; 3,60; 6,30 и 8,70 бит/сек соответственно.

В реках многие бентосные беспозвоночные (личинки насекомых, амфиподы и др.) могут периодически перемещаться (мигрировать) в речном потоке вниз по течению, т.е. происходит их дрейф (*drift of benthic invertebrates*) (Богатов, Федоровский, 2017). Дрейф может быть 1) «активным» или «поведенческим» (*active or behavioral drift*), который осуществляется в результате самостоятельного подъема гидробионтов в толщу воды (такой подъем обычно происходит в ночной период) и 2) «пассивным/постоянным» (*passive or constant drift*), в котором участвуют организмы, случайно оторвавшиеся от субстрата.

Суточная и сезонная активность бентосных беспозвоночных в дрейфе оценивается разными параметрами. Например, определяется *интенсивность дрейфа* (*drift rate*) – D_R , которая оценивается численностью (биомассой) мигрантов, пронесенных течением реки через фиксированную площадь сечения потока (входное сечение сачка-ловушки, 1 м² сечения потока, живое сечение водотока и пр.) в единицу времени или за определенный период времени (t_1 , t_2): минуты, час, сутки, месяц, год и т.п. (Богатов, Федоровский, 2017). Если за единицу времени принимаются сутки, то вычисленную интенсивность дрейфа называют *скоростью дрейфа* (*drift velocity*).

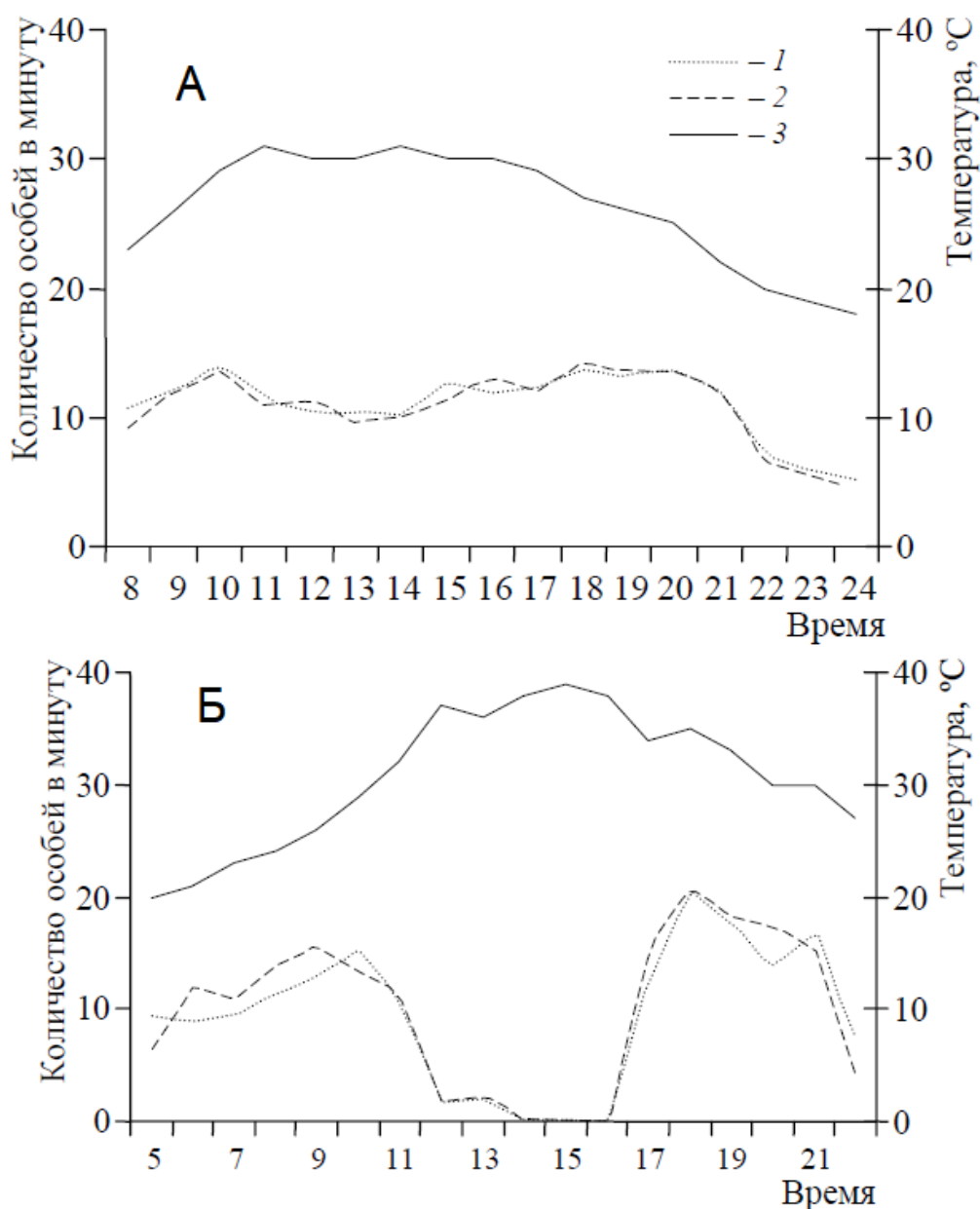


Рис. 26. Суточная активность муравьев *Formica pratensis* в теплый (А) и жаркий (Б) дни (по усредненным данным за период наблюдений): 1 –двигающиеся из муравейника, 2 –двигающиеся в муравейник, 3 – температура (по: Павлова, Аникин, 2018)

Активный дрейфт беспозвоночных в теплый период года происходит в основном ночью (рис. 27), причем массовый подъем большинства мигрантов в толщу воды нередко наблюдается после наступления темноты за счет «коллективных» (т.е. сходных) свойств гидробионтов (например, реакций на снижение освещенности), даже когда организмы удалены друг от друга на большие расстояния (Богатов, Федоровский, 2017). Однако у разных видов беспозвоночных и их размерных групп на протяжении суток может наблюдаться и разная ритмика активности.

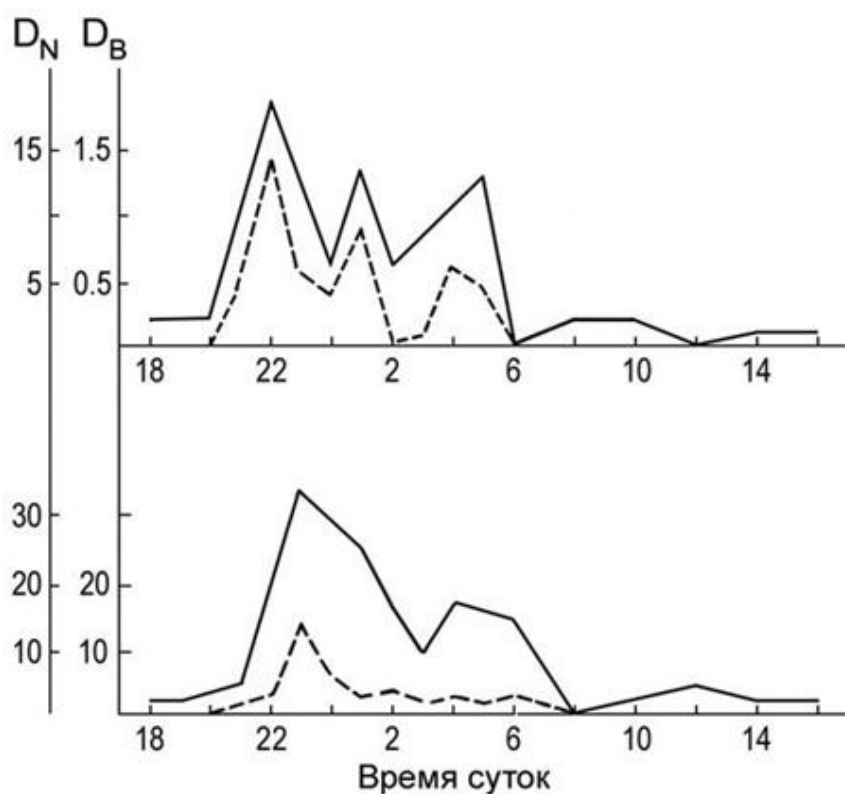


Рис. 27. Дрифт личинок веснянок *Copepodina* (1) и хирономид (2) в р. Бурей (приток Амура) в начале сентября:
 D_N – численность (сплошная линия), экз. в сачке за 10 мин;
 D_B – биомасса мигрантов (пунктирная линия), мг в сачке за 10 мин.
 (по: Богатов, Федоровский, 2017)

Активный подъем гидробионтов в толщу воды может происходить и в дневное время, в частности в подледный период активный дрифт гидробионтов наблюдается как в ночные, так и в дневные часы, а численность дневных мигрантов обычно преобладает над численностью ночных (Богатов, Федоровский, 2017). Среди активных мигрантов (особенно из разных трофических групп) степень участия в дрифте различается: представители соскребателей в дрифте крайне редки, но личинки многих видов насекомых, относящиеся к коллекторам (сборщикам), проявляют высокую склонность к дрифту.

3.2. Активность позвоночных

По мнению Л.Н.Ердакова (2011, с. 31), первый уровень биоритмологической организации в экосистеме представлен структурой ультрадианных ритмов организмов, которая составляет набор эндогенных циклов, «подстраивающихся к колебательным процессам среды», при этом суперпозиция гармонических составляющих этих циклов «определяет суточную динамику активности». Суточные ритмы активности проявляются как внут-

ренне обусловленные или свободнотекущие, то есть, эндогенные для данного организма.

На основе такого подхода изучались ритмы активности особи, то есть изменения активности в течение суток. Активностью считалось состояние бодрствования, а реактивностью – сон. Оценками активности были: 1) соотношение суммарной активности в темное и светлое время суток (бюджеты активности), 2) распределение активности по времени суток (в виде хронограмм), 3) амплитуда изменений активности, уровень ее, 4) циркадный период, 5) соотношение мощностей инфра-, цирка- и ультрадианных ритмов активности (частотный спектр ритмов).

Для выявления скрытых колебаний активности мелких млекопитающих был использован метод спектрального анализа (Дженкинс, Ваттс, 1971; Ермаков и др., 1981). Суть его заключается в получении частотного спектра исходного сигнала. Присутствие гармонической составляющей полипериодического процесса проявляется в виде пика на соответствующей частоте. Особенности суточной активности, в частности, у грызунов обусловлены спецификой их питания. На полученном спектре колебания активности находятся в определенной полосе частот, видоопецифичны и отражают, в частности, характер пищевой специализации вида грызунов (Ермаков и др., 1981).

С помощью данного метода, например, была исследована суточная активность двух популяций полевков-экономов (*Microtus oeconomus* Pall.), изолированных друг от друга рекой Обью (ширина реки составляла около 1,2 км), обитающих в разных ландшафтных, климатических и биотических условиях (Ермаков, 1982). В частности, популяция полевков с коренного (возвышенного) берега реки в меньшей степени ежегодно подвергалась воздействию половодий, в отличие от популяции с противоположного пойменного берега. Основное различие в спектрах активности зверьков из разных популяций состояло в расположении высокочастотных периодических составляющих. Полевки-экономки с коренного (возвышенного) берега всегда имели более мощные ультрадианные гармоники в 3–4-часовой полосе частот, а у зверьков из пойменной популяции мощные высокочастотные пики на спектрах активности отмечены в 2–3-часовой полосе (рис. 28). На спектрах активности полевков из поймы циркадная периодичность была одной из самых выраженных (рис. 28).

Эти различия спектров оказалось настолько характерными, что по виду распределения спектральной плотности легко определяется популяционная принадлежность зверьков. Циркадная периодичность более проявлялась у грызунов из пойменной популяции полевков-экономов и выражалась в предпочтении этими зверьками темного времени суток. Различия, установленные при изучении активности, согласовались с ранее выявленными особенностями ультраструктуры соединительной ткани полевков из разных популяций (Ермаков, 1982). Полевки-экономки из поймы оказались более полифазны по распределению активности, что, видимо, было обусловлено

питанием менее калорийным кормом. А это влекло за собой особенности водно-солевого обмена, модификацию ультраструктуры соединительной ткани, и, в целом, делало зверьков пойменной популяции более «влажнотерпимыми».

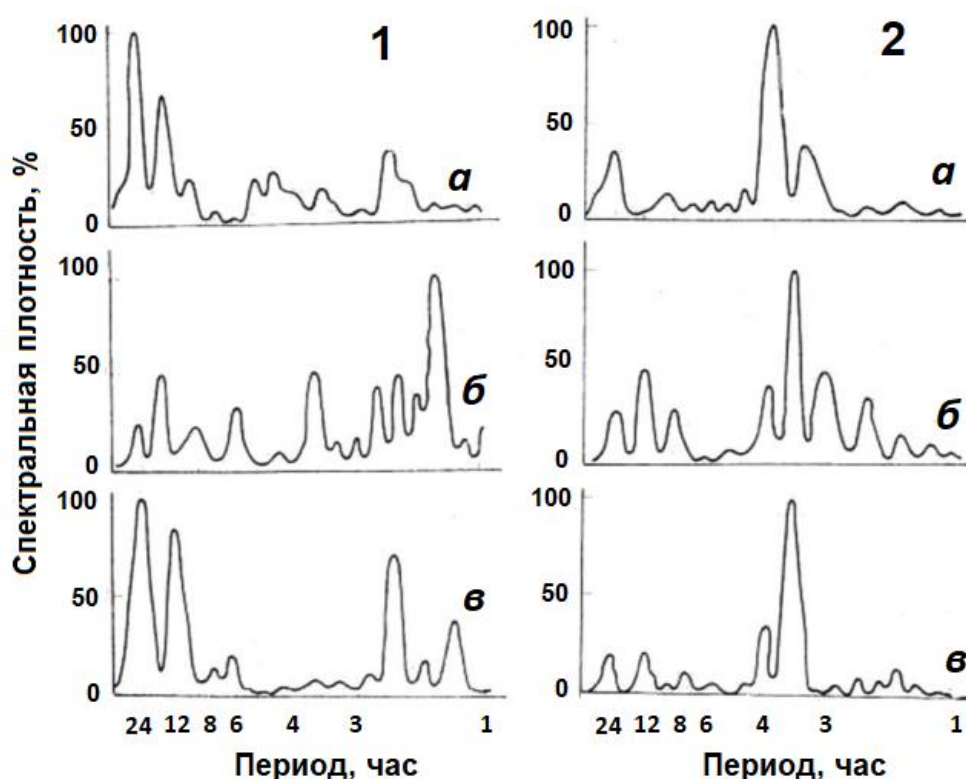


Рис. 28. Спектры активности полевков-экономок:
1 – с коренного (возвышенного) берега, 2 – из поймы реки; а – молодые самки,
б – молодые самцы, в – взрослые самцы
(по: Ермаков, 1982)

Было установлено, что краткосрочные ритмы активности мелких млекопитающих согласуются с метаболическими особенностями этих животных, видимо, вследствие известной зависимости скорости метаболизма от размеров тела животных (Ермаков, 2011). У более мелких млекопитающих отмечалась тенденция к коротким по периоду ритмам активности с более высокой частотой, чем у видов более крупных животных (рис.29).

В изменчивости показателей активности была отмечена тесная связь с эколого-физиологическими характеристиками особей, в частности у грызунов выявлены половые и возрастные особенности активности (Ермаков, 2011). Было показано, что спектр ритма активности мелких млекопитающих видоспецифичен, у них внутривидовые различия спектров проявляются гораздо меньше, чем межвидовые (Ермаков, 1984). Наряду с этим отмечено соответствие эволюционного возраста мелких млекопитающих форм их суточной активности: представители более древних родов имеют монофазный ритм (мышовки, происходящие из олигоцена, мыши – из позднего миоцена), а для исторически более молодых грызунов (например,

серых полевок, происходящих из плейстоцена) характерен полифазный ритм, что согласуется с эволюционными изменениями пищеварительной системы изученных грызунов (Ердаков, 1984, 2011).

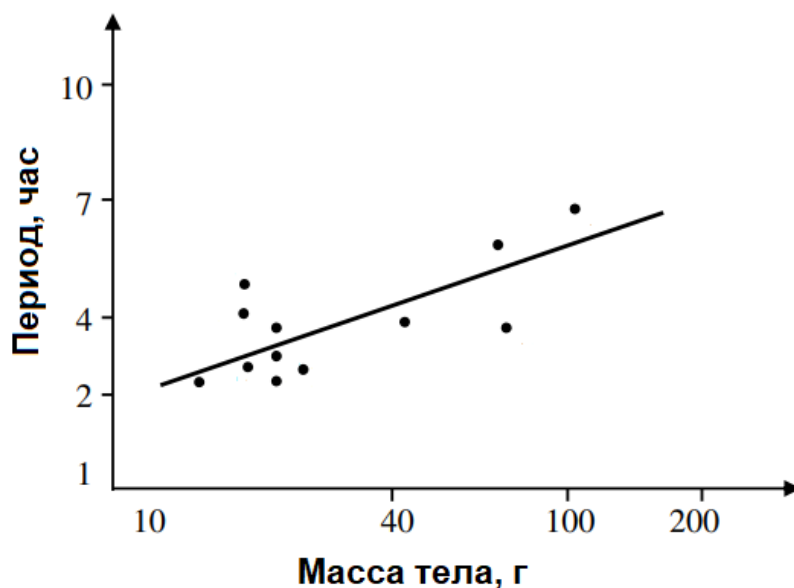


Рис. 29. Взаимосвязь характерных ультрадианных ритмов и размеров тела у грызунов – потребителей грубого малокалорийного корма (по: Ердакову, 2011, модифицировано)

Так же, как и растения и другие организмы, животные, в том числе млекопитающие, проявляя активность в экосистемах, создают в них своеобразные поля. В связи с этим, Н.П. Наумов (1973) ввел понятие *биологического сигнального поля (БСП)*, под которым предложил понимать измененную воздействием организмов среду, ставшую неотъемлемой частью экосистем, пространственной основой популяций и биоценозов, в которой через атмосферу, воду, почву биотопа от одних особей к другим наряду с веществом и энергией, передается также информация, накопление которой увеличивает устойчивость экосистем. В частности, млекопитающие в пределах экосистемы (ландшафта) оставляют следы своей жизнедеятельности на почве, снеговом покрове, деревьях и др., что создает в череде поколений “матрицу стабильных элементов” (систему аттракторов), т.е. объектов, привлекающих внимание животных, организующих их поведение и использование ими ресурсов на данной территории (Ванисова, Никольский, 2012). В частности, стабильные элементы (аттракторы) обуславливают зрительно-запаховый образ территории, влияющий на траектории миграций каждого нового поколения млекопитающих. Предполагается также, что, подобно биологической продуктивности и видовому разнообразию, БСП может характеризовать стадии экологической сукцессии (Ванисова, Никольский, 2012).

На основе концепции БСП и опыта исследований в рамках соответствующей методологии (см. Ванисова, Никольский, 2012; Биологиче-

ское..., 2013) была сформулирована *теория знакового (информационно-знакового) поля* (Мозговой и др., 1998; Мозговой, 2004; Владимирова, Мозговой, 2006). В ее основу было «положено исследование механизмов взаимодействия особей со средой своего обитания, прежде всего, восприятие животными динамики биогенных и абиогенных факторов и продуцирование ими ответных адаптивных реакций», и «эта теория обращает внимание не только на непосредственные внутривидовые и межвидовые коммуникации особей, но также на получение животными информации об изменениях в биоценозах, происходящее через объекты и события совместной среды обитания, зачастую – без непосредственных контактов между особями» (Мозговой, 2004, с. 341). В частности, было отмечено, что между теорией БСП и концептом “знаковое поле” (Мозговой и др., 1998) имеются различия. Они состоят, в частности в том, что «в зоосемиотике и зоопсихологии понятия “сигнал” и “знак”, в том числе, приложенные к адаптивной деятельности животных в среде обитания, устойчиво приобрели разные оттенки значения», т.е. любой сигнал является знаком, но не все знаки будут сигналами; последние являются знаками, «которые побуждают особей, воспринимающих данные знаки в ходе своего адаптивного поведения в среде, к ответным двигательным реакциям» (Мозговой, 2004, с. 343). Наряду с этим, теория БСП «учитывает преимущественно объекты совместного использования особей, которые могут служить целям опосредованной коммуникации, в то время как в теории информационно-знакового поля учитываются по возможности все объекты, в ходе восприятия которых особь проявила двигательную реакцию» (Мозговой, 2004, с. 344).

Таким образом, «знаковое поле – это система знаков, или, если использовать традиционную терминологию, система сигналов (то есть таких знаков, восприятие которых инициировало ответную двигательную реакцию), воспринятых животными в ходе их обычной активности в среде», а «информация в знаковом поле объединяет виды, обитающие на одной территории, в интегрированный коадаптивный комплекс» (Мозговой, 2004, с. 346, 347).

При этом считается, что в пределах указанного комплекса адаптивная активность животных не может быть чисто случайной (Владимирова, Мозговой, 2006), поскольку средовые стимулы воспринимаются избирательно и это соответствует определенной мотивации. Но проявление адаптивной активности животного происходит в биотопе как пространстве случайных событий, где $x_1, x_2, \dots, x_n$ – возможные события, а $p_i(x_k)$ – их вероятности (при том, что $k = 1, 2, \dots, n$), поэтому предполагается, что неопределенность (энтропию) возможной двигательной реакции животного в знаковом поле можно определить так (Владимирова, Мозговой, 2006):

$$H = - \sum p_i(x_k) \log_2 p_i(x_k) \quad (27)$$

где x_k – алфавит кода данного сообщения, $p_i(x_k)$ – вероятность появления отдельных символов в сообщении.

Такой подход предполагает, что при активности животных в обычных условиях отклонение от величины энтропии, рассчитанной для равновероятных событий, будет указывать на адаптивные негэнтропийные процессы, направленные на реализацию какой-либо биологической потребности животного (Владимирова, Мозговой, 2006).

С использованием эргонтического подхода (см. раздел 1.3.3) автором было предпринято исследование активности нескольких видов карповых рыб (Савинов, 2021), представляющих самое многочисленное и разнообразное семейство Teleostei, широко распространенных в пресных водах Европы, Азии, Африки, Северной и Центральной Америки. На основе литературных данных были рассчитаны величины симбиотической, трофической, аккумулятивной и интегральной активности 6 видов карповых рыб: голяна обыкновенного (*Phoxinus phoxinus* L.), линя (*Tinca tinca* L.), серебряного карася (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782), язя (*Leuciscus idus* L.), леща (*Abramis brama* L.), плотвы (*Rutilus rutilus* L.).

Активность (A) определяли как скорость аккумуляции или генерирования информации биосистемой популяционного уровня по формуле (5), временной интервал (t) в формуле (5) составлял 1 сутки. Величину H определяли по формуле (6), в которой p_i была частота какого-либо события, в частности: а) частота встречаемости жертв того или иного вида в рационе данного вида рыб; б) экстенсивность паразитарной инвазии хозяина (частота встречаемости паразита в теле данного вида рыб), б) доли (частоты) химических элементов, аккумулярованные данным видом рыб.

Интегральную активность (A_d) рыб рассчитывали, используя величины симбиотической, трофической и аккумулятивной активности по формуле (7), в которой A_1 была величина трофической активности данного вида рыб, A_2 – величина симбиотической активности данного вида рыб, A_3 – величина аккумулятивной активности данного вида рыб.

Для исследований использованы литературные материалы об экстенсивности паразитарной инвазии указанных видов рыб, об их рационах питания, о содержании в их телах металлов (цинка, меди, свинца, железа) и о филогенетическом положении рассматриваемых видов карповых рыб.

Исследования показали (табл. 5) (Савинов, 2021), что величины трофической активности (A_1) (рассчитанные по данным о частотах встречаемости объектов питания в рационах рыб) и значения симбиотической активности (A_2) (определенные на основе данных об экстенсивности паразитарной инвазии рыб) выше у тех видов (плотва, лещ, язь), которые либо относительно эволюционно молоды и биологически прогрессивны (по А.Н.Северцову, 1939), т.е. обычно доминируют в экосистемах по численности и количеству дочерних форм; либо обладают биологическими особенностями, в частности способностью к гиногенезу (серебряный карась), что позволяет виду быть инвазивным: непрерывно расширять ареал и иметь высокую численность. Напротив, голян и линя не обнаруживают подобных качеств, что и отразилось на величинах их трофической и сим-

биотической активности (табл. 5). Зависимость между трофической и симбиотической активностью в популяциях карповых рыб имеет нелинейный характер (рис. 30). Это, очевидно, связано с тем, что наряду с поступлением паразитов в организм рыб с кормовыми объектами существенную роль играют и другие каналы паразитарной инвазии.

Что касается аккумулятивной активности (A3) (рассчитанной по соотношению содержания металлов в теле рыб), то ее величины у рассматриваемых видов карповых находятся примерно на одном уровне, несколько выше A3 лишь у гольяна (табл. 5).

Таблица 5

Информационные показатели и величины активности популяций карповых рыб

Показатели	Виды рыб					
	Гольян	Линь	Карась	Язь	Лещ	Плотва
H1, бит	2.46±0.27	2.66±0.18	1.75±0.22 ^B	0.67	5.06±0.25 ^D	2.89±0.16
Трофическая активность (A1), 10 ⁻⁵ бит/сек	0.24±0.08	0.26±0.06	0.20±0.09	0.10	0.58±0.08	0.34±0.03
H2, бит	1.07±0.20	2.47±0.08 ^C	4.68±2.95 ^B	8.36±2.02 ^C	3.62±0.14 ^D	7.16±4.18
Симбиотическая активность (A2), 10 ⁻⁷ бит/сек	1.2±0.19	2.85±0.06 ^C	5.42±3.40 ^B	9.68±1.40 ^C	4.20±0.09 ^D	8.30±0.67 ^D
H3, бит	1.36	–	0.86	1.03	1.07	1.04
Аккумулятивная активность (A3), 10 ⁻⁴ бит/сек	0.16	–	0.10	0.12	0.12	0.12
Интегральная активность (Ad-2) по A1 и A2, 10 ⁻⁵ бит/сек	5.37	8.61	10.41	9.84	15.61	16.80
Интегральная активность (Ad-3) по A1, A2, A3, 10 ⁻⁶ бит/сек	1.67	–	2.22	2.27	3.08	3.24

Примечание: H1, H2, H3 – количество информации, полученное с 1) рационом, 2) вследствие паразитарной инвазии и 3) аккумуляции химических элементов соответственно; B – $p < 0.05$; C – $p < 0.01$; D – $p < 0.001$ (по отношению к гольяну)

Наименьшие величины интегральной активности (Ad-2, Ad-3) среди рассмотренных карповых рыб – по совокупности симбиотической, трофической и аккумулятивной активности – имеет гольян, максимальные величины – плотва (табл. 5). В целом величины интегральной активно-

сти карповых рыб находятся в соответствии с их филогенетическим положением: чем эволюционно моложе вид, тем выше его интегральная активность (рис. 31).

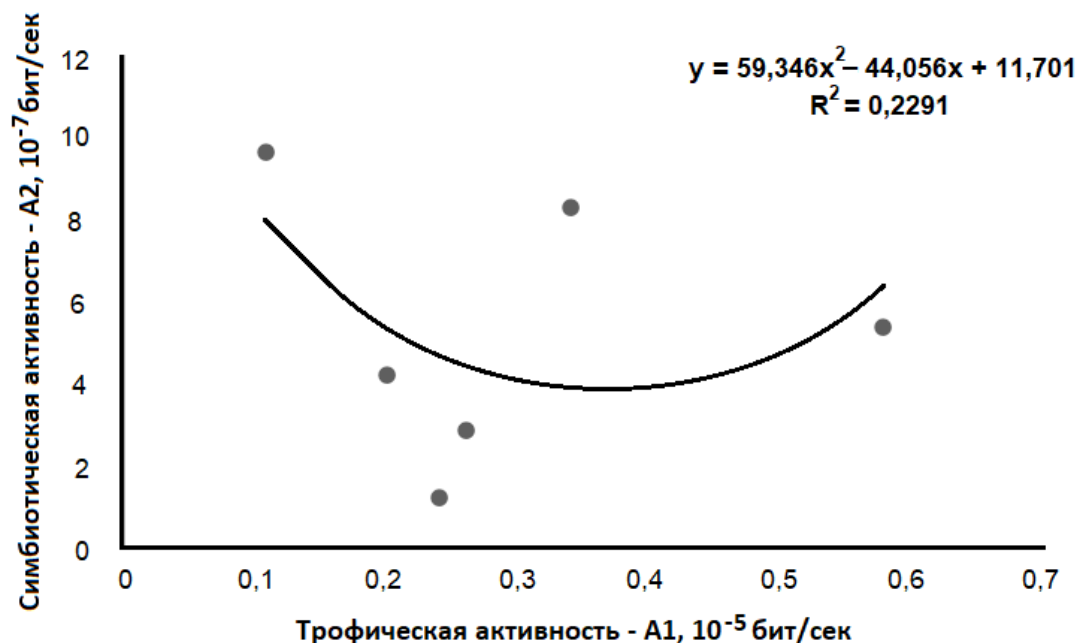


Рис. 30. Зависимость между трофической и симбиотической активностью в популяциях карповых рыб

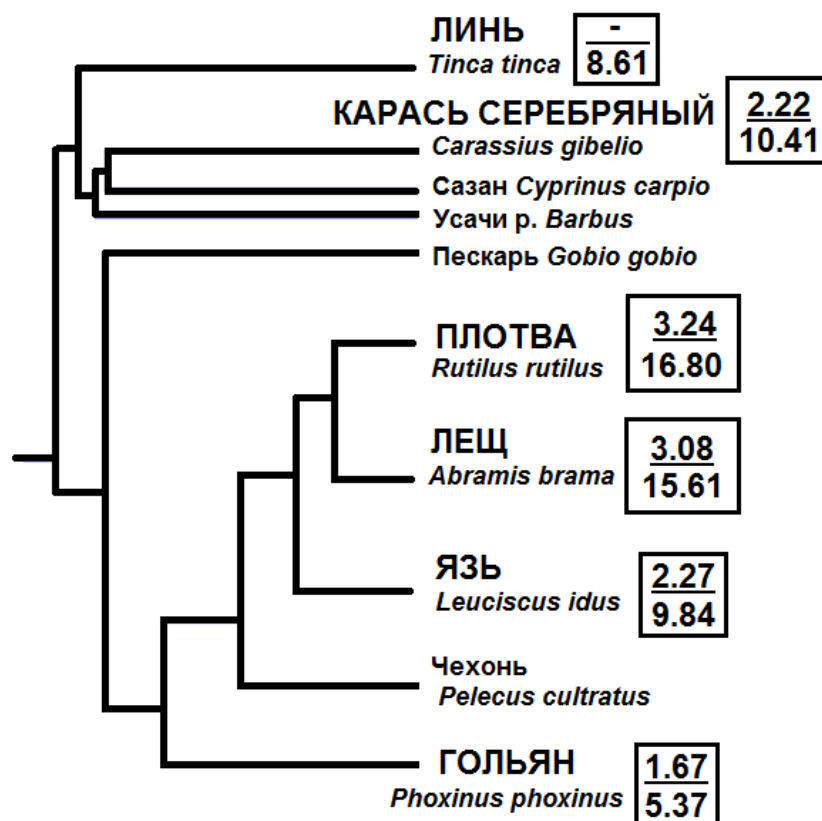


Рис. 31. Активность видов карповых рыб и их филогенетическое положение (в квадратах над чертой – Ad-3, под чертой – Ad-2)

Сходный вывод был сделан (Савинов, Частухина, 2021) на основе исследований симбиотической, трофической и интегральной активности нескольких видов сиговых рыб рода *Coregonus* (тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814), ряпушки сибирской *C. sardinella* (Valenciennes, 1848), ряпушки европейской *C. albula* L., пеляди *C. peled* (Gmelin, 1788) и пыжьяна *C. pidschian* (Gmelin, 1789), населяющих водоемы Северного полушария.

Аналогичные результаты были также получены при оценке форм активности нескольких видов дневных хищных птиц: ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis* L.), ястреба-перепелятника (*Accipiter nisus* L.), канюка (*Buteo buteo* L.), скопы (*Pandion haliaetus* L.), пустельги (*Falco tinnunculus* L.) с учетом имеющихся в литературе данных о спектрах питания, инвазии эндопаразитами и филогении указанных видов птиц в 20 популяциях Евразии и Северной Америки (Савинов, Заводчиков, 2024). В частности, результаты проведенных исследований показали существенные различия информационных показателей спектров питания и инвазии (Н1, Н2), величин трофической (А1) и симбиотической активности (А2) популяций видов дневных хищных птиц (табл. 6, 7). Так, наибольшие средние значения пищевой активности отмечены для канюка и ястреба-тетеревятника, значимо наименьшие ($p < 0,01-0,001$) по сравнению с ними – для скопы (табл. 6). Ястреб-перепелятник занимает по величине трофической активности промежуточное положение между указанными видами птиц. Значения информационных показателей спектров питания и величины пищевой активности канюка, ястреба-тетеревятника и ястреба-перепелятника превосходят таковые значения у скопы в среднем в 1,6–1,7 раза. У пустельги подобные различия в целом менее выражены (табл. 6) и только по сравнению с канюком и ястребом-тетеревятником.

Таблица 6

Информационные показатели спектров питания (Н1) и величины пищевой активности (А1) видов дневных хищных птиц

Виды птиц / Географическая область	Н1, бит	Н1ср, бит	А1, 10 ⁻⁵ бит/сек	А1ср, 10 ⁻⁵ бит/сек
Канюк (Польша)	4,44	3,81±0,63	3,669	3,876±0,20 ^{k, n}
Канюк (Словакия)	3,18		4,083	
Ястреб-тетеревятник (Чехия)	3,44	3,46±0,01	3,311	3,329±0,01 ^{m, n}
Ястреб-тетеревятник (Россия)	3,48		3,347	
Ястреб-перепелятник (Россия)	3,78	3,62±0,16	0,242	0,231±0,01 ⁿ
Ястреб-перепелятник (Чехия)	3,45		0,221	
Пустельга (Чехия)	2,74	3,29±0,55	0,175	0,193±0,11
Пустельга (Польша)	3,84		0,212	
Скопа (Беларусь)	2,36	2,19±0,61	0,015	0,014±0,10
Скопа (Россия)	2,03		0,013	

Примечание. k – $p < 0,01$; m – $p < 0,001$ – по отношению к средней величине трофической активности скопы (А1ср); n – $p < 0,01$ – по отношению к средней величине трофической активности (А1ср) пустельги.

Величины симбиотической активности канюка, ястреба-тетеревятника и ястреба-перепелятника также существенно и значимо ($p < 0,05-0,001$) превосходят величины симбиотической активности скопы и пустельги (табл. 7). Значения информационных показателей инвазии эндопаразитами и величины симбиотической активности канюка, ястреба-тетеревятника и ястреба-перепелятника превосходят таковые значения у пустельги в среднем в 9,7–12 раз. Еще в большей степени подобные различия выражены у канюка, ястребов и скопы (табл. 7).

У рассмотренных видов дневных хищных птиц прослеживается тенденция прямой зависимости между пищевой и симбиотической активностью (рис. 32). Очевидно, это обусловлено спецификой рациона рассмотренных видов птиц. Например, скопа является ихтиофагом, рыба составляет почти весь ее рацион. Напротив, у канюка и ястребов спектры питания весьма широкие и включают птиц, мелких млекопитающих, рептилий и насекомых. Поэтому, очевидно, большое видовое богатство жертв обуславливает вероятность инвазии хозяев большим количеством видов паразитов, что и выражается в отмеченной тенденции связи форм активности (рис. 32).

Таблица 7

Информационные показатели (H2) и величины симбиотической активности (A2) видов дневных хищных птиц

Виды птиц / Географическая область	H2, бит	H2ср, бит	A2, 10^{-5} бит/сек	A2ср, 10^{-5} бит/сек
Канюк (Италия)	3,34	2,91±0,42	2,140	1,865±0,02 ^{c, n}
Канюк (Турция)	2,48		1,590	
Ястреб-тетеревятник (Испания)	2,00	2,37±0,37	1,918	2,274±0,35 ^{b, k}
Ястреб-тетеревятник (Россия)	2,74		2,630	
Ястреб-перепелятник (Испания)	3,02	2,83±0,19	1,938	1,812±0,12 ^{c, m}
Ястреб-перепелятник (Италия)	2,63		1,686	
Пустельга (Испания)	2,92	2,91±0,08	0,187	0,186±0,01
Пустельга (Италия)	2,91		0,186	
Скопа (США)	3,56	2,18±1,39	0,022	0,013±0,09
Скопа (Россия)	0,81		0,005	

Примечание. b – $p < 0,05$; c – $p < 0,01$ – по отношению к средней величине симбиотической активности (A2ср) скопы; k – $p < 0,05$; m – $p < 0,01$; n – $p < 0,001$ – по отношению к средней величине симбиотической активности (A2ср) пустельги.

Рассмотренные виды дневных хищных птиц представляют ветви очень разного эволюционного возраста (рис. 33).

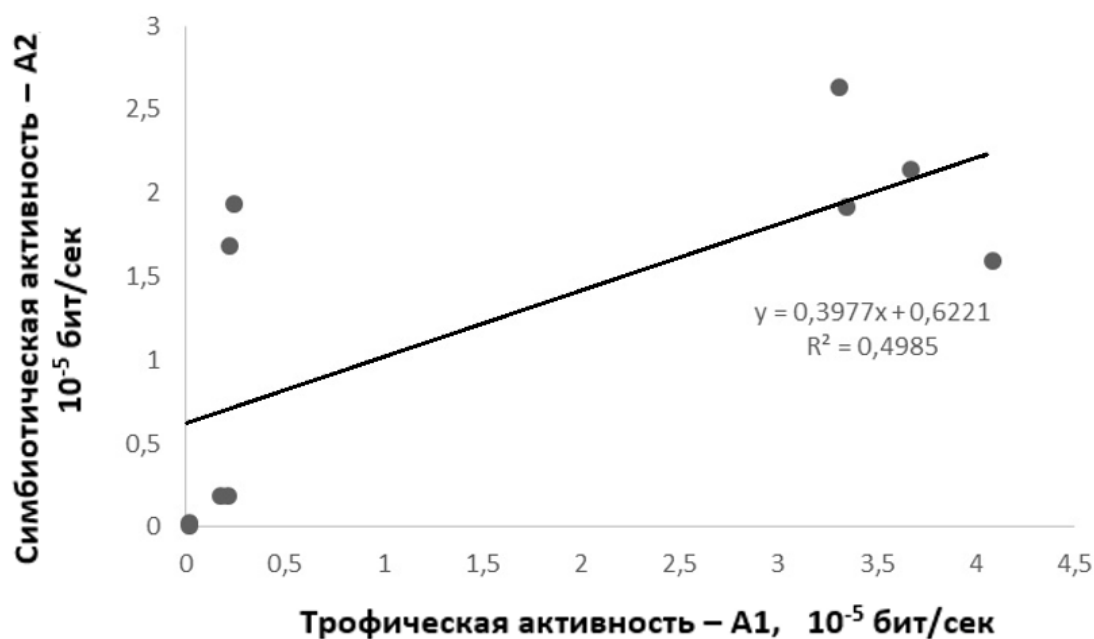


Рис. 32. Зависимость между пищевой (A1) и симбиотической активностью (A2) дневных хищных птиц

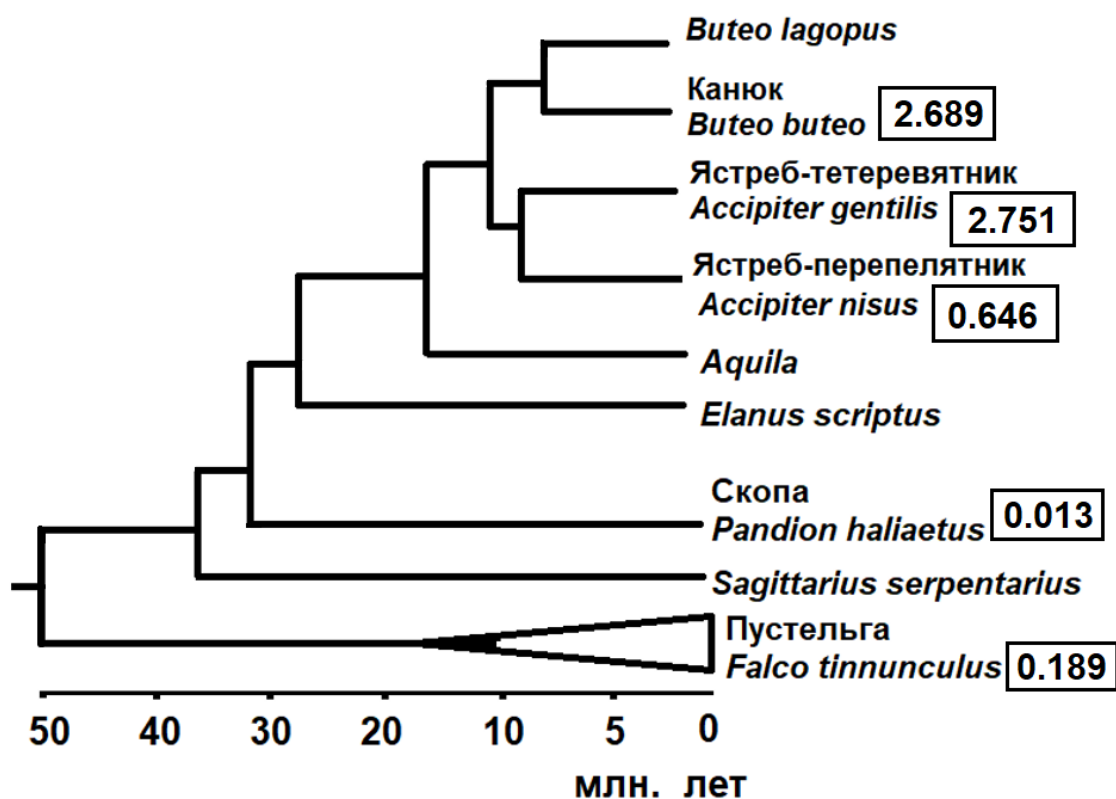


Рис. 33. Филогения и значения интегральной активности (Ad – в прямоугольниках) видов дневных хищных птиц. Схема филогении составлена на основе современных эволюционных работ и согласуется с базой данных о филогении всех видов птиц

При этом исследования показали, что значения активности исследованных видов птиц в целом соотносятся с их филогенией: наибольшие ве-

личины разных форм активности имеют представители эволюционно молодых ветвей – канюк и ястребы, а наименьшие – потомки древних филогенетических ветвей – скопа и пустельга (рис. 33).

Таким образом, апробация концепции активности организма (как совокупности его форм борьбы за существование) показывает возможность использования предложенных методов количественной оценки активности на популяционном уровне по информационным показателям, расчет которых может быть произведен по накопленным литературным данным паразитологических, трофологических исследований животных, а также литературных данных об аккумуляции химических элементов этими организмами.

Сложности познания филогенеза живых организмов и формирования рациональной теории эволюции во многом обусловлены противоречивыми представлениями о движущих силах и механизмах эволюционного процесса.

Живые организмы (в ракурсе всех уровней их организации) вынуждены непрерывно, активно реагировать на возникающие экологические изменения и быстро вырабатывать необходимые приспособления к условиям местообитания, а не «дожидаться» появления случайных мутаций и результата действия отбора в отдаленном будущем (Савинов, 2008, 2009б). При этом согласно концепции А.М. Оловникова (2009), адаптациогенез осуществляет креатрон организма, эпигенетические механизмы которого обеспечивают активную адаптацию данного биологического вида и массовую «передачу» (в пределах вида) половым клеткам (а через них – и потомкам) информации о новых, вынужденных «упражнениях» (в широком смысле) структур организма (на всех его уровнях) в изменяющихся условиях внешней среды.

Важным отличием живого организма от неживого объекта является то, что живые организмы поддерживают свой системный гомеостаз, то есть сохраняют динамическое постоянство своей организации, «активно контролируя процессы метаболизма и делая их направленными и избирательными» (Иорданский, 2011, с. 9). А обуславливающая гомеостаз «борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и размножение» (Яблоков, Юсуфов, 2006, с. 131). «Активность выступает как наиболее общая всеохватывающая характеристика живых организмов и систем» (Бернштейн, 1966, с. 329), это «вся динамика целеустремленной борьбы (за существование – А.С.) посредством целесообразных механизмов» (Бернштейн, 1966, с. 329). Активность материальной системы (в том числе живой) есть характер и интенсивность ее взаимодействия с окружающей средой (т.е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и сложнее взаимодействует система с окружающей средой в единицу времени, тем она активнее (Савинов, 2015б, 2016а,б).

Но с этими и подобными положениями, сформулированными в ходе философского осмысления проблемы активности, биологи не знакомы, хотя прямо или косвенно давно исследуют, например, активность растений и животных. Это обусловило в дальнейшем развитие и использование концепций активности, не связанных единой философской и методологической основой, что специфически отражается на теоретических (эволюционных) и прикладных исследованиях в биологии.

Важно отметить, что для рассмотрения активности как основного фактора эволюции жизни любой биологический объект, с одной стороны, ра-

ционально представлять системой, состоящей из закономерно взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, а с другой стороны, компонентом системы более высокого уровня. Такой подход актуален прежде всего при изучении интегративных биологических дисциплин – теории эволюции и экологии. При этом важно осознавать, что, как и в любых других областях научной деятельности, эффективность теоретических и прикладных исследований в области биологии обуславливается степенью и качеством формализации накопленных знаний о предмете исследования – биообъектах различного уровня организации.

Для формализации свойств биообъектов в последнее время нередко и используется системный подход, т.е. представление организмов, популяций, биоценозов и биогеоценозов в виде систем – совокупностей определенным образом взаимосвязанных элементов указанных биообъектов. Это позволяет абстрагироваться от многих частных особенностей биообъектов и сосредоточить внимание на их важных системных категориях (таких, например, как целостность, устойчивость и др.). Системный подход в отношении организменных и надорганизменных образований должен сочетаться с кибернетическими положениями о саморегулируемых (адаптирующихся), самоуправляемых системах, т.е. системах, организованных, функционирующих и эволюционирующих на основе особых принципов, присущих только *кибернетическим системам*, т.е. системам с процессами саморегулирования или управления (Украинцев, 1972; Чумаков, 2012). К последним относятся многие биологические, все социальные и некоторые автоматические (робототехнические) системы. Одновременно необходимо руководствоваться принципами диалектического материализма (ДМ), позволяющими занимать позицию гносеологического оптимизма, избегать метафизичности, философского агностицизма в исследованиях. Тем более, что положения о кибернетических системах (в частности, положения о прямых и обратных связях) согласуются с ДМ, фактически вытекают из него, т.к. диалектика есть «мышление полярностями», т.е. неразрывно связанными, взаимодействующими и всё пронизывающими противоположностями (Зеленов, 2007), благодаря которым непрерывно создаются бесчисленные противоречия, а в ходе разрешения имеющихся и возникновения новых противоречий и происходит «спиралевидно» развитие материального мира.

Жизнедеятельность и эволюция всех многоклеточных и огромного большинства одноклеточных организмов происходит только на основе интеграции с другими живыми существами (преимущественно прокариотической организации) с образованием симбиотических систем с эмерджентными свойствами (Савинов, 2012). Данная интеграция осуществляется путем симбиоза, т.е. отношений, традиционно трактуемых как мутуализм, паразитизм, комменсализм, складывающихся между видом-хозяином и его сожителями – видами-симбионтами. А эволюция этих отношений представляет собой симбиогенез – один из основных факторов филогенеза всех

живых существ. В соответствии с симбиотическим подходом земную жизнь в царствах эукариот, *реально представляют* не «стерильные» особи (т.е. лишенные симбионтов), а аутоценозы (холобионты), т.е. симбиотические системы «хозяин-симбионты», не «популяции», а демоценозы – системы аутоценозов, не «виды», а специоценозы – системы демоценозов (Савинов, 2012).

С кибернетической точки зрения, все биосистемы организменного и надорганизменного уровней различных царств являются самоуправляемыми (адаптирующимися) системами. На уровне аутоценоза (организма) в качестве главной управляющей подсистемы может, например, рассматриваться генотип, в качестве управляемой – фенотип, а дополнительной управляющей – блок симбионтов. Соответственно, на уровне демоценоза (популяции) взаимодействуют контуры регулирования аутоценозов одного биологического вида (рис. 4), а на уровне биоценоза – разных видов (специоценозов). Следовательно, эволюция видовых и надвидовых систем, в частности биоценозов, будет обусловлена историческими преобразованиями соответствующих совокупностей контуров регулирования, относящимся ко всем уровням данных систем (Савинов, 2006, 2012).

Одними из важнейших биосистем биосферы являются растения, которые как продуценты активно взаимодействуют в экосистемах с многочисленными внешними биотическими и абиотическими факторами, обмениваясь веществами, энергией и информацией с окружающей средой. Активность растений по сути является их борьбой за существование, вследствие чего играет важную роль в организации, функционировании и развитии фитоценозов и экосистем. Однако активность растений понимается по-разному и потому в настоящее изучается на основе независимо возникших подходов; их можно условно подразделить на ценотипический, фитогенно-полевой, статусный и эргонтический (Савинов, Никитин, 2017а,б; Савинов, 2019). Несмотря на заметные различия, все эти подходы имеют точки соприкосновения и взаимно дополняют друг друга.

Активность животных, так же, как и активность растений, понимается по-разному и потому изучается в различных аспектах и на основе разных подходов. В отечественной литературе доминирует подход, который условно можно назвать *этологическим*. В соответствии с этологическим подходом рекомендуется считать, что активность животных – это «двигательная активность целого организма, являющаяся количественной характеристикой поведения животных», в связи с чем изучение активности животных рассматривается как этологическое исследование (Машкин, 2013, с. 57).

В экологических и этологических исследованиях, затрагивающих беспозвоночных животных, также обнаруживается широкое толкование термина «активность». В рамках этологического подхода широко исследуется *суточная и сезонная активность* наземных и водных беспозвоночных животных в разных природно-климатических условиях.

Что касается позвоночных животных, то отмечено соответствие эволюционного возраста мелких млекопитающих формам их суточной активности: представители более древних родов имеют монофазный ритм активности, а для исторически более молодых грызунов характерен полифазный ритм, что согласуется с эволюционными изменениями пищеварительной системы изученных грызунов (Ердаков, 1984, 2011). Аналогичные соответствия эволюционного возраста величинам трофической, симбиотической и интегральной активности были обнаружены и у карповых рыб: в частности, интегральная активность оказалась выше у тех видов, которые относительно эволюционно молоды и биологически прогрессивны (Савинов, 2021). Таким образом, адаптивная радиация в экосистемах по существу является следствием специфики активности организмов, что и отражается в их филогении (Савинов, 2017в, 2022а).

Так же, как и растения и другие организмы, животные, в том числе млекопитающие, проявляя активность в экосистемах, создают в них своеобразные поля. В частности, Н.П. Наумовым (1973) было введено понятие *биологического сигнального поля (БСП)*, под которым предложено понимать измененную воздействием организмов среду, ставшую неотъемлемой частью экосистем, пространственной основой популяций и биоценозов, в которой через атмосферу, воду, почву биотопа от одних особей к другим наряду с веществом и энергией, передается также информация, накопление которой увеличивает устойчивость экосистем. В частности, млекопитающие в пределах экосистемы (ландшафта) оставляют следы своей жизнедеятельности на почве, снеговом покрове, деревьях и др., что создает в череде поколений “матрицу стабильных элементов” (систему аттракторов), т.е. объектов, привлекающих внимание животных, организующих их поведение и использование ими ресурсов на данной территории (Ванисова, Никольский, 2012).

На основе концепции БСП и опыта исследований в рамках соответствующей методологии была сформулирована *теория знакового (информационно-знакового) поля* (Мозговой и др., 1998; Мозговой, 2004; Владимирова, Мозговой, 2006). В ее основу «положено исследование механизмов взаимодействия особей со средой своего обитания, прежде всего, восприятие животными динамики биогенных и абиогенных факторов и продуцирование ими ответных адаптивных реакций», и «эта теория обращает внимание не только на непосредственные внутривидовые и межвидовые коммуникации особей, но также на получение животными информации об изменениях в биоценозах, происходящее через объекты и события совместной среды обитания, зачастую – без непосредственных контактов между особями» (Мозговой, 2004, с. 341).

Таким образом, исследование проблем активности адаптирующихся систем имеет важное методологическое значение, позволяет интегрировать данные из различных областей знаний, и, в том числе, в новых, перспективных аспектах рассматривать вопросы онтогенеза и эволюции живых организмов и надорганизменных систем.

Активность биосистемы – это характер и интенсивность ее различных форм взаимодействия с окружающей средой (т.е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и сложнее взаимодействует биосистема с окружающей средой в единицу времени, тем она активнее. Данное понятие в целом совпадает с понятием «борьба за существование».

Аутоценоз (от *auto* – сам, *cenos* – сообщество) – симбиотическая система организменного уровня, интегральное объединение особи-хозяина с его симбионтами про- и эукариотической организации.

Биосистема – система, обладающая свойствами, специфичными для живой природы.

Биосистемология – наука, которая с позиций диалектического материализма и на основе кибернетического подхода изучает вопросы организации, функционирования и эволюции биологических систем разных уровней (субклеточного, клеточного, организменного, популяционного, биоценотического) в группах организмов различного ранга всех царств живой природы, а также принципы строения, функционирования и эволюции экосистем, в том числе и в условиях техногенеза.

Бюджет активности – процентное соотношение времени, которое животное затрачивает на разные виды активности в течение периода наблюдения.

Геосимбиоз – наземная симбиотическая система (экосистемного уровня), метаболически объединяющая растения и микоризные грибы посредством микориз, мицелиальных анастомозов, корневищ паразитических и полупаразитических растений.

Демоценоз – система аутоценозов (симбиотическая система популяционного уровня), развивающаяся эволюционно длительное время в пределах соответствующего ареала.

Микоризон – подземная часть (подсистема) геосимбиоза.

Симгеном – симбиогенная генетическая подсистема аутоценоза, включает не только генотип хозяина и генотипы симбионтов-прокариот, но может косвенно (или в отдельных случаях прямо, например, за счет горизонтального переноса генов) включать и генотипы симбионтов-эукариот; все эти генотипы взаимодействуют между собой и образуют динамичную, функциональную подсистему аутоценоза.

Симбиогеном – временно формируемая, структурно не оформленная система из функционально сопряженных симбиотических генов (*Sym*-генов), контролирующая отношения партнеров по симбиозу: хозяина-макроорганизма и его симбионтов-микроорганизмов.

Симфеном – симбиогенная структурно-функциональная подсистема аутоценоза, объединяющая (интегрирующая) фенотипы хозяина и симбионтов, обуславливающая все его эмерджентные (новые) фенотипические признаки: морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и этологические (Савинов, 2009а).

Специоценоз – система демоценозов (симбиотическая система видового уровня), развивающаяся эволюционно длительное время в пределах соответствующего биома.

Филлосферон – надземная часть (подсистема) геосимбиоза.

Холобионт (holobiont) – симбиогенный суперорганизм, включающий хозяина и его симбиотических микроорганизмов.

Хологеном (hologenome) – совокупность генов организма-хозяина и симбионтов-прокариот у холобионта.

Трофическая активность консументов – количественный показатель, характеризующий скорость накопления ими информации (массы, энергии) за счет потребления специфичных рационов.

Симбиотическая активность – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации (массы, энергии) холобионтами (аутоценозами, демоценозами) при взаимодействии хозяев с симбионтами.

Консортивная активность – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации (массы, энергии) эдификатором при разных типах его взаимодействий (трофических, топических, фабрических, форических) с консортами. Например, частным случаем консортивной активности является энтомофильная активность, которую можно количественно оценивать на основе частот взаимодействия растения с антофильными насекомыми.

Аккумулятивная активность – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации (массы, энергии) холобионтами (аутоценозами, демоценозами) за счет накопления различных веществ (их элементов).

Морфогенетическая активность – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации (массы) холобионтами (аутоценозами, демоценозами) при формировании у них количественных и качественных анатомо-морфологических признаков (фенов) в онтогенезе.

Интегральная активность (Ad) – количественный показатель, характеризующий скорость накопления информации консументом за счет совокупности различных форм активности (трофической, симбиотической, аккумулятивной и др.).

Вопросы к Главе 1

1. Дайте определение понятия «система».
2. Какие объекты относятся к биосистемам?
3. Опишите схему контура регулирования биосистемы организменного уровня.
4. Каковы основные направления исторического развития адаптирующихся систем?
5. Дайте определение понятиям «аутоценоз» и «холобионт».
6. К какому уровню организации относятся «демоценозы»?
7. Как организован и функционирует геосимбиоз?
8. Дайте определение понятия активность биосистемы.
9. Как можно количественно оценить активность биосистем?
10. Как связаны жизнеспособность и активность биосистем?

Вопросы к Главе 2

1. Дайте характеристику ценотипического подхода к оценке активности растительных систем.
2. Каковы особенности фитогенно-полевого подхода к оценке активности растительных систем в отечественной и зарубежной практике?
3. Дайте характеристику статусного подхода к оценке активности растительных систем.
4. Дайте характеристику эргонтического подхода к оценке активности растительных систем.
5. Сопоставьте существующие подходы к оцениванию активности растений и растительных систем.

Вопросы к Главе 3

1. Дайте характеристику этологического подхода к оценке активности животных.
2. Что представляет собой суточный ритм активности животного?
3. Что понимается под формой активности животных?
4. Как определяется бюджет активности животного?
5. Что считается единицей внегнездовой активности муравьев?
6. Что такое активный дрифт беспозвоночных и каковы его единицы учета?
7. Какой метод может быть использован для выявления скрытых колебаний активности мелких млекопитающих?
8. Дайте определение понятия биологического сигнального поля животных.
9. Кем предложена теория знакового (информационно-знакового) поля животных и какова ее суть?
10. Существует ли связь активности видов животных и их филогенетического положения?

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. – СПб.: Наука, 2013. – 343 с.
- Бабич Н.А., Ушакова С.Н. Активность видов сегетальной флоры питомников южнотаежной подзоны Вологодской области // Вестн. Северн. (Арктич.) федеральн. ун-та. Сер. Естественные науки. – 2012. – Вып. 2. – С. 5–10.
- Балашов Е.П. Эволюционный синтез систем. – М.: Радио и связь, 1985. – 328 с.
- Баят Ф., Мирлохи А., Ходамбаши М. Влияние эндофитного гриба на некоторые механизмы засухоустойчивости овсяницы высокорослой в условиях гидропонной культуры // Физиол. раст. – 2009. – Т. 56. – № 4. – С. 563–570.
- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. – 2011. – №3. – С.176–183.
- Белов П.Т. Философия выдающихся русских естествоиспытателей второй половины XIX – начала XX в. – М.: Мысль, 1970. – 488 с.
- Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. – М.: Медицина, 1966. – 349 с.
- Безр С.А. Роль фактора патогенности паразитов в эволюции органического мира // Успехи общ. паразитологии. – М.: Наука, 2004. – С. 65–80.
- Безр С.А. Биология возбудителя описторхоза. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 336 с.
- Биологическое сигнальное поле млекопитающих. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. – 323 с.
- Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 831 с.
- Благовещенская Е.Ю., Дьяков Ю.Т. Эндофитные грибы злаков // Микол. и фитопатол. – 2005. – Т. 39. – Вып. 3. – С. 1–15.
- Богатов В.В., Федоровский А.С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. – Владивосток: Дальнаука, 2017. – 384 с.
- Богданов А.А. Тектология. Всеобщая организационная наука. – М.: Экономика, 1989. Кн. 1. – 304 с.; Кн. 2. – 351 с.
- Быков Б.А. Геоботанический словарь. – Алма-Ата: Наука, 1973. – 216 с.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 6. – С. 403–417.
- Винер Н. Кибернетика, или управление и связь у животных и машин. – М.: Советское радио, 1958. – 215 с.

- Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Проблемы моделирования поведения млекопитающих в знаковом поле (на примере лисицы и куньих) // Вестн. Самарск. гос. ун-та. Естественнонаучная серия. – 2006. – № 7 (47). – С. 19–30.
- Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке // Экология. – 2016. – № 5. – С. 323–334.
- Гельднер К. Кибернетика и ее будущее. – М.: Радио и связь, 1983. – 97 с.
- Горелов А.М. Фитогенное поле и его структура // Вестн. МГОУ. – 2013. – № 1. – С. 1–10.
- Гринин Л.Е., Марков А.В., Коротаев А.В. Макроэволюция в живой природе и обществе. – М.: URSS/ЛКИ, 2008. – 247 с.
- Гринин Л.Е., Коротаев А.В. Социальная макроэволюция. Генезис и трансформации Мир-Системы. – М.: URSS/ЛИБРОКОМ, 2009. – 566 с.
- Гринченко С.Н. Теории биологической эволюции и кибернетика: новый синтез // Эволюция: дискуссионные аспекты глобальных эволюционных процессов. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2011. – С. 81–102.
- Дарвин Ч. Соч. Т. 3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 831 с.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. – М.-Л.: ОГИЗ-СЕЛЬХОЗГИЗ, 1941. – 619 с.
- Двинская К.Е. Единство активности и реактивности как выражение противоречивости живых систем // Проблемы диалектики. Вып. 3. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. – С. 78–83.
- Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. – Кишинев: Изд-во МСЭ, 1989. – 406 с.
- Дидух Я.П. Проблемы активности видов растений // Бот. журн. – 1982. – Т. 67. – № 7. – С. 925–935.
- Дмитриева А.С., Ивницкий С.Б., Марков А.В. Адаптация *Drosophila melanogaster* к неблагоприятному кормовому субстрату сопровождается расширением трофической ниши // Журн. общ. биологии. – 2016. – Т. 77. – № 4. – С. 249–261.
- Дуля О.В. Фитогенное поле дерева в условиях химического загрязнения // Экология в меняющемся мире. – Екатеринбург: Академкнига, 2006. – С. 53–62.
- Дьяков Ю.Т. Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование // Журн. общ. биологии. – 2008. – Т. 69. – № 1. – С. 10–18.
- Емельянов И.Г. Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи соврем. биологии. – 1994. – Т. 114. – Вып. 3. – С. 304–318.
- Ердаков Л.Н. Популяционные различия в ритмах активности полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) // Экология. – 1982. – № 1. – С. 77–79.
- Ердаков Л.Н. Спектр ритмов активности, как показатель таксономических и экологических различий // Журн. общ. биологии. – 1984. – Т. 45. – № 2. – С. 301–306.

- Ердаков Л.Н. Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах. – London: Lambert Acad. Publ., 2011. – 152 с.
- Ердаков Л.Н., Путилов А.А., Тарновский А.В. Свободотекущие ритмы активности трех видов грызунов // Экология. 1981. № 5. С. 71–77.
- Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Изв. Самарского науч. центра РАН. – 2012. – Т. 14. – № 1(6). – С. 1462–1465.
- Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестн. СПбГУ. – 2012. – Сер. 3. – Вып. 2. – С. 3–12.
- Заика В.Е. Симбиоз водных животных с водорослями. – Киев: Наук. думка, 1991. – 144 с.
- Захаров А.А., Горюнов Д.Н. Общие методы полевых экологических исследований // Муравьи и защита леса. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2009. – С. 247–256.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. Фенологические аспекты мониторинга муравейников *Formica s. str.* // Муравьи и защита леса. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2022. – С. 86–110.
- Заяц Р.Г., Рачковская И.В., Карпов И.А., 2002. Основы общей и медицинской паразитологии. – Ростов н/Д: Феникс. – 224 с.
- Зеленов Л.А. Диалектический метод // Философия и общество. – 2007. – № 1 (45). – С. 5–13.
- Зусмановский А.Г. Эволюция с точки зрения физиолога. – Ульяновск: УлГСХА, 2007. – 394 с.
- Кардашева А.С. Философский анализ проблемы биологической активности // Вопр. философии. – 1966. – № 8. – С. 23–33.
- Катенин А.Е. Геоботанические исследования на Чукотке // Бот. журн. – 1974. – Т. 59. – № 11. – С. 1583–1595.
- Коновалова И.С., Бабич Н.А., Марич С.Н. Фитоценотическая значимость сорных растений лесных питомников // Известия вузов. Лесной журн. – 2014. – № 1. – С. 37–43.
- Иорданский Н.Н. Организмы, виды и эволюция. – М.: ЛИБРОКОМ, 2011. – 176 с.
- Камшилов М.М. Организованность и эволюция // Журн. общ. биологии. – 1970. – Т. 31. – № 2. – С. 157–178.
- Камшилов М.М. Фенотип и генотип в эволюции // Проблемы эволюции. – Т. 2. Новосибирск: Наука, 1972. – С. 28–44.
- Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – 118 с.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 140 с.
- Краткий словарь по философии. – М.: Политиздат, 1979. – 414 с.

- Краткий философский словарь. – М.: ТК Велби, Изд-во «Проспект», 2004. – 496 с.
- Крестьянский В.И. К анализу понятия активности материальных систем // Вопр. философии. – 1969. – № 10. – С. 54–63.
- Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов // Бот. журн. – 2016. – Т. 101. – № 4. – С. 358–376.
- Ляхова Л.Н. Отражение и активность материи. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1979. – 177 с.
- Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. – 1973. – Т. 58. – № 11. – С. 1581–1588.
- Марков А.В. О статье С.Н. Гринченко «Теории биологической эволюции и кибернетика: новый синтез» // Эволюция: дискуссионные аспекты глобальных эволюционных процессов. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2011. – С. 103–112.
- Махров А. А. Снижение эволюционной пластичности в результате филогенетической иммобилизации и его экологическое значение // Сиб. экол. журнал. – 2019. – Т. 26. – № 5. – С. 491–505.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Артамонова В.С. Экологические причины и следствия возникновения таксонов с пониженным адаптивным потенциалом (на примере пресноводных жемчужниц, *Margaritifera*) // Тр. Карел. науч. центра РАН. – 2016. – № 12. – С. 68–82.
- Машкин В. И. Методы изучения охотничьих и охраняемых животных в полевых условиях. – СПб.: Лань, 2013. – 432 с.
- Медведев С.С. Физиология растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. – 336с.
- Мейен С.В. О соотношении номогенетических и тихогенетических факторов в эволюции // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. / отв.ред. И.А. Игнатьев. – М.: ГЕОС, 2007. – 348 с.
- Минвалиев С.В., Павлова О.В. Ценотическая активность многолетних трав в условиях Приморского края // Вестн. Алтайского ГАУ. 2015. № 9 (131). С. 26–30.
- Мозговой Д.П. Установки, предпосылки и перспективы теории информационно-знакового поля млекопитающих // Изв. Самарск. научн. центра РАН. – 2004. – Т. 6. – № 2. – С. 341–349.
- Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д. Информационные поля и поведение млекопитающих: Учебное пособие. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 1998. – 92 с.
- Налимова Н.В. Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких видов растений ГПЗ «Присурский»: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2003. – 23 с.
- Налимова Н.В. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. – С. 118–123.

- Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. – 1973. – Т. 34. – № 6. – С. 808–817.
- Никитин Ю.Д., Савинов А.Б. Фенотипическая изменчивость растений как проявление их активности в биоценозах: биоиндикационный и микроэволюционный аспекты // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи. – Череповец: Череповецкий гос. ун-т. Кн. 1. 2017. – С. 92–97.
- Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Оловников А.М. Биологическая эволюция на основе неслучайной изменчивости, регулируемой организмом // Биохимия. – 2009. – Т. 74. – Вып. 12. – С. 1722–1728.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973. – 227 с.
- Оприлов В.А., Пятыхин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектрогенез у высших растений. – М.: Наука, 1991. – 216 с.
- Павлова Н. С., Аникин В. В. Особенности питания и суточной активности муравьев рода *Formica* (Insecta, Hymenoptera) в лесостепных биотопах Саратовской области // Поволжский экол. журн. – 2018. – № 2. – С. 242–248.
- Панкова Н.Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника / Тр. Окского гос. прир. биосф. заповедника. Вып. 31. – Рязань: НП «Голос губернии», 2014. – 166 с.
- Полевой В.В. Физиология растений. – М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.
- Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. – 2001. – Т. 48. – № 4. – С. 631–643.
- Полынова Г.В., Бажинова А.В. Учет особенностей активности при оценке численности популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus*) // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91. – № 11. – С. 1411–1414.
- Проворов Н.А., 2009. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журн. общ. биологии. – Т. 70. – № 1. – С. 10–34.
- Проворов Н.А. Симбиозы прокариот и эукариот: от взаимодействия генов к объединению геномов // Biomcs. – 2022. – Т. 14(3). – С. 248–257.
- Проворов Н.А., Долгих Е.А. Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза // Журн. общ. биологии. – 2006. – Т. 67. – № 6. – С. 403–422.
- Проворов Н.А., Тихонович И.А. Надвидовые генетические системы // Журн. общ. биологии. – 2014. – Т. 75. – № 4. – С. 247–260.
- Проворов Н.А., Тихонович И.А. Симбиогенетика и симбиогенез: молекулярные и экологические основы интегративной эволюции // Генетика. – 2023. – Т. 59. – № 2. – С. 135–146.
- Проворов Н.А., Штарк О.Ю. Направленная эволюция грибов и растений в симбиотических системах // Микология и фитопатология. – 2014. – Т. 48. – Вып. 3. – С. 151–160.

- Протасов А.А. Структура, эволюция биосферы и возможные пути ноосферогенеза // Журн. Сибирск. федеральн. ун-та. Сер.: Биология. – 2016. – Т. 9. – № 3. – С. 256–290.
- Пятыгин С.С. Электрогенез клеток растений в условиях стресса // Успехи соврем. биол. – 2003. – Т. 123. – № 6. – С. 552–562.
- Раилкин А.И. Законы биологической активности и математизация биологии. – СПб.: Культинформпресс, 2019. – 304 с.
- Раилкин А.И. Активность физических, химических, биологических и социальных систем (размышления биолога). – СПб.: НИЦ АРТ, 2021. – 163 с.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
- Работнов Т.А. О типах стратегий растений // Экология. – 1985. – № 3. – С. 3–12.
- Русина Л.Ю. Принципы организации популяции ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae) // Зоол. журн. – 2015. – Т. 94. – № 10. – С. 1226–1240.
- Рыженко О.В. Ценотическая активность многолетних трав на второй год жизни в зависимости от нормы азотных удобрений в условиях Приморского края // Вестн. КрасГАУ. – 2012. – Вып. 8. – С. 48–51.
- Савинов А.Б. К вопросу об адаптивных и инадаптивных признаках // Наземные и водные экосистемы. – Горький: Изд-во ГГУ, 1988а. – С. 88–90.
- Савинов А.Б. К развитию теории адаптациогенеза // Проблемы макроэволюции. – М.: Наука, 1988б. – С. 153–154.
- Савинов А.Б. Системно-кибернетический подход к объектам биосферы как методологическая основа преподавания экологии и экологических исследований // Экологическое образование и воспитание в Нижегородской области на рубеже веков. Матер. V научн.-практич. конф. – Н. Новгород, 1999. – С. 108–109.
- Савинов А.Б. Методология системно-кибернетического подхода в экологическом мониторинге // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Ч. 4. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. – С. 342–366.
- Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 181–196.
- Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с.
- Савинов А.Б. Проблема новой эволюционной парадигмы (философский, системный и общебиологический аспекты) // XXI Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: УлГПУ, 2007а. – С. 60–72.

- Савинов А.Б. Феномен облигатности симбиоза: организм и популяция в свете новой парадигмы // Матер. IV Всерос. шк. по теор. и морск. паразитологии. – Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2007б. – С. 186–188.
- Савинов А.Б. Интегративная теория эволюции (к 35-летию выхода статьи А.А. Любищева «О постулатах современного селектогенеза») // XXII Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции. Т. 1. – Ульяновск: УлГПУ, 2008. – С. 107–116.
- Савинов А.Б. Развитие интегративной (симбиотической) теории эволюции (к знаменательным датам жизни и творчества Ламарка и Дарвина) // XXIII Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: УлГПУ, 2009а. – С. 113–124.
- Савинов А.Б. Материалистический эволюционизм и религия: вечная проблема сосуществования // Эволюция: космическая, биологическая, социальная. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2009б. – С. 129–153.
- Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. – 2011а. – № 3. – С. 163–169.
- Савинов А.Б. Симбиотическая парадигма как основа современной биологии и теории развития жизни. Некоторые методологические следствия // XXV Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: Изд-во УлГПУ, 2011б. – С. 76–84.
- Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 284–301.
- Савинов А.Б. Естественнонаучные основы коэволюционной стратегии национального и глобального развития // XXVII Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2013а. – С. 52–60.
- Савинов А.Б. На пути к философии и стратегии глобального развития: проблемы и постулаты // Биокосмология. – 2013б. – Т. 3. – № 1. – С. 147–165.
- Савинов А.Б. Симбиогенез как фактор организации и развития экосистем // XXVIII Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2014а. – С. 42–50.
- Савинов А.Б. Паразитизм как фактор организации и развития экосистем // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. 48: Систематика и экология паразитов. – М.: КМК, 2014б. – С. 273–276.
- Савинов А.Б. Универсальный эволюционизм как основа стратегий национального и глобального развития // Эволюция: мегаистория и глобальная эволюция. Вып. 7. – Волгоград: Учитель, 2015а. – С. 142–158.
- Савинов А.Б. Активность материальных систем, ее информационно-эволюционная роль, количественная и качественная оценка // XXIX

- Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2015б. – С. 104–111.
- Савинов А.Б. Активность растений как фактор их эволюции в древней и современной биосфере // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «Lethaea rossica». – № 2. – 2015в. – С. 155–160.
- Савинов А.Б. Эволюционная теория активности систем // XXX Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2016а. – С. 44–51.
- Савинов А.Б. Теория активности систем и познание эволюции глобальных процессов // Эволюция: срез, правила, прогнозы. Вып. 8. – Волгоград: Учитель, 2016б. – С. 162–180.
- Савинов А.Б. Активность живых организмов как фактор их онтогенеза и эволюции // XXXI Любичевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. – Ульяновск: УлГПУ, 2017а. – С. 66–73.
- Савинов А.Б. Грибы как фактор симбиотической организации наземных экосистем // Современная микология в России. Т. 6. Вып. 4. Экология грибов. – М.: Нац. акад. микол., 2017б. – С. 252–255.
- Савинов А.Б. Специфика активности организмов в популяциях и ее влияние на внутривидовую дифференциацию // Современные проблемы биологической эволюции. – М.: ГДМ, 2017в. – С. 597–600.
- Савинов А.Б., Ерофеева Е.А., Никитин Ю.Д. Морфологическая изменчивость и биохимические показатели листьев в ценопопуляциях *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae, Apiales) при разных уровнях загрязнения почв тяжелыми металлами // Поволж. экол. журн. – 2018. – № 3. – С. 315–326.
- Савинов А.Б. Мониторинг фитоценозов на основе методов оценки активности растений в рамках концепции фитогенного поля // Экологический мониторинг. Ч. 10. – Н.Новгород: ННГУ, 2019. – С. 66–78.
- Савинов А.Б. Анализ активности некоторых видов карповых рыб в эволюционном аспекте // Приоритетные направления развития науки и образования. – Пенза: Наука и Просвещение, 2021. – С. 23–28.
- Савинов А.Б. Адаптивная радиация как следствие специфики активности организмов: отражение в филогении // Современные проблемы биологической эволюции. – М.: ГДМ, 2022а. – С. 346–348.
- Савинов А.Б. Анализ и критика понятийных аналогий в технике и живой природе // Мировоззренческая парадигма в философии: человек и общество в техногенной среде. – Н.Новгород: ННГАСУ, 2022б. – С. 6–14.
- Савинов А.Б., Заводчиков Н.Р. Оценка активности некоторых видов дневных хищных птиц в эволюционном аспекте // Фундаментальная и прикладная наука. – Пенза: Наука и Просвещение, 2024. – С. 15–19.
- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. Фенотипическая изменчивость как проявление активности растений в сообществах (на примере урбоценозов) // XXX Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2016. – С. 104–110.

- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах // Принципы экологии. 2017а. – Т. 6. – № 3. – С. 20–39.
- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. Методы мониторинга ценотической активности растений // Экологический мониторинг. Ч. 9. – Н. Новгород: ННГУ, 2017б. – С. 20–35.
- Савинов А.Б., Частухина Ю.В. Анализ активности некоторых видов сиговых рыб рода *Coregonus* в эволюционном аспекте // Актуальные научные исследования. – Пенза: Наука и Просвещение, 2021. – С. 9–13.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.
- Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск: Изд-во Омского ГПУ, 2000. – 196 с.
- Смашевский Н.Д. Экология фотосинтеза // Астраханск. вестн. экол. образования. – 2014. – № 2 (28). – С.165–180.
- Смирнова О.В. Роль популяционной парадигмы в познании экосистемных процессов // Вестн. Удмурт. ун-та. – 2009. – № 6-1. – С. 80–86.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Усп. соврем. биол. – 2008. – Т. 128. – № 2. – С. 129–144.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А., Луговая Д.Л., Алейников А.А. Популяционная парадигма в экологии и экосистемные процессы // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2011. – Т. 116. – № 4. – С. 41–47.
- Снакин В.В. Экология и охрана природы. Словарь-справочник / Под ред. А.Л. Яншина. – М.: Academia, 2000. – 384 с.
- Сопрунов Ф.Ф. Молекулярные основы паразитизма. – М.: Наука, 1987. – 224 с.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2009. – 210 с.
- Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х., Ипатов В.С. Оценка влияния древостоя на развитие кроны дерева // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. – Сер. 3. Биология. – 2010. – № 1. – С. 15–21.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т.1. – М.-Л.: Наука, 1965. – С. 251–254.
- Украинцев Б.С. Самоуправляемые системы и причинность. – М.: Мысль, 1972. – 254 с.
- Федорович Е.Ю. Изучение поведения животных в ситуациях новизны // Вестн. МГУ. Сер. 14. Психология. – 2011. – № 1. – С. 112–123.
- Федотов Г.Н., Федотова М.Ф., Шалаев В.С., Батырев Ю.П. Биологическая активность гумусовых веществ и их влияние на свойства семян // Лесной вестник. – 2017. – Т. 21. – № 2. – С. 26–36.
- Федотов Г.Н., Шоба С.А., Горепекин И.В. Аллелотоксичность почв и способы уменьшения ее негативного влияния на начальную стадию развития растений // Почвоведение. – 2020. – № 8. – С. 1007–1015.

- Фукс-Киттовский К. Проблемы детерминизма и кибернетики в молекулярной биологии: факты и гипотезы о соотношении между автоматами и живым организмом. – М.: Прогресс, 1980. – 375 с.
- Фурман А.Е. Диалектическая концепция развития в современной биологии. – М.: Высш. школа, 1974. – 272 с.
- Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. – М.: Т-во научн. изданий КМК, 2006. – 712 с.
- Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. – 726 с.
- Чепинога В.В., Росбах С.А. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природные ресурсы. – 2008. – № 1. – С. 97–104.
- Чумаков А.Н. Философия как индикатор культурно-цивилизационного развития общества // Гуманитарные науки. – 2011. – № 1. – С. 18–23.
- Чумаков А.Н. Глобальный мир: проблема управления // Универсальная и глобальная история (эволюция Вселенной, Земли, жизни и общества). – Волгоград: Учитель, 2012. – С. 543–554.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В., Слемнев Н.Н. Направления эволюции генома покрытосеменных // Цитология. – 2011. – Т. 53. – № 4. – С. 295–312.
- Эпштейн В.М. Количественная оценка степени совершенства организации // Вестн. зоологии. – 1984. – № 2. – С. 3–7.
- Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. – М.-Л.: Наука, 1966. – 95 с.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. – Л.: Наука, 1968. – 235 с.
- Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т. 87. – Вып. 4. – С. 3–22.
- Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. – М.: Высш. шк., 1996. – 255 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
- Berger U., Hildenbrandt H. A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics: spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees // Ecol. Model. 2000. – V. 132. – № 3. – P. 287–302.
- Brooks A.W., Kohl K.D., Brucker R.M., van Opstal E.J., Bordenstein S.R. Phyllosymbiosis: Relationships and functional effects of microbial communities across host evolutionary history // PLoS Biol. – 2016. – № 14(11). – P. 1–29.
- Castro-Delgado A., Elizondo-Mesén S., Valladares-Cruz Y., Rivera-Méndez W. Wood Wide Web: communication through the mycorrhizal network // Tecnología en Marcha. – 2020. – Vol. 33-4. – P. 114–125.

- Christiansen F., Rasmussen M., Lusseau D. Inferring activity budgets in wild animals to estimate the consequences of disturbances // *Behav. Ecol.* – 2013. – V. 24. – № 6. – P. 1415–1425.
- Del Pozo Cruz B., Ahmadi M.N., Lee I.M., Stamatakis E. Prospective associations of daily step counts and intensity with cancer and cardiovascular disease incidence and mortality and all-cause mortality // *JAMA Intern. Med.* – 2022. – V. 182(11). – P. 1139–1148.
- Gilbert S.F. Symbiosis as the way of eukaryotic life: the dependent co-origination of the body // *J. Bioscie.* – 2014. – T. 39. – № 2. – C. 201–209.
- Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature.* – 1974. – V. 250. – P. 26–31.
- Grime J.P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. – Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. – 240 p.
- Figueiredo A.F., Boy J., Guggenberger G. Common mycorrhizae network: a review of the theories and mechanisms behind underground interactions // *Front. Fungal Biol.* – 2021. – V. 2. – P. 1–13.
- Lim S.J., Bordenstein S.R. An introduction to phyllosymbiosis // *Proc. R. Soc. B.* – 2020. V. 287. – № 1922. – P. 1–10.
- McDermott J.M., McDonald B.A. Gene flow in plant pathosystems // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 1993. – V. 31. – P. 353–373.
- Mou P., Mitchell R. J., Jones R. H. Ecological field theory model: a mechanistic approach to simulate plant interactions in south-eastern forest ecosystems // *Can. J. For. Res.* – 1993. – V. 23. – № 10. – P. 2180–2193.
- Rees P.A. Studying captive animals. A workbook of methods in behaviour, welfare and ecology. – Chichester: John Wiley & Sons, 2015. – 301 p.
- Rosenberg E., Sharon G., Zilber-Rosenberg I. The hologenome theory of evolution contains Lamarckian aspects within a Darwinian framework // *Environ. Microbiol.* – 2009. – V. 11. – № 12. – P. 2959–2962.
- Rosenberg E., Zilber-Rosenberg I. The hologenome concept of evolution after 10 years // *Microbiome.* – 2018. – V. 6. – № 78. – P. 1–14.
- Rosenberg E., Zilber-Rosenberg I. The hologenome concept of evolution: do mothers matter most? // *BJOG.* – 2020. – T. 127. – № 2. – C. 129–137.
- Ross J.J., Reid J.B. Evolution of growth-promoting plant hormones // *Funct. Plant Biol.* – 2010. – V. 37. – № 9. – P. 795–805.
- Salvucci E. Microbiome, holobiont and the net of life // *Critic. Rev. Microbiol.* – 2016. – T. 42. – № 3. – C. 485–494.
- Salvucci E. The human-microbiome superorganism and its modulation to restore health // *Int. J. Food Scie. Nutr.* – 2019. – T. 70. – № 7. – C. 781–795.
- Savinov A.B. Autocenosis and democenosis as individual- and population-level ecological categories in terms of symbiogenesis and systems approach // *Rus. J. Ecol.* – 2011. – V. 42. – № 3. – P. 179–185.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics // *Ecol. Model.* – 2012. – V. 231. – P. 87–100.

- Simard S.W., Durall D.M. Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance // *Can. J. Bot.* – 2004. – V. 82. – P. 1140–1165.
- Simard S.W., Beiler K.J., Bingham M.A., Deslippe J.R., Philip L.J., Teste F.P. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling // *Fungal Biol. Rev.* – 2012. – V. 26. – P. 39–60.
- Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. – Oxford: Elsevier, 2008. – 804p.
- Stepanova I., Andreychev A., Kulakhmetov R., Lobachev E. Commensals of underground mammals: european mole (*Talpa europaea*, Eulipotyphla, Talpidae) and the greater mole-rat (*Spalax microphthalmus*, Rodentia, Spalacidae) // *Biodiversitas.* – 2021. – V. 22. – № 10. – C. 4665–4670.
- Theis K.R., Schmidt T.M., Holekamp K.E. Evidence for a bacterial mechanism for group-specific social odors among hyenas // *Sci. Rep.* – 2012. – V. 2. – P. 1–8.
- Voss J.D., Leon J.C., Dhurandhar N.V., Robb F.T. Pawnobiome: manipulation of the hologenome within one host generation and beyond // *Front. Microbiol.* – 2015. – V. 6. P. 1–5.
- Walker J., Sharpe P.J.H., Penridge L.K., Wu H. Ecological field theory: the concept and field tests // *Vegetatio.* – 1989. – V. 83. – № 1/2. – P. 81–95.
- Wan Y.X., Kapoor R., da Silva F.S.B. et al. Elucidating the mechanism regarding enhanced tolerance in plants to abiotic stress by *Serendipita indica* // *Plant Growth Regul.* 2024. V. 102. № 1. P. 1–12.
- Wu H., Sharpe P.J.H., Walker J., Penridge L.K. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants // *Ecol. Model.* – 1985. – V. 29. – № 1–4. – P. 215–243.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2008. – V. 32. – P. 723–735.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Microbial-driven genetic variation in holobionts // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2021. – 45(6). – P. 1–15.

Александр Борисович **Савинов**

АКТИВНОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ
БИОСИСТЕМ

Учебное пособие

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
Национальный исследовательский
«Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»
603022, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23.

Подписано в печать 27.03.2024 г. Формат 60×84 1/16.
Бумага офсетная. Печать цифровая. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. 6,16. Заказ 652. Тираж 50.



Александр Борисович Савинов

кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Преподаваемые дисциплины: «Теория эволюции», «Почвоведение», «Прикладная экология», «Учение о биосфере», «Концепции современного естествознания».

Автор более 150 научных работ в различных областях биологии и философии науки (эволюционной морфологии и анатомии насекомых, фенотипической изменчивости животных и растений, биоиндикации и биомониторинга наземных экосистем, экологии человека, симбиогенеза, теории эволюции и биосистем, философских проблем естествознания).