

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН  
Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН  
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН  
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова  
Кафедра высшей нервной деятельности МГУ им. М. В. Ломоносова  
Государственный Дарвиновский музей

**Материалы**  
**III Международной конференции**  
**«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ**  
**БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ»**

**к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова**  
**и 110-летию со дня основания Государственного**  
**Дарвиновского музея**

16–20 октября 2017 года

Москва  
2017

ББК 28.02  
С 568  
УДК 575.85

**С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы  
III Международной конференции, к 130-летию со дня рожде-  
ния Н. И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государствен-  
ного Дарвиновского музея. 16–20 октября 2017, г. Москва. — М. :  
ГДМ, 2017. — 620 с.**

ББК 28.02

Составители: *Рубцов А. С., Кубасова Т. С.*  
Редакторы: *Трегуб Н. И., Кабанова Т. С.*  
Компьютерная верстка: *Цветков В. Э.*

ISBN 978-5-902515-70-8



© Государственный Дарвиновский музей, 2017

## **ОРГКОМИТЕТ:**

**Дгебуадзе Юрий Юлианович**

д.б.н., профессор, академик РАН, зав. лаб. ИПЭЭ РАН

**Марков Александр Владимирович**

д.б.н., зав. каф. Биофак МГУ

**Северцов Алексей Сергеевич**

д.б.н., профессор. Биофак МГУ

**Захаров-Гезехус Илья Артемьевич**

д.б.н., чл.корр. РАН, ИОГен РАН

**Мина Михаил Валентинович**

д.б.н. ИБР РАН

**Клюкина Анна Иосифовна**

д.пед.н., директор ГДМ

**Феоктистова Наталья Юрьевна**

д.б.н., ученый секретарь ИПЭЭ РАН

**Кубасова Татьяна Сергеевна**

к.б.н., зам. по НИР ГДМ

**Рубцов Александр Сергеевич**

к.б.н., зав. отд. ГДМ

## РУКОВОДИТЕЛИ СЕКЦИЙ:

Вид и видообразование	<b>Мина Михаил Валентинович</b> д.б.н. ИБР РАН <b>Феоктистова Наталья Юрьевна</b> д.б.н. ИПЭЭ РАН
Внутривидовая дифференциация и адаптация	<b>Северцов Алексей Сергеевич</b> д.б.н., проф. Биофак МГУ <b>Банникова Анна Андреевна</b> к.б.н., в.н.с. Биофак МГУ
История эволюционных исследований	<b>Колчинский Эдуард Израилевич</b> д.б.н., СПб. фил. ИИЕТ
Эволюционная генетика	<b>Орлов Виктор Николаевич</b> д.б.н. ИПЭЭ РАН <b>Политов Дмитрий Владиславович</b> д.б.н. ИОГен РАН
Эволюционная морфология и палеонтология	<b>Марков Александр Владимирович</b> д.б.н., зав. каф. Биофак МГУ <b>Кузнецов Александр Николаевич</b> д.б.н., Зоологический музей МГУ
Эволюция онтогенеза	<b>Краус Юлия Александровна</b> к.б.н., в.н.с. Биофак МГУ <b>Смирнов Сергей Васильевич</b> д.б.н., зав. лаб. ИПЭЭ РАН
Эволюция поведения	<b>Зорина Зоя Александровна</b> д.б.н., зав. каф. Биофак МГУ <b>Смирнова Анна Анатольевна</b> к.б.н., в.н.с. Биофак МГУ

Эволюция сообществ,  
эволюционная  
биогеография

**Журавлев Андрей Юрьевич**  
д.б.н., проф. Биофак МГУ

**Наймарк Елена Борисовна**  
д.б.н., в.н.с., ПИН

Популяризация науки  
и музейное дело

**Кубасова Татьяна Сергеевна**  
к.б.н., зам. по НИР ГДМ

## КРУГЛЫЕ СТОЛЫ:

К 130-летию  
Н.И. Вавилова

**Колчинский Эдуард Израилевич**  
д.б.н., СПб. фил. ИИЕТ

**Захаров-Гезехус Илья Артемьевич**  
чл.корр. РАН, ИОГен

Экспериментальная  
эволюция

**Дубовский Иван Михайлович**  
д.б.н., зав. лаб. ИСиЭЖ СО РАН

**Крюков Вадим Юрьевич**  
д.б.н., зав. лаб. ИСиЭЖ СО РАН

Обыкновенная  
бурозубка в фокусе  
хромосомной  
эволюции

**Булатова Нина Шамильевна**  
к.б.н., с.н.с., доц. ИПЭЭ РАН

**Шефтель Борис Ильич**  
к.б.н., с.н.с. ИПЭЭ РАН

Теоретические аспекты  
эволюционной  
биологии

**Рубцов Александр Сергеевич**  
к.б.н., зав. отд. ГДМ

## СОДЕРЖАНИЕ

### Пленарные доклады

<i>Searle J. B.</i> <b>Shrews, chromosomes and speciation</b> .....	33
<i>Евтуев А. А.</i> <b>Адаптивная изменчивость лицевого черепа человека на территории Северной Евразии</b> .....	34
<i>Животовский Л. А.</i> <b>Популяционная структура вида: эколого-генетический подход</b> .....	37
<i>Журавлев А. Ю.</i> <b>Бескислородная среда и ранняя эволюция Metazoa</b> .....	40
<i>Зеленков Н. В.</i> <b>История становления морфотипа современных веерохвостых птиц (Ornithurae)</b> .....	41
<i>Зорина З. А., Мандрико Е. В.</i> <b>Сравнительный анализ орудийных действий приматов и птиц</b> .....	43
<i>Инге-Вечтомов С. Г.</i> <b>Матричный принцип и теория эволюции</b> .....	46
<i>Колчинский Э. И.</i> <b>Научное наследие Н.И. Вавилова в пространстве современных историко-научных дискуссий</b> .....	46
<i>Мина М. В.</i> <b>Динамика морфотипического разнообразия пресноводных рыб. Причины и следствия, проблемы и перспективы</b> .....	50
<i>Северцов А. С.</i> <b>Групповые адаптации и групповой отбор</b> .....	53
<i>Синюшин А. А.</i> <b>Размер имеет значение: связь размера структуры с её стабильностью в морфогенезе растений</b> .....	54

Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н., Новиковская А. А.

<b>Фрагментарность поведенческих стереотипов как возможная основа распределенного социального обучения в популяциях и сообществах .....</b>	<b>57</b>
---	-----------

## Секция «ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ»

### Устные доклады

Баскевич М. И., Потапов С. Г., Богданов А. С.,

Окулова Н. М., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф.

<b>Виды-двойники млекопитающих: диагностика, изменчивость, происхождение, механизмы сосуществования, роль в изучении проблем вида и видообразования (на примере грызунов Восточной Европы и Кавказа) .....</b>	<b>61</b>
--	-----------

Васильев А. Г., Васильева И. А.

<b>Эволюционная синэкология, концепция морфониши и симпатрическое видообразование .....</b>	<b>64</b>
---	-----------

Васильев В. П., Васильева Е. Д.

<b>Эволюционная экология клонально-бисексуальных комплексов рыб рода <i>Cobitis</i> (Cobitidae, Cypriniformes) .....</b>	<b>67</b>
--	-----------

Гребельный С. Д.

<b>Неклональная передача митохондриальной ДНК .....</b>	<b>70</b>
---	-----------

Ивницкий С. Б., Малеева Ю. В.

<b>Кровососущие комары комплекса <i>Culex pipiens</i>: эволюция и видообразование .....</b>	<b>73</b>
---	-----------

Капитанова Д. В., Шкиль Ф. Н., Лазебный О. Е., Смирнов С. В.

<b>Генетические и онтогенетические аспекты морфологического разнообразия крупных африканских усачей р. <i>Labeobarbus</i> (=<i>Barbus</i>) (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана, Эфиопия .....</b>	<b>76</b>
--	-----------

Костин Д. С., Брыля И., Лавренченко Л. А.

<b>Эволюция в горных тропиках как сочетание дивергентных и ретикулярных процессов на примере узкоголовых крыс рода <i>Stenoccephalemys</i> .....</b>	<b>78</b>
--	-----------

<i>Лавренченко Л. А.</i>	
<b>Ускоренная морфологическая эволюция при адаптивной радиации млекопитающих — эндемиков Эфиопского нагорья .....</b>	<b>80</b>
<i>Махров А. А.</i>	
<b>Суженный фенотип: иммобилизация (рутинизация), её причины и последствия .....</b>	<b>83</b>
<i>Михайлов К. Е.</i>	
<b>Сложность дивергенции и проблема вида у птиц .....</b>	<b>86</b>
<i>Мюге Н. С., Тереханова Н. В., Барминцева А. Е., Мюге Л. Н.</i>	
<b>Проблемы видообразования на примере трёхиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. ....</b>	<b>87</b>
<i>Овчинникова Н. Ф.</i>	
<b>Зоны «естественной гибридизации» или рефугиумы ели? .....</b>	<b>88</b>
<i>Олейник А. Г., Скурихина Л. А., Кухлевский А. Д.</i>	
<b>Микроэволюция гольцов рода <i>Salvelinus</i>: изолированные озёра северо-востока России как естественная лаборатория для изучения формирования биоразнообразия .....</b>	<b>92</b>
<i>Орлов В. Н.</i>	
<b>Роль естественного отбора в процессах видообразования .....</b>	<b>95</b>
<i>Павленко М. В.</i>	
<b>Генетическая изменчивость и дифференциация периферических и островных популяций полевой мыши <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771: критический обзор результатов и перспективы исследований .....</b>	<b>98</b>
<i>Рольский А. Ю., Махров А. А., Артамонова В. С.</i>	
<b>Процессы видообразования морских окуней рода <i>Sebastes</i> Атлантического и Северного Ледовитого океанов .....</b>	<b>101</b>
<i>Стегний В. Н.</i>	
<b>Эволюционное значение эпигенетической реорганизации генома и жёсткого инбридинга .....</b>	<b>105</b>
<i>Трускинов Э. В.</i>	
<b>Понятие «вид» применительно к систематике культурных видов картофеля .....</b>	<b>107</b>



Шереметьева И. Н.

**Изоляты Восточной Азии как естественные резерваты  
архаичных форм вида ..... 109**

Щипанов Н. А., Павлова С. В.

**Нейтральные демографические процессы могут дать старт  
хромосомному видообразованию. Случай обыкновенной  
бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) ..... 111**

## Секция «ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ»

### Стендовые доклады

Артемяева Е. А., Макаров Д. К.

**Процессы симпатрического видообразования  
в группе видов «жёлтых» трясогузок (*Passeriformes*,  
*Motacillidae*) на территории Среднего Поволжья ..... 113**

Баскевич М. И., Потапов С. Г., Хляп Л. А., Шварц Е. А.

**Рефугиальная гипотеза в хромосомных и молекулярных  
данных по грызунам Валдайской возвышенности ..... 116**

Боровикова Е. А., Артамонова В. С.

**Филогенетические отношения европейской (*Coregonus albula*)  
и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек и пеляди (*C. peled*) ..... 118**

Буханов С. В., Зиневич Л. С., Карякин И. В., Щепетов Д. М.,

Девятко Т. Н., Нижельская А. А., Сорокина С. Ю.

**Эволюция симпатрических видов рода *Aquila*  
с начала XX века: исследование митохондриальной ДНК ..... 121**

Веденина В. Ю., Срадник Я., Клёпфель А., Эльснер Н.

**Клиальная изменчивость морфологических признаков  
и акустических сигналов в узкой гибридной зоне между  
близкородственными видами саранчовых *Stenobothrus*  
*rubicundus* и *S. clavatus* (Orthoptera, Gomphocerinae) ..... 124**

Волынкин В. А., Полулях А. А., Лиховской В. В.,

Зленко В. А., Васылык И. А.

**Внутривидовая дифференциация и экспериментальное  
видообразование у культуры винограда ..... 125**

Гуреева А. В., Лебедев В. С., Феоктистова Н. Ю. <b>Дифференциация рода <i>Allocricetulus</i> Argyropulo, 1932 (Cricetidae, Rodentia) .....</b>	<b>128</b>
Захаренко Л. П., Петровский Д. В., Волошина М. А, Дорогова Н. В., Быков Р. А. <b>Появление Р мобильного элемента в геноме <i>Drosophila simulans</i> увеличивает продолжительность жизни и двигательную активность самцов .....</b>	<b>130</b>
Землемерова Е. Д., Абрамов А. В., Крюков А. П., Лебедев В. С., Банникова А. А. <b>Генетическая изменчивость и таксономический статус могер Дальнего Востока и Корейского полуострова .....</b>	<b>131</b>
Картавцева И. В. <b>Множественные хромосомные перестройки и их стабилизация в географических популяциях полёвки Максимовича .....</b>	<b>134</b>
Каштанов С. Н., Свищева Г. Р., Мещерский И. Г., Рожнов В. В. <b>Ретроспектива миграционной активности и современное расселение соболя (<i>Martes zibellina</i> L) .....</b>	<b>136</b>
Кузнецова Е. В., Феоктистова Н. Ю., Кропоткина М. В., Тихонова Н. Б. <b>Механизмы презиготической изоляции у двух сестринских видов рода <i>Allocricetulus</i> .....</b>	<b>138</b>
Малыгин В. М., Сафронова Л. Д. <b>Нарушения мейоза как объективный показатель репродуктивной изоляции видов млекопитающих .....</b>	<b>140</b>
Миронова Т. А., Громов А. Р., Костин Д. С., Кривонозов Д. М., Щегольков А. В., Лавренченко Л. А. <b>Гибридная зона обыкновенных полёвок: молекулярно-генетическая структура и поток генов .....</b>	<b>142</b>
Осипов Ф. А., Вергун А. А. <b>Определение клональных линий гибридного и мутационного происхождения в популяциях партеновиды <i>Darevskia rostombekowi</i> .....</b>	<b>144</b>

Поташикова Е. В.

<b>Степень сформированности прекопуляционных механизмов репродуктивной изоляции у двух аллопатричных кариоформ группы <i>Cricetulus barabensis sensu lato</i> (Cricetidae, Rodentia) .....</b>	<b>147</b>
--	------------

Скурихина Л. А., Олейник А. Г., Ковпак Н. Е., Кухлевский А. Д.

<b>Распространение и филогеография тихоокеанской корюшки <i>Osmerus dentex</i> .....</b>	<b>149</b>
--	------------

Спангенберг В. Е., Аракелян М. С., Галоян Э. А., Матвеевский С. Н., Петросян Р. К., Богданов Ю. Ф., Даниелян Ф. Д., Коломиец О. Л.

<b>Новые данные о хромосомных механизмах сетчатого видообразования у скальных ящериц р. <i>Darevskia</i> .....</b>	<b>151</b>
--	------------

Феоктистова Н. Ю., Суров А. В.,

Мещерский И. Г., Богомолов П. Л., Саян А. С.

<b>Подвидовая структура у обыкновенного хомяка (<i>Cricetus cricetus</i> Linnaeus, 1758). Проблемы снижения биологического разнообразия и адаптивной приспособленности в западных популяциях этого вида .....</b>	<b>152</b>
---	------------

Цветкова Н. В., Тихенко Н. Д., Войлоков А. В.

<b>Гены постзиготической несовместимости, выявленные в скрещиваниях мягкой пшеницы с рожью .....</b>	<b>155</b>
--	------------

## Секция «ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И АДАПТАЦИЯ»

### Устные доклады

Дгебуадзе Ю. Ю.

<b>Циклическая диверсификация как модель внутривидового формообразования .....</b>	<b>158</b>
--	------------

Доцев А. В., Охлопков И. М., Медведев Д. Г.

<b>Генетическая характеристика популяций снежного барана (<i>Ovis nivicola</i>) по результатам SNP анализа .....</b>	<b>159</b>
--	------------

Дубовский И. М., Ярославцева О. Н., Гризанова Е. В., Тюрин М. В., Крюков В. Ю. <b>Микроэволюционные процессы формирования резистентности вошинной огнёвки <i>Galleria mellonella</i> (Lepidoptera, Pyralidae) к энтомопатогенным грибам .....</b>	<b>162</b>
Дудников А. Ю. <b>Эволюционная история <i>Aegilops tauschii</i> и происхождение мягкой пшеницы .....</b>	<b>163</b>
Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Симонов С. А., Матанцева М. В., Рендаков Н. Л. <b>Анализ показателей генетического разнообразия популяций пеночки-веснички <i>Phylloscopus trochilus</i> в разных частях гнездового ареала .....</b>	<b>164</b>
Мещерегина С. Г., Бачурин Г. Н., Mashanova A., Головатин М. Г. <b>Внутривидовая дифференциация глухой кукушки <i>Cuculus optatus</i> (Cuculidae) на основе различий метрических характеристик яиц .....</b>	<b>167</b>
Никольский А. А. <b>Роль эколого-географических барьеров в изменчивости звуковых сигналов млекопитающих .....</b>	<b>170</b>
Обухова Н. Ю. <b>Антропогенная эволюция сизого голубя (<i>Columba livia</i> Gm.) .....</b>	<b>173</b>
Орлова С. Ю., Волков А. А., Мазникова О. А., Чернова Н. В., Глебов И. И., Орлов А. М. <b>Филогенетические и филогеографические отношения чёрного палтуса <i>Reinhardtius hippoglossoides</i> моря Лаптевых, Северной Атлантики и Северной Пацифики .....</b>	<b>176</b>
Поплавская Н. С., Лебедев В. С., Рюриков Г. Б., Банникова А. А., Суров А. В. <b>Генетическая дифференциация серого хомячка <i>Cricetulus migratorius</i> Pallas, 1773 .....</b>	<b>180</b>

Примак А. А., Переверзева В. В.

**Генетическая дифференциация популяций красной полёвки  
*Myodes rutilus* Pallas, 1779 некоторых островов  
северной части Охотского моря ..... 182**

Фрисман Л. В., Шереметьева И. Н., Богданов А. С.,  
Картавцева И. В., Павленко М. В.

**Внутривидовая дифференциация полевой мыши  
по микросателлитным локусам: сравнение пространственно  
разобщенных материковых и островных популяций ..... 185**

## Секция «ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И АДАПТАЦИЯ»

### Стендовые доклады

Адамова В. В.

**Особенности популяций ксерофильного моллюска  
*Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) за пределами  
нативного ареала ..... 188**

Бардуков Н. В., Костюнина О. В., Харзинова В. Р.,  
Охлопков И. М., Брем Г., Зиновьева Н. А.

**Характеристика аллелофонда северного оленя  
(*Rangifer tarandus*) по локусам мтДНК ..... 190**

Васильева Т. В., Шереметьева И. Н., Картавцева И. В.,  
Голенищев Ф. Н., Моролдоев И. В.

**Генетическая изменчивость и дифференциация  
трёх изолятов муйской полёвки ..... 191**

Гирный А. Е., Вергун А. А.

**Определение генотипического разнообразия в популяции  
однополых (партеногенетических) ящериц *Darevskia armeniaca*,  
переселённых из Армении в Украину ..... 193**

Гулимова В. И., Барабанов В. М., Прощина А. Е., Харламова А. С.,  
Бердиев Р. К., Бесова Н. В., Макаров А. Н., Савельев С. В.

**Амфибии и рептилии в условиях продолжительного  
орбитального эксперимента ..... 195**

<i>Ерофеева Е. В., Артеменков Д. В.</i> <b>Популяционная фенотипическая изменчивость зайца-русака южных регионов РФ .....</b>	<b>197</b>
<i>Кадукова Е. М., Сушко С. Н.</i> <b>Оценка генетической стабильности и процессов адаптации в популяциях мышевидных грызунов, обитающих на территории Полесского государственного радиационно-экологического заповедника .....</b>	<b>198</b>
<i>Лазебная И. В.</i> <b>Внутривидовая дифференциация domesticiрованных видов с использованием SNP генов-кандидатов на примере вида <i>Bos taurus</i> .....</b>	<b>201</b>
<i>Максимова О. В., Симакова У. В., Неретина Т. В., Кривова З. В.</i> <b>Внутривидовая изменчивость бурой водоросли <i>Fucus vesiculosus</i> L.: гиганты и карлики Белого моря .....</b>	<b>204</b>
<i>Малеева Ю. В., Ивницкий С. Б.</i> <b>Пищевые предпочтения и специализация у мицетофильных галлиц <i>Mycodiplosis ruscinae</i> (Diptera, Cecidomyiidae) .....</b>	<b>207</b>
<i>Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В.</i> <b>Пластичность территориального поведения славков и пеночек как преадаптация к освоению новых биотопов и расширению ареалов .....</b>	<b>209</b>
<i>Орлов А. М., Орлова С. Ю., Волков А. А., Гордеев И. И.</i> <b>Полиморфизм гена COI митохондриальной ДНК представителей рода <i>Antimora</i> (Moridae, Gadiformes) .....</b>	<b>212</b>
<i>Павленко М. В., Переверзева В. В., Примаков А. А., Докучаев Н. Е.</i> <b>Генетическое разнообразие и возможные источники формирования анклава полевой мыши <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771 в Северном Приохотье (Магаданская область) .....</b>	<b>216</b>
<i>Романова Е. Б., Шаповалова К. В., Рябинина Е. С.</i> <b>Адаптивные реакции системы крови амфибий к разным гидрохимическим условиям водной среды обитания .....</b>	<b>219</b>
<i>Рослик Г. В., Картавецова И. В.</i> <b>В-хромосомы восточноазиатской мыши <i>Apodemus peninsulae</i> (Rodentia) Приамурья .....</b>	<b>222</b>

*Суходольская Р. А.*

<b>Структурные изменения в популяциях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) при разном антропогенном воздействии .....</b>	<b>224</b>
--	------------

## Секция «ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА»

### Устные доклады

*Баклушинская И. Ю., Богданов А. С., Микаелян А. С., Тамбовцева В. Г., Матвеевский С. Н.*

<b>Генетические особенности детерминации пола и гаметогенеза у млекопитающих, утративших Y-хромосому .....</b>	<b>227</b>
--	------------

*Богданов Ю. Ф., Гришаева Т. М.*

<b>Молекулярные основы формирования и эволюции мейоза .....</b>	<b>230</b>
---	------------

*Васильев В. П., Рачек Е. И., Мюге Н. С.,*

*Барминцева А. Е., Васильева Е. Д.*

<b>Эволюционная полиплоидия, гибридизация и клоны у осетровых (Acipenseridae) .....</b>	<b>231</b>
---	------------

*Гохман В. Е.*

<b>Эволюция кариотипа паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera) в свете современных данных .....</b>	<b>234</b>
---	------------

*Григорьева О. О. , Стахеев, В. В., Балакирев А. Е., Орлов В. Н.*

<b>Новые данные в филогеографии лесной сони <i>Dryomys nitedula</i> (Gliridae, Rodentia) .....</b>	<b>237</b>
--	------------

*Гунбин К. В., Пономаренко М. П., Суслов В. В.*

<b>Норма реакции в эволюции человека и антропоидов: сравнительно-геномный анализ проксимальных промоторов .....</b>	<b>239</b>
---	------------

*Илинский Ю. Ю., Суслов В. В., Быков Р. А., Юдина М. А., Юрлова Г. В.*

<b>Рекомбинация эндосимбиотической бактерии <i>Wolbachia</i> и концепция вида у прокариот .....</b>	<b>243</b>
---	------------

*Колесникова Т. Д., Андрееenkova Н. В., Макунин И. В., Жимулев И. Ф.*

<b>Особенности эволюции районов поздней репликации в геноме дрозофилы .....</b>	<b>245</b>
---	------------

Мальцев А. Н., Богданов А. С. <b>Демографическая история и филогеография синантропных форм домовых мышей <i>Mus musculus</i></b> .....	247
Можаровская Л. В. <b>Эволюционные взаимоотношения паразитов и их хозяев на примере трематод рода <i>Diplostomum</i> (Digenea: Diplostomidae) водоёмов Беларуси</b> .....	250
Мудрик Е. А., Кашенцева Т. А., Горошко О. А., Постельных К. А., Ильяшенко Е. И., Политов Д. В. <b>Генетическая дифференциация гнездовых группировок красавки, <i>Anthropoides virgo</i> L. по ядерным и митохондриальным маркерам</b> .....	253
Олейник А. Г. <b>Соответствие между генными и видовыми деревьями лососевых рыб семейства Salmonidae</b> .....	255
Перетолчина Т. Е., Пудовкина Т. А., Петунина Ж. В., Коваленкова М. В., Порошина А. А., Трибой Т. И., Щербаков Д. Ю. <b>Следы сложных микроэволюционных событий в молекулярных филогениях: байкальские примеры</b> .....	258
Политов Д. В., Талала М. С., Бондарев А. Я., Павлов П. М., Захаров Е. С., Межнев А. П. <b>Популяционно-генетическая структура волка <i>Canis lupus</i> L.: что мы знаем и что хотим узнать</b> .....	260
Схаляхо Р. А., Кагазежева Ж. А., Урасин В. М., Запороженко В. В., Агджоян А. Т., Альборова И. Э., Дибирова Х. Д., Почешхова Э. А., Балановская Е. В., Балановский О. П. <b>Генофонд Кавказа по новейшим данным у-хромосомных маркеров «полногеномной эры»</b> .....	264
Юрьев А. И., Никулин В. А. <b>Связь естественного отбора с устойчивостью генетической структуры популяции, рассчитанной с помощью вероятностной модели на примере рас стеблевой ржавчины <i>Puccinia graminis forma specialis tritici</i></b> .....	266



## Секция «ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА»

### Стендовые доклады

*Гришаева Т. М., Богданов Ю. Ф.*

**Консервативность функциональных доменов ключевых белков мейоза зависит от функции этих белков ..... 269**

*Гуляев А. С.*

**Эволюционная динамика PLE ретротранспозонов у плоских червей ..... 271**

*Зимин А. А., Никулин Н. А., Aminov R.*

**Модель увеличения генома вируса, видообразование и таксономическое группирование у вирусов на классическом примере мио- и подовирусов ..... 274**

*Имекина Д. О., Акимова И. В., Солопекин Н. В.,*

*Ульянова М. В., Тхоренко Б. А., Лавряшина М. Б.*

**Географический тренд распределения аллельных частот генов биотрансформации этанола ADH1B\*rs1229984 и ALDH2\*rs671 у коренного населения Западной Сибири ..... 277**

*Левенкова Е. С., Турбабина К. А., Умнова Н. В.*

**Гормоноподобные суперэкотоксиканты как новый фактор биологической эволюции: начальный этап исследования последствий загрязнения диоксинами организма млекопитающих из природных популяций ..... 280**

*Макеева В. М., Смуров А. В.*

**Эволюционные факторы и гомеостаз в популяциях животных урбанизированных ландшафтов ..... 283**

*Сивопляс Е. А., Куликов А. М.*

**Молекулярная эволюция регуляторной области и промотора высоко консервативного гена Dras1 ..... 286**

*Сизова Т. В., Иванов И. А., Спангенберг В. Е., Карпова О. В.*

**Модель преобразования геномов при переходе от холоднокровных к теплокровным позвоночным ..... 287**

*Снегин Э. А., Снегина Е. А., Адамова В. В.,  
Бархатов А. С., Петрова Т. А.*

**Оценка потенциального генетического  
разнообразия популяций с помощью анализа  
мультилокусных генотипов ..... 288**

*Шестаков С. В., Карбышева Е. А.*

**Геномная изменчивость в эволюции бактерий ..... 290**

*Юсупов Ю. М., Асылгужин Р. Р., Схаляхо Р. А., Агджоян А. Т.,  
Балаганская О. А., Почешхова Э. А., Кагазежева Ж. А.,  
Жабагин М. Р., Султанова Г. Д., Балановская Е. В.*

**Генофонд северо-восточных и северо-западных башкир:  
связь изменчивости Y-хромосомы и родовой структуры ..... 291**

## Секция «ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ»

### Устные доклады

*Барсболд Р.*

**Об эволюционной морфологии  
меловых хищных динозавров ..... 295**

*Васильева И. А., Васильев А. Г.*

**Гомологическая изменчивость неметрических признаков  
и морфокартирование молекулярной филогении  
на примере двух семейств грызунов ..... 296**

*Волкова Н. В.*

**Ранняя эволюция Passeriformes: новые находки  
воробьеобразных в раннем миоцене Азии и обзор  
дочетвертичных представителей отряда ..... 299**

*Зубкова Е. Н.*

**Преобразования языка птиц в связи  
с освоением новых пищевых ресурсов ..... 301**

*Ковалёва И. М.*

**Особенности эволюционных преобразований  
сердечно-сосудистой системы рептилий (Reptilia) ..... 304**

<i>Потапова Е. Г.</i>	
<b>Эволюционные преобразования челюстной мускулатуры грызунов (структурный и адаптивный аспекты) .....</b>	<b>307</b>
<i>Черепанов Г. О.</i>	
<b>Вариабельность щитков панциря черепах и её эволюционное значение .....</b>	<b>311</b>
<i>Шурупова Я. А., Тесакова Е. М.</i>	
<b>Филогенез вида <i>Camptocythere lateres</i> (Crustacea, Ostracoda) из верхнебайосских отложений (юрская система) Саратовской области .....</b>	<b>314</b>
 <b>Секция «ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ»</b>  <b>Стендовые доклады</b>  	
<i>Богданович И. А.</i>	
<b>Локомоторные модули птиц: автономность, взаимозависимость и эволюционная перспективность .....</b>	<b>318</b>
<i>Гимранов Д. О., Лавров А. В.</i>	
<b>Первая находка <i>Eomellivora</i> (Carnivora, Mustelidae) на территории России .....</b>	<b>320</b>
<i>Медников Д. Н.</i>	
<b>От пятипалой конечности к плавнику: в поисках архетипа .....</b>	<b>321</b>
<i>Молошников С. В.</i>	
<b>Некоторые особенности морфологической эволюции эуантиарх (Placodermi, Euantiarchi) .....</b>	<b>325</b>
<i>Скрипченко Е. В.</i>	
<b>Сравнительный анализ ультраструктуры адипоцитов костного мозга у наземных позвоночных .....</b>	<b>328</b>
<i>Фадеева Е. О., Бабенко В. Г.</i>	
<b>Своеобразие архитектоники махового пера обыкновенной сипухи (<i>Tyto alba</i>) .....</b>	<b>331</b>

<i>Харченко В. Е., Щербаков Д. Ю., Минчева Е. В.</i> <b>Преобразование структуры репродуктивных побегов в ходе эволюции <i>Anemone L.</i> .....</b>	<b>334</b>
--	------------

<i>Чубур А. А.</i> <b>Сосуществовали ли степной и шерстистый мамонты? Некоторые соображения о возможных типах видообразования внутри рода <i>Mammuthus</i> .....</b>	<b>335</b>
---	------------

## Секция «ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА»

### Устные доклады

<i>Берман Д. И., Мещерякова Е. Н.</i> <b>О независимой эволюции холодоустойчивости онтогенетических стадий дождевых червей (<i>Oligochaeta</i>, <i>Lumbricidae</i>, <i>Moniligastridae</i>) .....</b>	<b>338</b>
--	------------

<i>Борисов В. Б., Шкиль Ф. Н., Капитанова Д. В., Смирнов С. В.</i> <b>Африканский сом (<i>Clarias gariepinus</i>): тиреоидные гормоны, онтогенез, метаморфоз .....</b>	<b>341</b>
---	------------

<i>Василегина Ю. И., Никишин Д. А., Ивлев Ю. Ф.</i> <b>Морфомеханические аспекты формирования адгезивной поверхности лап гекконов .....</b>	<b>343</b>
--	------------

<i>Васильева А. Б.</i> <b>Репродуктивные стратегии и онтогенез тропических амфибий: по материалам исследований во Вьетнаме .....</b>	<b>345</b>
---	------------

<i>Десницкий А. Г.</i> <b>Экологические аспекты эволюции онтогенеза у вольвокса .....</b>	<b>348</b>
--	------------

<i>Кондакова Е. А., Ефремов В. И., Козин В. В., Назаров В. А., Неклюдова И. В., Богданова В. А.</i> <b>Желточный синцитиальный слой — провизорная структура животных с меробластическим типом развития .....</b>	<b>351</b>
---	------------

<i>Праздников Д. В., Шкиль Ф. Н.</i> <b>Экспериментальная оценка роли гетерохроний в эволюции пигментного рисунка костистых рыб (<i>Teleostei</i>) .....</b>	<b>354</b>
---	------------

*Савостьянов Г. А.*

<b>О масштабах рассмотрения эволюции и шкале для её измерения .....</b>	<b>356</b>
---	------------

*Цессарский А. А.*

<b>Роль пedomорфоза в становлении и диверсификации Acipenseriformes (Actinopterygii) .....</b>	<b>359</b>
--	------------

*Чернова О. Ф., Киладзе А. Б.*

<b>Гетерохрония как основа видового и внутривидового разнообразия кожных дериватов у позвоночных животных .....</b>	<b>361</b>
---	------------

*Шишкин М. А.*

<b>Эволюция онтогенеза как история поддержания организационной нормы .....</b>	<b>364</b>
--	------------

*Шкиль Ф. Н., Борисов В. Б., Селезнев Д. Г., Смирнов С. В.*

<b>Онтогенетическая последовательность как носитель филогенетической информации .....</b>	<b>368</b>
---	------------

#### Секция

#### «ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА»

#### Стендовые доклады

*Галицкий В. В.*

<b>Начальное торможение роста — врождённая особенность растений .....</b>	<b>371</b>
---	------------

#### Секция

#### «ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ»

#### Устные доклады

*Голованов В. К.*

<b>Терморегуляционное поведение рыб и рыбообразных из разных систематических групп: сходства и различия .....</b>	<b>374</b>
---	------------

<i>Громов В. С.</i> <b>Пространственно-этологическая структура популяций грызунов, кооперация и эволюция социальности у грызунов .....</b>	<b>377</b>
<i>Друзьяка А. В., Минина М. А.</i> <b>Условия гнездования как фактор раннего формирования поведенческого профиля у птенцов озёрной чайки (<i>Larus ridibundus</i>) .....</b>	<b>379</b>
<i>Купцов П. А., Плескачева М. Г.</i> <b>Полёвки как перспективный объект нейробиологических исследований .....</b>	<b>382</b>
<i>Маслов А. А., Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И.</i> <b>Когнитивные аспекты стратегии фуражировочного поведения по отношению к опасной добыче у большой синицы .....</b>	<b>384</b>
<i>Пантелеева С. Н., Левенец Я. В., Резникова Ж. И.</i> <b>Факультативное охотничье поведение мышевидных грызунов и его адаптивное значение .....</b>	<b>387</b>
<i>Перепелкина О. В., Тарасова А. Ю., Огиенко Н. А., Полетаева И. И.</i> <b>Когнитивные способности грызунов (на примере лабораторной мыши) в сопоставлении с размером мозга и уровнем тревожности .....</b>	<b>390</b>
<i>Плескачева М. Г., Купцов П. А.</i> <b>Изучение стратегий передвижения животных в лабиринтах как один из подходов к исследованию механизмов пространственного поведения человека .....</b>	<b>393</b>
<i>Смирнова А. А., Самулеева М. В.</i> <b>Исследования способности животных узнавать своё отражение .....</b>	<b>396</b>
<i>Спасская Н. Н.</i> <b>Социальные структуры у Equidae (Perissodactyla, Mammalia): переосмысление накопленных данных .....</b>	<b>399</b>

Филатова О. А., Данишевская А. Ю.

<b>Коэволюция генетически и культурно наследуемых признаков в диалектах косаток (<i>Orcinus orca</i>) .....</b>	<b>401</b>
---	------------

## Секция «ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ»

### Стендовые доклады

Белкина Е. Г., Веденина В. Ю., Лазебный О. Е.

<b>Эволюция брачного поведения в группе видов-двойников <i>Drosophila virilis</i> .....</b>	<b>405</b>
---	------------

Каренина К. А., Гилёв А. Н., Малашичев Е. Б.

<b>Латерализация материнско-детских взаимоотношений в различных группах млекопитающих .....</b>	<b>408</b>
---	------------

## Секция «ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ»

### Устные доклады

Афанасьева Н. Б.

<b>Палеофитоценология: проблема становления .....</b>	<b>411</b>
---	------------

Барминцева А. Е., Мюге Н. С.

<b>Биогеография сибирского осётра <i>Acipenser baerii</i> Brandt .....</b>	<b>414</b>
--	------------

Дмитриев П. П.

<b>Роль биоты в развитии наземных экосистем на примере млекопитающих .....</b>	<b>418</b>
--	------------

Зеленков Н. В.

<b>Эволюция сообществ утиных (<i>Aves</i>, <i>Anseriformes</i>) Евразии в кайнозое .....</b>	<b>421</b>
--	------------

Кондорский Б. М.

<b>Приведение в систему экологических категорий «биоценоз», «сообщество», «экосистема» на основе принципиального различия понятий «особь» и «организм» .....</b>	<b>423</b>
--	------------

*Лихошвай В. А., Хлебодарова Т. М.*

**Стазис, цикличность и прерывистость эволюции  
больших экосистем: математическая модель ..... 426**

*Мосягина А. Р., Хабибуллин Р. Д.*

**Влияние климатических изменений на эволюцию сообществ  
Керженского заповедника в контексте динамики  
биоразнообразия высших ночных чешуекрылых ..... 427**

*Мюге Н. С., Барминцева А. Е.*

**Биогеография и филогения осетровых ..... 430**

*Розенфельд С. Б., Шереметьев И. С., Груздев А. Р.*

**Динамика структуры сообщества арктических травоядных:  
жвачные, гуси, лемминги ..... 431**

*Северцов А. С., Шубкина А. В.*

**Микробиота — третий компонент системы  
хищник-жертва ..... 434**

*Смирнова М. А., Орлова С. Ю., Калчугин П. В.,*

*Бойко М. И., Park J.-H., Орлов А. М.*

**Особенности популяционной структуры тихоокеанской  
трески *Gadus microcephalus* южной части ареала  
на основе микросателлитного анализа ..... 436**

## Секция «ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ»

### Стендовые доклады

*Афанасьев Р. А.*

**Почвозащитные функции травянистых экосистем ..... 439**

*Гасилин В. В., Горбунов С. В.*

**Изменения наземной макротериофауны Сахалина в позднем  
плейстоцене и голоцене ..... 441**

*Девяшин М. М.*

**Диагностика видов сурков (*Marmota*) и изучение  
формирования их ареалов на юго-востоке Западной Сибири  
в голоцене ..... 443**



<i>Кропачева Ю. Э., Смирнов Н. Г., Садыкова Н. О.</i> <b>Специфика использования материала из погадок хищных птиц для характеристики локальных и зональных сообществ грызунов .....</b>	<b>446</b>
<i>Мальшиев Ю. С.</i> <b>Семиотическая индикация фауногенетических процессов .....</b>	<b>449</b>
<i>Орлова С. Ю., Щепетов Д. М., Мюге Н. С., Тетерина А. А., Байталюк А. А., Смирнова М. А., Орлов А. М.</i> <b>Биогеографическая история угольной рыбы <i>Anoplopoma fimbria</i> и морского монаха <i>Erilepis zonifer</i> (<i>Anoplopomatidae, Scorpaeniformes</i>) .....</b>	<b>452</b>
<i>Пластеева Н. А., Васильев С. К., Клементьев А. М.</i> <b>Видовое разнообразие лошадей (род <i>Equus</i>) Северной Азии в позднем плейстоцене .....</b>	<b>455</b>
Секция «ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ» Устные доклады	
<i>Елина О. Ю.</i> <b>Единомышленник и старший товарищ Н. И. Вавилова: роль Петра Ивановича Лисицына в формировании отечественной селекции .....</b>	<b>458</b>
<i>Колчинский Э. И.</i> <b>Единство эволюционной теории в разделённом мире в середине XX века .....</b>	<b>461</b>
<i>Кузин И. А.</i> <b>«Популяционное мышление должно быть применено к самому мышлению»: Дэвид Халл как историк биологии .....</b>	<b>464</b>
<i>Максимова О. В.</i> <b>«Тюремная автобиография» Н. А. Максимова (1933): история создания и публикации .....</b>	<b>467</b>

*Николаева А. М.*

**История одной рукописи (об экспедиции  
А. А. Передельского в Окский заповедник) ..... 470**

*Поздняков А. А.*

**Биологи о структурах мышления в науке о живом ..... 472**

*Раменская М. Е.*

**Навстречу столетию со дня открытия Н. И. Вавиловым  
закона гомологических рядов в наследственной  
изменчивости ..... 475**

*Смирнов Н. Г.*

**Уральский период жизни Н. В. Тимофеева-Ресовского:  
отражение в эволюционных исследованиях его школы ..... 478**

#### Секция

#### «ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ»

##### Стендовые доклады

*Козлова М. С.*

**Из истории эволюционной антропологии: древность,  
прародина, предки человека ..... 482**

*Конашев М. Б.*

**О социальной истории отечественной генетики  
и эволюционной теории ..... 486**

#### Секция

#### «ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ И МУЗЕЙНОЕ ДЕЛО»

##### Устные доклады

*Александрова А. А.*

**Просто об эволюции: День эволюции  
в Дарвиновском музее ..... 489**

*Байкова И. Б.*

**Мировой океан как лаборатория Жизни: перспективы  
создания нового экспозиционного раздела ..... 492**

<i>Бородин П. М.</i> <b>День Дарвина .....</b>	<b>495</b>
<i>Ваганов А. Г.</i> <b>Закономерности исторической динамики популяризации науки .....</b>	<b>496</b>
<i>Касаткин М. В.</i> <b>Докембрийские формы жизни на выставке в Биологическом музее .....</b>	<b>499</b>
<i>Костина Ю. В.</i> <b>Популяризация космических исследований музейными средствами (из опыта работы Мемориального музея космонавтики) .....</b>	<b>502</b>
<i>Кубасова Т. С.</i> <b>Эволюция популяризации .....</b>	<b>505</b>
<i>Кузнецова И. Г.</i> <b>Популяризация науки в музее современными методами .....</b>	<b>507</b>
<i>Куликова М. В., Антипушина Ж. А.</i> <b>Эволюция в музее — музей в эволюции .....</b>	<b>510</b>
<i>Марков С.</i> <b>Распространение научно-популярных материалов в интернете: опыт портала «22century.ru» .....</b>	<b>513</b>
<i>Мартюхова Д. А.</i> <b>Научный музей — место объединения различных средств популяризации науки .....</b>	<b>515</b>
<i>Михайлова Н. Е.</i> <b>Эволюция для всех. Образовательные программы на выставках Дарвиновского музея .....</b>	<b>518</b>
<i>Панчин А. Ю.</i> <b>Популяризация научных знаний: как отличить науку от лженауки .....</b>	<b>519</b>
<i>Переборщиков Р.</i> <b>О важности современных информационных технологий и возможностях их использования .....</b>	<b>519</b>

*Пикуленко М. М.*

**Знакомство с адаптацией растений к меняющимся условиям окружающей среды в Музее земледения МГУ — интерактивные возможности актуализации экспозиции ..... 519**

*Потапова Н. В.*

**Как говорить о свете.**

**Популяризация науки музейными средствами ..... 522**

*Сабирова Л.*

**Анатомия успешного научного краудфандинга ..... 524**

*Смолькин В. Ф., Ткачев А. В., Черненко В. В.*

**Музейный проект: «Планета Земля» ..... 525**

Секция  
«ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ  
ТЕОРИИ И МУЗЕЙНОЕ ДЕЛО»

Стендовые доклады

*Астахова И. С., Жданова Л. Р.*

**Проблемы экспонирования эволюционной теории в региональном геологическом музее ..... 528**

*Иванцов А. Ю., Горенко П. С., Колпакова А. В.*

**Докембрийская биота в экспозиции**

**Архангельского краеведческого музея ..... 531**

*Стамбровская Э. В.*

**Сопкаргинский мамонт. От обнаружения до открытия**

**экспозиционного комплекса ..... 534**

Секция «Н. И. ВАВИЛОВ:  
К 130-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ»

Устные доклады

*Авруцкая Т. Б.*

**Н. И. Вавилов как историк науки ..... 536**

<i>Брынец В. А.</i> <b>Развитие вавиловской концепции вида как системы, изменяющейся во времени .....</b>	<b>538</b>
<i>Булатова Н. Ш.</i> <b>Эстетика природы по трудам Н. И. Вавилова и современным цитогенетическим ассоциациям .....</b>	<b>541</b>
<i>Вишнякова М. А.</i> <b>Письма Н. И. Вавилова к Е. И. Барулиной как источник новых и малоизвестных фактов о жизни учёного .....</b>	<b>543</b>
<i>Глазко В. И.</i> <b>Н. И. Вавилов: от гибридизации до геномного редактирования .....</b>	<b>544</b>
<i>Драгавцев В. А.</i> <b>Н. И. Вавилов как один из основателей современной эпигенетики растений .....</b>	<b>546</b>
<i>Кузнецов А. Н.</i> <b>Гомологические ряды Вавилова — за 100 лет до и через 100 лет после .....</b>	<b>549</b>
<i>Курсанова Т. А.</i> <b>Курс на практические результаты биологических исследований как орудие борьбы с академической наукой (по материалам дискуссий 1937–1938 гг. в АН СССР) .....</b>	<b>551</b>
<i>Наточин Ю. В.</i> <b>Гомологические ряды и закономерности эволюции водно-солевого обмена животных .....</b>	<b>554</b>

Секция «Н. И. ВАВИЛОВ:  
К 130-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ»

Стендовые доклады

<i>Манойленко К. В.</i> <b>Н. И. Вавилов в пространстве взаимодействия физиологии растений и агрономии .....</b>	<b>558</b>
---	------------

Раменская М. Е.

<b>Методология и методика научно-организационной деятельности Н. И. Вавилова .....</b>	<b>561</b>
--	------------

## Круглый стол «ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА В ФОКУСЕ ХРОМОСОМНОЙ ЭВОЛЮЦИИ»

Булатова Н. Ш., Билтуева Л. С.,

Павлова С. В., Жданова Н. С., Зима Я.

<b>Эволюция, скрытая в хромосомах: что общего у бурозубки и человека .....</b>	<b>564</b>
--	------------

Булатова Н. Ш., Наджафова Р. С., Павлова С. В.

<b>Московские авторы ISACC. Библиография (1996–2017) .....</b>	<b>565</b>
--	------------

Павлова С. В., Щипанов Н. А.

<b>Хромосомные гибридные зоны и разнообразие новых кариотипических вариантов у обыкновенной бурозубки <i>Sorex araneus</i> .....</b>	<b>566</b>
--	------------

Распопова А. А., Павлова С. В., Лебедев В. С., Банникова А. А.

<b>Филогеографическая структура линнеевского вида палеарктической обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i> L., 1758) с учётом новых данных из восточной части ареала .....</b>	<b>568</b>
--	------------

Шефтель Б. И.

<b>Вначале были Альпы... (Воспоминания и размышления) .....</b>	<b>569</b>
---	------------

Шефтель Б. И.

<b>Роль экологии и поведения в поддержании гибридных и контактных зон надвидового комплекса <i>Sorex araneus</i> .....</b>	<b>570</b>
--	------------

Щипанов Н. А., Павлова С. В.

<b>Гипотеза приледникового происхождения хромосомных рас обыкновенной бурозубки <i>Sorex araneus</i> L., 1758 .....</b>	<b>570</b>
---	------------

# Круглый стол «ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ»

## Устные доклады

Беньковская Г. В., Никонов Ю. М.

**Старвация как стимул к внутрипопуляционной дифференциации (пример комнатной мухи) ..... 572**

Гризанова Е. В., Черткова Е. А., Дубовский И. М.

**Иммуно-физиологические защитные механизмы у личинок вошинной огнёвки *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae) при формировании резистентности к бактериям *Bacillus thuringiensis* ..... 575**

Дмитриева А. С., Ивницкий С. Б., Марков А. В.

**Адаптация *Drosophila melanogaster* к стрессовой среде сопровождается изменением симбиотической микрофлоры ..... 578**

Дубовский И. М., Гризанова Е. В., Ярославцева О. Н., Крюков В. Ю.

**Использование вошинной огнёвки как модельного объекта для изучения микроэволюционных процессов в системах паразит-хозяин ..... 581**

Крюков В. Ю., Роцкая У. Н., Ярославцева О. Н.,

Елисафенко Е. А., Глунов В. В.

**Фенотипические и генетические изменения энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* при пассировании через разных хозяев ..... 582**

Панченко П. Л., Корнилова М. Б., Перфильева К. С., Марков А. В.

**Вклад симбиотической микробиоты в адаптацию *Drosophila melanogaster* к неблагоприятной кормовой среде ..... 584**

Трапезов О. В. Трапезова Л. И.

**Результаты восемнадцати поколений отбора американских норок (*Neovison vison*) по оборонительной реакции на человека ..... 585**

Круглый стол  
«ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ  
ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ»

Устные доклады

*Казанский А. Б.*

**Новейшие подходы к переосмыслению  
взаимоотношения организма и среды ..... 588**

*Кондорский Б. М.*

**Концепция эволюционного (развитие архетипа)  
и экологического пространств (видообразование) ..... 589**

*Михайлов К. Е.*

**Социо-поведенческая дифференциация популяций  
у птиц и её экологическая составляющая ..... 592**

*Рубцов А. С.*

**Имитационная компьютерная модель гибридной зоны:  
ассортативность спаривания в роли отбора против  
гибридов ..... 594**

*Савинов А. Б.*

**Специфика активности организмов в популяциях  
и её влияние на внутривидовую дифференциацию ..... 597**

*Суслов В. В., Пономаренко М. П., Рассказов Д. А.*

**Гомологические ряды и проблема адаптации ..... 600**

*Чернова И. Е., Максимова Л. В., Фомин С. В.,*

*Фомина Н. С., Трапезов О. В.*

**Гомологические ряды в изменчивости окраски у северного  
морского котика (*Callorhinus ursinus*), американской норки  
(*Neovison vison*) и соболя (*Martes zibellina*) ..... 604**

**Список участников конференции**

**(авторы для переписки) ..... 607**



## Пленарные доклады

### SHREWS, CHROMOSOMES AND SPECIATION

Searle J. B.

*Cornell University, Ithaca, NY 14853-2701, USA*

*E-mail: jeremy.searle@cornell.edu*

The common shrew (*Sorex araneus*) shows dramatic chromosomal variation, with over 70 chromosomal races distinguished by different sets of meta-centric chromosomes that have arisen by Robertsonian fusion and whole-arm reciprocal translocation and described by various researchers over the distribution range of the species. Numerous hybrid zones have been identified at the contacts of different races. In some cases the hybrids are characterised by extremely long chain configurations at meiosis I, associated with gametogenic abnormality and reduced fertility. In accordance with hybrid zone theory, hybrid zone width varies with the complexity of the meiotic chromosomal configuration; where the hybrids are expected to have low fertility the hybrid zone is narrower. Other features of the hybrid zones fit the classic tension zone model, e.g. localisation of zones in regions of low population density. My lab has shown this particularly clearly for the hybrid zone between the Oxford and Hermitage races in Britain. Given the occurrence of narrow hybrid zones, dominated by pure races and unfit F1 hybrids, it might be expected that there would be evolution of behavioural isolation by the reinforcement process. However, instead of chromosomal hybrid zones in the common shrew being sites of speciation, they are much better documented as sites of 'de-speciation', with novel homozygous forms occurring within the hybrid zones that minimise the occurrence of low fertility F1 hybrids. Again, the Oxford - Hermitage hybrid zone is an excellent example of de-speciation. As with speciation by reinforcement, this de-speciation is the product of natural selection against hybrids, and an interesting alternative outcome best demonstrated in the common shrew.

However, this does not mean that chromosomes have no relevance to speciation in this system. *Sorex araneus* is one of a group of closely related (sibling) species that have near-identical morphologies, often parapatric distributions and, notably, different chromosome complements. It appears that

a combination of genic differences gained in allopatry and the chromosomal differences may have been important for the attainment of reproductive isolation (based particularly on studies carried out by researchers at contact areas between *Sorex araneus* and *Sorex antinorii* in Switzerland). Taken together, numerous studies carried out by many researchers from a very wide range of countries have generated a spectacular body of work on the chromosome variation in the common shrew. This includes an extremely important contribution from Russia. The common shrew is a wonderful model system, and its population cytogenetics has been as well studied as in any other wild mammal.

## **АДАПТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИЦЕВОГО ЧЕРЕПА ЧЕЛОВЕКА НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**

**Евтеев А. А.**

*НИИ и Музей антропологии МГУ им. Д. Н. Анучина  
(МГУ им. М. В. Ломоносова), Россия, Москва, 125009*

*E-mail: evteandr@gmail.com*

Взаимосвязь строения лицевого черепа человека с климатом является одним из наиболее ярких и доказательных примеров адаптивных морфологических изменений в рамках вида *H. sapiens*. Эта взаимосвязь была впервые установлена более ста лет назад английскими учёными А. Томпсоном и Л. Бакстоном, которые показали, что в популяциях из высоких широт по сравнению с тропическими группами увеличивается высота и уменьшается ширина носа. Этот пример стал настолько классическим, что иногда его называют «правилом Томпсона-Бакстона» по аналогии с экологическими правилами Аллена и Бергмана. В дальнейшем данное направление исследований было неизменно популярно, и на сегодняшний день опубликовано несколько десятков работ, развивающих идеи А. Томпсона и Л. Бакстона. Важным подтверждением этих идей стали работы в области экспериментальной физиологии, показывающие важность и высокую эффективность верхних дыхательных путей при обработке вдыхаемого и выдыхаемого воздуха. Экогеографические закономерности, наблюдаемые у современного человека, также активно,

хотя и с переменным успехом, привлекались для интерпретации особенностей морфологии черепа ископаемых гоминид, в первую очередь неандертальцев. Однако в большинстве исследований производится сопоставление тропических групп с популяциями умеренного климата, тогда как климатическая адаптация лицевого черепа на территории северной Евразии, наиболее холодного из заселённых человеком регионов, до недавнего времени была изучена достаточно плохо.

В данном докладе рассматривается взаимосвязь особенностей строения лицевого скелета с климатическими факторами в группах северной Евразии: Северной и Северо-Восточной Европы, Сибири и Северо-Восточной Азии. Излагаются результаты исследования 679 мужских черепов из 30 популяций, измеренных по специальной краниометрической программе, включающей как наружные размеры лицевого черепа, так и внутренние размеры носовой полости. Согласно принятому в работах последних лет подходу, для проверки «истинности» полученных корреляций между морфологическими и климатическими признаками привлекались данные популяционной генетики.

В обоих исследованных регионах — Северной Азии и Северной Европе — была выявлена значительная и достоверная связь морфологии лицевого скелета изученных групп с комплексом климатических факторов. Привлечение данных генетики показало, что выявленная взаимосвязь не может объясняться общим происхождением и генетическим родством исследованных популяций. Как в Европе, так и в Азии, популяции из более холодных регионов характеризовались увеличением длины и ширины верхней челюсти, сужением и удлинением носовой полости, некоторым увеличением ширины носа. Однако жители Северо-Восточной Европы также отличались от своих южных соседей ослабленным выступанием носа и лица в целом, заметным уменьшением высоты грушевидного отверстия, глазниц и носовых костей. Взаимосвязь морфологии и климата в целом заметно сильнее выражена на территории Северной Азии по сравнению с Северной Европой, что выглядит логичным с учётом её более сурового климата, а также особенностей распределения населения: коренные популяции Сибири и Дальнего Востока малочисленны и рассеяны на огромной территории, что способствует ускорению микроэволюционных процессов.

Анализ строения лицевого черепа у некоторых находок верхне-палеолитических *H. sapiens* Европы в контексте полученных результатов показал, что их морфология более сходна с современными северными и северо-восточными, нежели западными или южными европейцами. Следовательно, нельзя исключать влияния суровых климатических условий приледниковой зоны на формирование краниологической изменчивости первых представителей современного человека на этом континенте. Этот результат важен также с той точки зрения, что палеоклиматологические исследования показывают сходство климата приледниковой зоны Центральной и Западной Европы с современным климатом Северо-Восточной Европы.

Своеобразное строение лицевого черепа неандертальцев, также населявших Европу в период резкого похолодания, долгое время объяснялось многими исследователями как результат адаптации. Такое объяснение было основано на том, что морфологические отличия неандертальцев от представителей *H. heidelbergensis* очень сходны с теми, что наблюдаются между тропическими группами и популяциями из умеренного климата, например, между африканцами и европейцами. Однако в последние годы данная точка зрения оспаривается. Как представляется, противоречие в значительной мере связано с выбором современной «модели» для интерпретации морфологии черепа неандертальцев, так как процесс климатической адаптации человека современного вида был весьма сложным и многоступенчатым. Популяции Северной Азии и Северо-Восточной Европы, вероятно, не являются удачными моделями. В этих группах происходила адаптация к экстремально холодному климату, тогда как неандертальцы, как показывают многие исследования, были скорее обитателями умеренной зоны: они были менее экологически пластичны, чем *H. sapiens*, и не заходили так далеко на север. С учётом этого, их отличия от *H. heidelbergensis* вполне успешно описываются «правилом Томпсона-Бакстона» и согласуются с данными многих других исследований.

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА: ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Животовский Л. А.

*Институт общей генетики РАН, Россия, Москва, 119991*

*E-mail: levazh@gmail.com*

Популяции приобретают свои уникальные генетические и фенотипические черты под действием популяционно-генетических процессов. Чтобы выявить популяционную структуру вида, следует оценить, насколько эти популяции биологически сходны или отличны друг от друга. По каким критериям это оценивать?

Теоретически сходство/отличие популяций друг от друга надо оценивать по всем тем наследственным адаптивным признакам, благодаря изменчивости которых эти популяции оказались приспособленными к своим условиям среды. Однако мало что известно о генетике адаптивных вариаций даже для хорошо изученных видов. Поэтому для исследования популяционной структуры вида мы вынуждены довольствоваться косвенными данными об адаптивных наследственных различиях между популяциями, их «суррогатами». В качестве таких суррогатов можно взять:

**1) экологические маркёры** (такие как параметры среды обитания, а также жизненные стратегии, миграционные отношения между популяциями и другие биологические характеристики популяций); их плюс в том, что они предположительно связаны с факторами адаптации популяций, а минус — что мало что известно об их генетических ассоциациях;

**2) генетические маркёры** (ДНК-маркёры и др.), плюс которых в том, что они представляют фрагменты генома, а минус в том, что в подавляющей своей массе их изменчивость не связана с адаптацией популяций, т.е. их варианты функционально сходны и потому селективно нейтральны или почти нейтральны.

**Теоретический базис.** Согласно сказанному выше, изучение популяционной структуры вида должно теоретически ориентироваться на выявление:

- ныне существующего внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия, которое обеспечивает адаптацию данных популяций к условиям их среды обитания;

- тех эволюционных процессов, которые генерируют наблюдаемое в этих популяциях генетическое разнообразие и обеспечивают в данных условиях среды действие отбора по адаптивным признакам (Waples, 1991; Moritz, 2002; Allendorf et al., 2012; Funk et al., 2012, и др.).

Однако применительно к конкретному виду и конкретной части его ареала об этих факторах обычно мало что известно. Тем не менее, вышеобозначенные пункты можно применить, если заменить в них трудно-оцениваемые адаптивные генетические и эволюционные процессы и параметры на доступные оценкам экологические характеристики, если они хоть как-то ассоциированы с адаптивностью популяций. Этого можно достичь, например, разбивая видовой ареал на географические зоны и выделяя в их пределах важные экологические градиенты (Moritz, 2002). Можно также выделить участки видowego ареала, естественные границы между которыми обеспечивают репродуктивную изоляцию между их популяциями, и связать данную информацию с популяционно-генетической дифференциацией — это так называемая ландшафтная генетика (Dionne et al., 2008; Manel et al., 2010; Sork, Waits, 2010). Или же выделить «проектируемые единицы» (designatable units): сначала определить дискретные единицы путем анализа разных признаков (морфологических, генетических и др.), а затем доказать их филогенетическую, экологическую и иную значимость и их отличие друг от друга (COSEWIC, 2015).

**Практические проблемы.** Выявление популяционных компонентов может быть основано, в частности, на доступных оценкам параметрах среды, типах адаптивных стратегий и генетических данных (Waples et al., 2001; Waples, 2006). Однако оценки сходства или несходства выборки по генетическим данным могут быть смещёнными из-за микроэволюционных процессов и выборочных эффектов. При всей логичности и ясности процедур, популяционные деревья, главные компоненты и иные графические и статистические методы анализа групповой и индивидуальной изменчивости могут дать смещённое местоположение отдельных популяций в пространстве генетических координат. Такая смещённость может быть вызвана, например, сильным генетическим дрейфом вследствие эффекта «бутылочного горлышка» (т.е. длительного снижения численности) или эффекта «основателя»; быть результатом искусственно-

го воспроизводства или интродукции особей из наследственно отличающейся группировки; причиной смещённости может быть и малый объём выборки, вследствие чего частоты аллелей, генотипов и фенотипов в выборках могут случайно сильно отклониться от реальных популяционных профилей; и т.п. Все эти причины способны привести к большим отклонениям популяционно-генетических оценок и к неточному представлению о месте исследуемых популяций в популяционной картине вида.

**Эколого-географический подход.** Нами предложена следующая двухступенчатая процедура изучения популяционной структуры вида, основанная на использовании экологических, географических и генетических данных в следующем порядке (Zhivotovsky et al., Conservation Genetics 2015; Животовский, «Биология моря» 2016):

1) вначале выделяют *эко-географические единицы* (ЭГЕ; или *ecogeographic units*, EGU) соответственно средовым градиентам, типам жизненных стратегий и иным не-генетическим характеристикам, предположительно ассоциированным с градиентами адаптаций и генными потоками;

2) затем выделенные EGU *тестируют на соответствие генетическим данным* и при необходимости соответствующим образом модифицируют — например, сопоставляя уровни генетической дифференциации между популяциями внутри EGU и между популяциями разных EGU, а затем собирая дополнительные экологические и генетические данные с целью уточнения границ EGU и входящих в них популяций.

**Заключение.** Предлагаемый нами подход к выделению EGU акцентирует внимание на необходимости широких полевых эколого-географических исследований при изучении природных популяций и популяционной структуры вида. Он позволяет уже сегодня совместить географические и экологические данные с генетическими. Действительно, набор EGU — это, по сути, модель подразделения вида или части вида на популяционные группировки, которая основана на экологических, биогеографических и иных не-генетических данных. Затем эта модель тестируется и уточняется генетически. Это подобно т.н. байесовской процедуре в статистике: набор EGU — это априорная популяционная структура,

а после генетического тестирования — это уже более точная, генетически верифицированная апостериорная структура. Эколово-географический подход связан с концепцией выделения популяций с учётом биогеоэкологической структуры их ареала, поскольку популяции обитают в условиях среды, определяемой набором биогеоценозов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Готов, 1975; Яблоков, 1987).

В докладе обсуждаются вопросы практического выделения EGU на примере сахалинского тайменя и кеты, иерархической популяционной структуры, также эколого-генетического менеджмента природных популяций (их эксплуатации, воспроизводства, охраны).

## **БЕСКИСЛОРОДНАЯ СРЕДА И РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ METAZOA**

**Журавлев А. Ю.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Кафедра биологической эволюции, биологический факультет,  
Россия, Москва, 119234  
E-mail: ayzhur@mail.ru*

Седиментологические и геохимические признаки указывают на преобладание аноксических (бескислородных) обстановок в морях эдиакарского и даже кембрийского периодов. К первым относятся обширные напластования первичных доломитов и фосфоритов, формирование которых происходит либо в сульфидной среде, либо на границе перехода от аноксических обстановок к более насыщенным кислородом. Ко вторым — данные по распределению стабильных изотопов йода, отчасти серы и углерода, а также по соотношению активных форм железа к общему содержанию этого элемента в осадочных морских отложениях, а также насыщенность этих отложений органическим веществом.

Тем не менее, столь неблагоприятная для современных многоклеточных животных среда практически не сказалась на эволюции Metazoa. Те группы, которым требовался относительно высокий приток кислорода, например, животные с биоминеральным скелетом, обитали в верхних слоях водной толщи, аэрируемых благодаря ветровому перемешиванию



с воздушной средой. Другие, вероятно, приспособились выживать при низких поступлениях кислорода. Так, многие эдиакарские «вендобионты», несмотря на размеры (длину или высоту) в несколько десятков сантиметров, имели соотношение поверхности к объёму тела, сравнимое с таковым у крупных осмотрофных бактерий, что позволяло им не только питаться осмотическим путём, но осуществлять интенсивный газообмен с внешней средой.

В последующем, кембрийском, периоде, уровень кислорода несколько повысился, о чём свидетельствуют не только существенные изменения в седиментологической и изотопной летописи, но и массовое появление животных со сложным биоминеральным скелетом, а также разнообразных хищников. Однако во многих морских бассейнах глубина аэрируемой водной толщи по-прежнему оставалась незначительной. Вполне возможно, что именно с этим связано преобладание в кембрийских морских сообществах губок и экдисозой — животных с низким порогом потребления кислорода, а также мелкоразмерных форм. Лишь в ордовикском периоде заметно возрастают как средние размеры животных, так и уровень их активности.

## **ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ МОРФОТИПА СОВРЕМЕННЫХ ВЕЕРОХВОСТЫХ ПТИЦ (ORNITHURAE)**

**Зеленков Н. В.**

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,*

*Россия, Москва, 117647*

*E-mail: nikita.zelenkov@gmail.com*

Примитивные представители эволюционной линии веерохвостых (Aves: Ornithurae), включающей в том числе всех современных птиц, впервые появляются в палеонтологической летописи в раннем мелу — примерно в одно время с представителями примитивных вымерших линий, таких как Sapeornithidae, Jeholornithidae, Confuciusornithidae, Mystriornithidae и Enantiornithes. При этом уже древнейшие раннемеловые Ornithuromorpha (более высокая клада, включающая Ornithurae и их ближайших

родственников) характеризуются в целом современным типом строения скелета, позволяющим сближать их с ныне живущими птицами. Это указывает на стабильность морфотипа Ornithurae на отрезке времени с раннего мела по современность, однако детали эволюционного формирования морфотипа современных птиц остаются полностью неизученными. Иногда считается, что веерохвостые птицы берут начало от каких-то ненайденных архозавров или от также не найденных примитивных птиц. Эти точки зрения не учитывают тот факт, что морфологически наиболее близкие к веерохвостым формы известны среди Enantiornithes — группы, обычно считающейся сестринской к Ornithurae. Предложена новая гипотеза, согласно которой морфотип Ornithurae сложился именно на базе морфотипа энантиорнисовых птиц (Enantiornithes), которые в этом случае становятся парафилетической группой. Эта гипотеза поддерживается находками представителей семейства Pengornithidae, которые в настоящее время рассматриваются как примитивные представители Enantiornithes. Pengornithidae, действительно, совмещают общий энантиорнисовый тип строения скелета (например, характер консолидации окостенений) с рядом продвинутых черт, отличающих их от других энантиорнисов, но зачастую общих с веерохвостыми (мелкие многочисленные зубы, укороченный пигостиль, веерообразный хвост, характерное строение грудины, продвинутое строение плечевого пояса, наличие глобулярной головки плечевой кости и др.). В настоящее время сходство Pengornithidae с веерохвостыми рассматривается отчасти как пример параллельной или конвергентной эволюции, либо как унаследование ими черт, общих для Ornithurae и Enantiornithes. Однако признание Pengornithidae примитивными энантиорнисами (в традиционной трактовке) предполагает дивергентную эволюцию продвинутых энантиорнисов по ряду важнейших признаков, таких как строение коракоидно-плечевого сочленения. В то же время выдвигаемая альтернативная гипотеза (помещение Pengornithidae в основание филогенетического ствола Ornithuromorpha) позволяет предполагать формирование плечевого сустава современного типа и веерообразного хвоста единственный раз в эволюции птиц. Это также объясняет сохранение отдельных энантиорнисовых признаков у некоторых примитивных веерохвостых (Archaeorhynchus, Schizoura). В рамках данной гипотезы общее сходство Pengornithidae с энантиорнисами также рассматривается как плезиоморфное.

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОРУДИЙНЫХ ДЕЙСТВИЙ ПРИМАТОВ И ПТИЦ

**Зорина З. А., Мандрико Е. В.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: zorina\_z.a@mail.ru*

Важнейшее значение для ответа на вопрос об эволюционных предпосылках мышления человека имела разработка экспериментальных подходов к его решению. основополагающую роль здесь сыграли работы В. Келера (1925, 1930). Он не только высказал представление о структуре акта мышления животных, которое соответствует современным представлениям о структуре акта мышления человека (Лурия, 2003), но сформулировал требования к экспериментам, которые выявляли бы именно такие акты поведения. Он разработал удачную модель для изучения этого психического процесса — задачи, для решения которых требуется употребить (или даже изготовить или модифицировать) некий посторонний предмет — «орудие». Главная особенность этих задач состояла в том, что по своей природе они могли быть решены экстренно — за счёт «мысленного анализа их структуры» — и не требовали предварительных проб и ошибок. Механизм их решения был назван «инсайтом» (проникновение или озарение).

С момента работ В. Келера (1925, 1930) и при многочисленных их повторениях (Павлов, 1947; Новосёлова, 2001; 2003; Фирсов, Чиженков, 2004) способность к решению таких задач была выявлена у человекообразных обезьян, но не была обнаружена у остальных (не столь высокоорганизованных) приматов (Visalberghi 1997; Новосёлова, 2001; 2003; Фирсов, 1987), а также у других млекопитающих. И лишь позднее появились данные о наличии такого поведения у дельфинов (Reiss, Marino, 2001) и у слонов (Plotnick et al., 2006; Foerder et al., 2011).

Показано, что орудийная деятельность человекообразных обезьян не ограничивается хрестоматийными примерами «инсайта» при использовании палок и ящиков для достижения удаленной пищевой приманки. В условиях эксперимента они могут достигать цели в разнообразных

ситуациях с помощью самых разнообразных предметов (вода, камни, ключи от замков и т. д.), как предложенных экспериментатором (Mendes et al., 2007), так и не замеченных им, но выявленных самими обезьянами (Фирсов, Чиженков, 2003, 2004). Одну и ту же задачу они могут решать разными способами, а один и тот же предмет использовать в разных целях, как показали В. Келер (1930) и Фирсов, Чиженков (2004) — у шимпанзе и Vancatova (2008) — у горилл.

К настоящему времени феномен орудийной деятельности человекообразных обезьян изучен не только психологами и физиологами, но и этологами. Важные данные получены при наблюдениях за группой горилл в Пражском зоопарке, которая в 2005—2013 годах имела состав, близкий к составу групп, образуемых гориллами в природных условиях. Видеорегистрация их поведения на протяжении более чем 10 лет показала, что гориллы регулярно употребляют подручные предметы для решения самых разных задач, связанных не только с пищевой, но и с другими потребностями.

Наблюдения этологов за поведением человекообразных обезьян в природе показывают, что употребление орудий вносит реальный вклад в обеспечение адаптивности поведения. Первые свидетельства этого были получены Дж. Гудолл, которая ещё в начале 1960-х гг. обнаружила, что шимпанзе повседневно применяют палки и камни, а также зафиксировала ряд эпизодов применения орудий в совершенно новых и уникальных ситуациях, когда поведение обезьян осуществлялось по механизму «инсайта» (Гудолл, 1992).

Наблюдения этологов выявили также, что применение определенных орудий в некоторых популяциях составляют присущий всем ее членам способ добывания пищи. Речь идет о разных способах разбивания орехов (McGrew, 2003, 2010) и «ужения» термитов, которые относят к поддержанию «культурных традиций». Благодаря Pan African Programme: The Cultured Chimpanzee (PanAf. Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology), которая объединяет более 40 работающих в Африке приматологов, у шимпанзе регулярно обнаруживаются новые традиции применения орудий (например, ужение водорослей палками), а также другие (не орудийные) виды манипулирования предметами.

Описаны также и традиции применения орудий в отдельных популяциях не только человекообразных, но и низших обезьян (макаки-

крабоеды, бородатые капуцины). Последние не способны к самостоятельному изобретению способов употребления орудий («инсайт»), но могут перенимать путём подражания изобретенную кем-то инновацию.

Сравнительные исследования показали, что представители других отрядов, которые обладают крупным мозгом — дельфины (Reiss, Marino, 2001) и слоны (Plotnik et al., 2006; Foerder et al., 2011) — также имеют зачатки орудийной деятельности.

Вопрос о возможности использования орудий птицами долгое время представлялся парадоксальным, учитывая анатомию их конечностей, а также лишь недавно (Jarvis et al., 2005; Olkovitz et al., 2016) пересмотренное представление о примитивности их мозга.

Оказалось, что зарегистрированы эпизоды спонтанного использования орудий в новой ситуации без проб и ошибок («инсайт») высокоорганизованными представителями класса птиц — врановыми (Jones, Kamil, 1973; Weir et al., 2002; Rutz et al., 2016 и др.) и попугаями (Auersperg, et al., 2011, 2012, 2016; Huber, Gyula, 2006).

В докладе будет показано, что структура и возможности орудийного поведения птиц в целом сходны с таковыми человекообразных обезьян. Т. обр., несмотря на независимые пути развития в филогенезе, птицы и млекопитающие достигли не только сходных спектров наиболее сложных когнитивных способностей (Зорина, Смирнова, 2011, 2013; Зорина, Обозова, 2011, 20113), но и сходства в способности к инновационному использованию орудий и во включении этих инноваций в реальное приспособительное поведение (благодаря подражанию и формированию культурных традиций).

*Поддержано грантом РФФИ № 16-04-01169, тема Госрегистрации «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» NAAA-A16-116021660055-1.*

## **МАТРИЧНЫЙ ПРИНЦИП И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ**

**Инге-Вечтомов С. Г.**

*СПб филиал Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
кафедра генетики и биотехнологии СПбГУ,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: ingevectomov@gmail.com*

Развитие теории эволюции в XX в. шло параллельно смене парадигмы генетики: от менделизма к матричному принципу. Последний подразумевает некоторые общие характеристики процессов воспроизведения генетического материала и экспрессии генетической информации, объединяемых регуляцией в разноуровневых по своей организации биологических системах (от молекулярного до экосистемного). Неоднозначность и коррекция, наблюдаемые в матричных процессах, характерны и для образования клеточных органелл и клеток, популяций и экосистем, формируя уровень изменчивости, оптимальный для продуктивного естественного отбора.

## **НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ Н. И. ВАВИЛОВА В ПРОСТРАНСТВЕ СОВРЕМЕННЫХ ИСТОРИКО-НАУЧНЫХ ДИСКУССИЙ**

**Колчинский Э. И.**

*Институт истории естествознания и техники С. И. Вавилова РАН,  
сектор истории эволюционной теории и экологии,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: ekolchinsky@yandex.ru*

Н. И. Вавилов известен во всём мире не только достижениями в различных отраслях биологии, включая эволюционную теорию, но и тем, что мужественно противостоял Т. Д. Лысенко, воззрения и деятельность которого стали символами псевдонауки в XX в. и получили названия «лысенкоизм» и «лысенковщина» соответственно (Kolchinsky, 2014, 2017). В постоянно пополняющейся литературе о Н. И. Вавиллове (Есаков, 2008;

Pringle, 2008, Nabhan, 2011; Гончаров, 2013; Глазко, 2014) остаётся не до конца прояснённым вопрос, почему в дискуссии Н.И. Вавилова и Т.Д. Лысенко власть признала политически значимыми архаичные воззрения Т.Д. Лысенко и на их продвижение тратила громадные материальные и идеологические ресурсы. Лысенкоизму как мировому феномену в период «холодной войны» за последнее десятилетия были посвящены симпозиумы историков науки в Нью-Йорке (2009), Токио (2012), Вене (2012), Праге (2014, 2016) и Рио-де-Жанейро (2017), выпуски журналов «Историко-биологические исследования» (2011, № 2; 2015, № 2), *Journal of the History of Biology* (2012, № 2). В прошлом году известный историк науки Л. Грэхем опубликовал книгу «Дух Лысенко: Эпигенетика и Россия» (Graham, 2016). Недавно вышли два тома коллективной монографии «Полемика вокруг Лысенко как глобальный феномен: генетика и агрокультура в Советском Союзе и в других странах» (deJong-Lambert, Kremmentsov, 2017).

Интерес историков науки к противостоянию Н.И. Вавилова и Т.Д. Лысенко обусловлен и тем, что участились попытки переписать трагические страницы истории советской биологии. Как в прежние времена рекламируются практические «успехи» Т.Д. Лысенко, а Н.И. Вавилова обвиняют в отрыве от реальных проблем сельского хозяйства, в пустопорожном теоретизировании и в политизации научных исследований. Вот почему важно исследовать социально-культурный контекст нападок на Н.И. Вавилова в современной России и ещё раз с учётом последних научных достижений осмыслить теоретическое и практическое значение его трудов, нацеленных на мобилизацию генетических ресурсов биосферы для повышения урожайности растений и ликвидации голода.

Характерно, что в числе первых с претензиями на «трезвое» переосмысление научного наследия Н.И. Вавилова в последние годы выступили авторы, далекие от биологии, но ищущие в её прошлом оправдание сталинизма. Бывший директор ферросплавного завода Ю. Мухин опубликовал книгу «Генетика — продажная девка: познание мира или кормушка» (2006). С. Миронов, именующий себя то медиком, то генетиком, выпустил книги: «Дело генетиков (2008)», «Лженаука генетика: Чума XX века» (2010)». «Почему Сталин защищал Т.Д. Лысенко» (2011) и др. К ним присоединились дипломированные доктора сельскохозяйственных, медицинских и даже биологических наук.

Особую активность проявлял заведующий кафедрой селекции и семеноводства Государственного аграрного университета Санкт-Петербурга В. И. Пыженков, обвинявший Н. И. Вавилова в научной и практической бесплодности, в путешествиях по миру ради развлечений, в бесцельных тратах государственных средств, в невыполнении взятых обязательств и т. д. (Пыженков, 2006, 2008). Доктор сельскохозяйственных наук, овощевод П. Ф. Кононков не столько доказывает истинность идей Т. Д. Лысенко, сколько представляет его подлинным патриотом, гуманистом, хранителем православия и великим учёным, опередившим своё время (Кононков, 2014). Деятельность же Н. И. Вавилова и других генетиков он расценивает как результат всемирного антироссийского заговора. Опираясь на подобные аргументы, энтомолог, профессор МГУ А. И. Шаталкин (2015, 2016) опубликовал две книги с обвинениями в адрес Н. И. Вавилова и генетиков как агентов американского империализма, сионизма и троцкизма. Стиль аргументации авторов, их высокая активность, поддержка со стороны ряда средств массовой информации и некоторых правительственных ведомств создают впечатление координируемой акции.

В кампанию реабилитации Т. Д. Лысенко как некой альтернативы воззрениям Н. И. Вавилова включились даже видные генетики, снабжавшие свои рассуждения ссылками на эпигенетику, прионы, мобильные диспергированные гены теорию стадийного развития и тем самым вводившие дискуссию как бы в академическое пространство (Животовский, 2014). Это вызвало всплеск рецензий, интервью, писем в журналах и в СМИ. С критикой адептов Т. Д. Лысенко выступили биологи и историки науки (Г. А. Базыкин, С. А. Боринская, М. С. Гельфанд, В. И. Глазко, М. Д. Голубовский, В. А. Драгавцев, А. И. Ермолаев, И. А. Захаров-Гезехус, С. Г. Инге-Вечтомов, А. А. Лисицын, В. И. Муромец, Е. С. Резник, В. Н. Сойфер, М. Таугер, Э. В. Трускинов, Т. И. Соколова, А. М. Юсуфов и др.). Критике «неолысенковщины» было посвящено заседание Президиума ВОГИС в июне 2015 г., XII Вавиловские чтения в Институте общей генетики РАН, заседания Учёных советов Всероссийского института растениеводства РАН и Института океанологии РАН и др. Телеканал «Культура» показал фильм «Трофим Лысенко», который ещё раз продемонстрировал его зловещую роль в судьбе Н. И. Вавилова, а также провал всех агротехнических рекомендаций «народного академика».



На сегодня нет историко-научных оснований для переоценки деятельности Н. И. Вавилова как учёного и организатора науки. Критика его идей в духе прошлых идеолого-политических обвинений связана с намерениями вновь вовлечь власть в дискуссии, где к прежним обвинениям генетиков в бесплодности и в пропаганде чуждой науки добавлены невежество, шарлатанство, создание мафиозных структур и русофобия (Колчинский, 2015). В основе современных нападков на Н. И. Вавилова лежат социально-экономические и идеолого-политические, а не научные причины. В его дискредитации заинтересованы круги, нацеленные на приватизацию «вавилонского наследия» бывшей РАСХН (зданий, опытных станций, угодий), а также жаждущие реванша ученики и родственники лысенкоистов. Авторы пролысенковских «трудов» руководствуются разными мотивами, но все они далеки от сути событий и реалий «дела Вавилова и Лысенко». В дискуссиях, сотрясавших отечественную биологию с конца 1920-х гг., именно Н. И. Вавилов показал, что только хорошая теория, построенная на материалах экспедиционных, опытно-полевых и лабораторных исследований, позволяет решить глобальную проблему продовольственной безопасности. Справедливость этой установки доказана историческими судьбами его концепций об иммунитете растений (1913), о гомологических рядах наследственной изменчивости (1920), о центрах происхождения культурных растений (1925), на базе которых были разработаны биогеографические и генетико-экологические принципы поиска и подбора исходного материала для селекции. В то же время трагическая судьба Н. И. Вавилова свидетельствует о том, сколь важна для учёного поддержка властей и общества для практической реализации научных проектов.

## **ДИНАМИКА МОРФОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ. ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

**Мина М. В.**

*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: mvmina@bk.ru*

Разнообразие организмов воспринимается и оценивается, прежде всего, как разнообразие морфологическое. При этом, если речь идёт о позвоночных (в частности, о рыбах), рассматривается морфологическое разнообразие половозрелых особей и наибольшее внимание уделяется совокупностям особей, чётко различающимся по морфологическим признакам.

Термин, используемый для обозначения таких совокупностей — морфотип, не предполагает определённого популяционного или таксономического статуса совокупности.

Динамика морфотипического разнообразия определяется тремя процессами:

- 1) увеличением числа морфотипов,
- 2) сохранением морфотипов,
- 3) уменьшением числа морфотипов.

Увеличение морфотипического разнообразия локальной фауны происходит в основном в результате вселений, а уменьшение — в результате локального вымирания. Увеличение морфотипического разнообразия таксона происходит исключительно в результате возникновения в составе локальных фаун морфотипов, получивших таксономический ранг, и потому его оценка в значительной мере зависит от позиций таксономистов.

Скорость обособления морфотипа, оцениваемая числом поколений, может варьировать в широких пределах. В первом же поколении потомки (все или некоторые) могут иметь морфотип иной, чем родители. Считается, что «мгновенное» (за одно поколение) возникновение нового морфотипа происходит, как правило, за счет модификационной изменчивости (фенотипической пластичности). Скорость образования морфоти-

па и скорость видообразования – не одно и то же, если иметь в виду образование биологических видов, но и та, и другая не постоянны. В разных локальных фаунах разнообразие создается за счет морфотипов, представляющих разные таксоны. Так, в Амазонии особенно разнообразны харациновые и сомы, в Арктике — лососевые и т. д. Большое морфотипическое разнообразие локальной фауны может быть следствием не столько интенсивной диверсификации, сколько сохранением и/или низким темпом вымирания.

Развитие эволюционной теории характеризуется усложнением представлений о путях и механизмах эволюции. Долгое время доминировала концепция «географического (аллопатрического) видообразования» (Майр, 1968), и все наблюдаемые ситуации рассматривались в свете этой концепции. В соответствии с ней возникновению морфологических различий необходимо предшествует репродуктивная изоляция популяций. Сегодня очевидно, что этот способ видообразования не единственный. Имеются убедительные свидетельства симпатрического видообразования, причем видообразование может начинаться как симпатрическое и продолжаться как аллопатрическое (Kondrashov & Mina, 1986). Следует различать «вынужденную» и «спонтанную» аллопатрию (Мина, 1986). В первом случае имеет место физическое географическое разобщение популяций, во втором — разобщение, определяемое свойствами самих организмов. Формирование морфотипов при симпатрической дивергенции происходит значительно быстрее, чем при аллопатрической и начинается в отсутствие репродуктивной изоляции.

Примеры быстрого (на временных интервалах порядка 104 лет) формирования морфотипов дают «флоки видов» (точнее — «флоки форм»). Они могут возникать в результате симпатрической дивергенции или в результате «микроаллопатрического видообразования». История изучения флотов крупных африканских усачей (Мина и др. 2011) показывает, что различить эти варианты бывает трудно, равно как трудно бывает решить, представляют ли морфотипы репродуктивно изолированные самовоспроизводящиеся популяции (биологические виды) или проявления фенотипической пластичности. Флоки рассматриваются как дефинитивное состояние и предполагается, что формы флота возникли одновременно, между тем возможно, что разные формы находятся на разных стадиях

дивергенции. Не исключено, что развитие флота может быть обратимо, а в каких-то случаях формы флота могут обрести независимость и дать начало макродивергенции («supralimital specializations», Myers, 1960).

Считалось, что эволюционно значимы только необратимые изменения морфотипа, модификационные же изменения обратимы и потому эволюционного значения не имеют, но всё больше исследователей полагают, что такие изменения могут становиться необратимыми вследствие «генетической ассимиляции», и всё больше внимания уделяется «скрытой изменчивости» (West-Eberhard, 2003; Pegliucci et al., 2006; Levis & Pfennig, 2016; Shneider et al. 2016). «Степень обратимости» может быть разной у потомков одних и тех же особей (Mina et al. 2012).

Чтобы составить представление об изменениях морфотипического разнообразия на временных интервалах, многократно больших, чем период наблюдения, приходится прибегать к процессуальным реконструкциям (Мейен, 1984: Мина, 1986).

Прогрессу эволюционных исследований мешают увлечение универсальными решениями (единая концепция вида, единый алгоритм видообразования) и необоснованные экстраполяции результатов, полученных на отдельных «модельных» объектах.

Актуальные задачи:

- 1) интенсификация исследований в естественных условиях, увеличение числа изученных ситуаций и тем самым увеличение сферы использования процессуальных реконструкций;
- 2) расширение круга экспериментальных объектов, создание адекватной экспериментальной базы, проведение скрещиваний, наблюдения за размножением;
- 3) исследование онтогенетических траекторий, а не только терминальных стадий развития, представленных морфотипами.

## ГРУППОВЫЕ АДАПТАЦИИ И ГРУППОВОЙ ОТБОР

Северцов А. С.

*Биологический факультет Московского государственного  
университета им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: asevertsov@yandex.ru*

Локальная плотность популяций обычна для многих рыб, амфибий, птиц и мелких млекопитающих. Агрегация привлекает хищников — основного фактора неселективной элиминации в стаях стайных рыб, стаях мелких птиц, агрегациях расселяющихся сеголеток бесхвостых амфибий и мелких грызунов. Очень высокое сходство внешних фенотипических признаков свойственно одновидовым стаям рыб и мелких птиц. Агрегация адаптивна. Она облегчает локомоцию и обнаружение обильных источников пищи, неравномерно распределённых в пространстве. Эффект «множества глаз» облегчает обнаружение опасности. Фенотипический, включая поведенческий, мономорфизм затрудняет хищнику выбор жертвы. Атака хищника часто безрезультатна. Групповая атака хищников дезорганизует защитное маневрирование стаи и повышает эффективность охоты. В этих условиях основное значение имеет «эффект разведения». Чем более многочисленна агрегация, тем выше вероятность выживания любого члена этой агрегации. «Эффект разведения» свойственен любым скоплениям, независимо от степени фенотипического сходства составляющих его организмов, при условии их равной доступности для хищников. Эта особенность свойственна многим колониям птиц, дисперсии молодых мелких грызунов, сеголеткам бесхвостых амфибий, покидающим нерестовый водоём.

Агрегация — это адаптация к двум важнейшим факторам: добыванию пищи и защите от хищников. Чем крупнее агрегация, тем выше её адаптивная ценность. Внутри агрегации приспособленность её членов одинаковая, но шансы на выживание каждой особи тем выше, чем больше численность агрегации, чем больше «эффект разведения». Приспособленность крупных объединений выше, чем менее многочисленных. В больших

агрегациях выше репродуктивный успех и, соответственно, вклад агрегации в численность следующего поколения. Это и есть групповой отбор, отбираются группы, а не составляющие их организмы.

## **РАЗМЕР ИМЕЕТ ЗНАЧЕНИЕ: СВЯЗЬ РАЗМЕРА СТРУКТУРЫ С ЕЁ СТАБИЛЬНОСТЬЮ В МОРФОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ**

**Синюшин А. А.**

*Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова, кафедра генетики,  
Россия, Москва, 119234  
E-mail: asinjushin@mail.ru*

Эволюционная биология развития на протяжении всей своей истории сосредотачивалась преимущественно на закономерностях изменения формы структур. Достижения генетики развития также в основном связаны с изучением механизмов дифференцировки в ту или иную конечную форму с возможностью «переключения» между траекториями развития. Количественные признаки зачастую сложны для изучения и подвержены значительному модифицирующему влиянию среды.

Интересным аспектом, во многом остающимся малоизученным, является тот компонент изменчивости, который не сводится ни к действию среды, ни к наследственным факторам, ни к смене стадий развития. Этот вид изменчивости разные авторы называли «автономной», «реализационной» или «флуктуационной» изменчивостью. Наиболее известный её пример — флуктуирующая асимметрия, проявляющаяся в различном развитии правой и левой частей одной и той же структуры, «по умолчанию» воспринимаемой как симметричная. Иллюстраций подобного явления существует множество.

Одной из характеристик подобной изменчивости можно считать «эффект Яблокова-Ланде», постулированный в работе M. Soulé (Am. Nat. 120: 751–764). Суть его в том, что чем крупнее структура организма, тем меньше уровень её изменчивости, выражаемый как коэффициент вариации. Подобная изменчивость была названа самим Soulé «алломерической», но серьезного развития идея не получила.

Характерно, что все примеры, приводимые в подтверждение идеи «алломерической изменчивости», заимствованы из морфологии и морфогенеза животных. В то же время именно растения являются интересной моделью для анализа связи между размерами и стабильностью воспроизведения в онтогенезе. Во многом это связано с тем, что организм растений содержит много сериально гомологичных структур (междоузлий, листьев, листочков сложного листа, плодолистиков в гинецее, семязачатков в плодолистике и т. д.). Число этих структур редко бывает фиксировано в морфогенезе жёстко. В пределах одной особи развиваются листья с разным числом листочков (гетерофиллия), цветки с разной мерностью, соцветия с разным числом цветков и разным порядком ветвления. Благодаря этой «узаконенной» нестабильности, растения представляются чрезвычайно интересным объектом для изучения стабильности морфогенеза и факторов, влияющих на неё.

В ходе работы были изучены сложные листья разного строения у нескольких родов (*Tamarindus*, *Lathyrus*, *Vicia* — Fabaceae; *Rosa* — Rosaceae). Было показано, что в целом «эффект Яблокова-Ланде» справедлив для этих структур: более крупные листочки отличаются большей стабильностью. Однако если терминальный листочек (*Rosa*), он оказывается существенно менее стабильным, чем латеральные листочки сходного размера. Вообще для растений характерно большее, чем в среднем для животных, разнообразие сериально гомологичных структур по их положению. Так, помимо дистальных и проксимальных, возможны латеральные и терминальные структуры (цветки в соцветии, листочки в сложном листе). Наши данные показывают, что в соцветиях многих видов терминальное положение цветка также оказывается сопряжено с его нестабильностью. Терминальный цветок зачастую отличается от латеральных мерностью — как в большую, так и в меньшую сторону.

Принято считать, что эволюция морфогенеза животных в целом направлена на присвоение каждой из них специальной функции. У растений примеров подобного тренда немного. Пожалуй, один из наиболее ярких — это стабилизация структуры цветка, связанная с его переходом к билатеральной симметрии (зигоморфии). Как правило, зигоморфный цветок специализирован к опылению насекомыми, его части взаимодействуют строго упорядоченным образом, а потому колебания в их числе

могут существенно искажать нормальное функционирование цветка в целом. Наши данные показывают, что зигоморфные цветки в среднем более стабильны, чем актиноморфные, что предполагает существование специальных механизмов их стабилизации.

Ещё одна закономерность изменчивости сериально гомологичных структур у растений заключается в том, что процесс разметки различных — с точки зрения геометрии — форм склонен к флуктуациям в разной степени. Так, разметка линейных объектов (например, зачатков листа) в целом, как кажется, должна демонстрировать эффект Яблокова-Ланде: чем крупнее зачаток листа, тем больше листочков могут быть заложены на нём в линейном порядке и тем более стабильной окажется дефинитивное число структур. В то же время разметка структур цветка происходит на полусферической флоральной меристеме (по сути, на окружности), и расчёт показывает, что с увеличением средней мерности круга его стабильность должна падать. Имеющиеся у нас результаты подтверждают это предположение.

Резюмируя, можно заключить, что в целом связь стабильности структур с их размерами у растений подчинена тем же закономерностям, что и у животных. Так, наблюдается эффект Яблокова-Ланде: более крупные структуры воспроизводятся в онтогенезе более точно. Однако, по сравнению с животными, в значительно большей степени играет роль положение структуры в серии гомологичных образований: терминальные структуры изменчивы гораздо больше, чем латеральные, даже если их абсолютные размеры близки. Немаловажны «особые свойства» структур: зигоморфные цветки стабильнее, чем актиноморфные цветки с той же мерностью. Кроме того, изменчивость структуры зависит от геометрического характера её разметки в ходе онтогенеза.

*Работа частично поддержана РФФИ (№ 15-04-06374).*



## **ФРАГМЕНТАРНОСТЬ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ СТЕРЕОТИПОВ КАК ВОЗМОЖНАЯ ОСНОВА РАСПРЕДЕЛЁННОГО СОЦИАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ И СООБЩЕСТВАХ**

**Резникова Ж. И.<sup>1,2</sup>, Пантелеева С. Н.<sup>1,2</sup>, Новиковская А. А.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Институт систематики и экологии животных  
Сибирского отделения РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091*

<sup>2</sup> *Новосибирский государственный университет,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: zhanna@reznikova.net*

Гипотеза распределённого социального обучения была предложена на примере экспериментального исследования охотничьего поведения муравьёв рода *Myrmica*, которые обычно являются сборщиками падали, но при массовом размножении ногохвосток почти полностью переключаются на активную охоту (Резникова, Пантелеева, 2015). Согласно нашей гипотезе для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов может быть достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов, если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы. Наличие «спящих» фрагментов программ создаёт у их носителей врождённую предрасположенность к совершению определённой последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно самых простых форм социального обучения. Мы назвали такое социальное обучение «распределённым», поскольку речь идёт, предположительно, о фрагментах поведенческих программ и о целостных программах, распределённых между разными членами популяции или сообщества. При изменении условий те группировки, в которых достаточно носителей нужных фрагментов поведенческих стереотипов, получают преимущества. Можно полагать, что многие ситуации, в которых разные виды животных осваивают альтернативные источники пищи и могут переключаться на них, основаны именно на распределённом социальном обучении. Для проверки этой гипотезы нужно найти ярко выраженный факультативный поведенческий стереотип, выявить в популяциях носителей отдельных фрагментов

такого стереотипа (или неполных стереотипов) и проверить, могут ли фрагменты достраиваться до целого на основе социального обучения. Это достаточно сложная задача, если речь идёт о позвоночных животных.

Мы предположили, что хорошей моделью для изучения распределённого социального обучения может служить факультативное охотничье поведение грызунов. В этой обширной систематической группе есть как специализированные хищники (например, кузнечиковые хомячки), так и эврифаги, у которых охотничье поведение проявляется факультативно, с различной степенью индивидуальной и популяционной изменчивости. В частности, стереотип охоты на подвижных насекомых был детально описан у зерноядной полевой мыши *Apodemus agrarius* (Panteleeva et al., 2013). В данной работе мы, в качестве первого этапа исследований, выявили фрагментарность охотничьих стереотипов у трех видов грызунов, ведущих общественный образ жизни.

Исследовались две семейные группы когтистых песчанок *Meriones unguiculatus* (13 и 16 особей), тувинские полёвки *Alticola tuvinicus* (39 особей) и плоскочерепные полёвки *A. strelzowi* (9 особей). Песчанки были приобретены у заводчиков, полёвки представляли второе-третье поколение потомков животных, отловленных в естественных условиях. Зверьки тестировались в одиночных ссаживаниях с подвижной добычей (мраморные тараканы). С помощью программы Noldus Observer XT 10.1 анализировались видеозаписи (по 10 тестов на каждую особь), которые служили основанием для выделения последовательностей элементов охотничьего стереотипа. У тувинских и плоскочерепных полёвок охотничье поведение по отношению к насекомым описано нами впервые.

Всего выделено 13 элементов охотничьего стереотипа: 4 «ключевых», без которых успешное завершение стереотипа невозможно («преследование бегом», «преследование шагом», «укус» и «захват передними лапами»), 4 «дополнительных» («принюхивание», «перехват добычи», «перенос добычи в зубах», «откусывание конечностей добычи») и 5 «шумовых», не имеющих значения для успешного завершения стереотипа («прыжок», «стойка без опоры», «стойка с опорой», «движение назад», «чистка»). У тувинских полёвок (около 20 % особей) в охотничьем поведении наблюдалось включение элемента, как бы заимствованного из запасающего поведения: зверёк переносил живую добычу в угол арены и

притаптывал лапами (что не мешало насекомому убежать). У полёвок, как и у других мышевидных грызунов (Левенец, 2016), поимка добычи начиналась с захвата зубами, с последующим перехватом передними лапами. У песчанок захват добычи осуществлялся передними лапами, после чего следовал укус. Подобный способ поимки добычи описан у хищных кузнечиковых хомячков и считается более прогрессивным по сравнению с захватом зубами (Langley, 1987).

Тестирование животных в разном возрасте показало, что у всех трёх видов охотничье поведение проявляется впервые в возрасте 30-32 дней. Шестимесячные когтистые песчанки (2 особи) и тувинские полёвки (3 особи), а также взрослые зверьки (2 песчанки в возрасте полутора лет, 13 тувинских полёвок в возрасте 2-2,5 лет и 2 плоскочерепные полёвки в возрасте 2 лет), впервые столкнувшись с насекомыми, продемонстрировали полный охотничий стереотип по принципу «всё и сразу». Это говорит о том, что, по крайней мере, часть особей в популяции обладает врождённым полным охотничьим стереотипом, и критический период для его созревания отсутствует.

«Прирождённых охотников», обладающих полным охотничьим стереотипом, оказалось 5 из 29 песчанок, 23 из 39 тувинских полёвок и 2 из 9 плоскочерепных полёвок. У песчанок выявлены особи (3 из 29 животных) с неполными стереотипами, в которых отсутствовал ключевой элемент поведения «укус»: после захвата лапами животное выпускало добычу, не нанося укуса, после чего теряло к ней интерес. У тувинских и плоскочерепных полёвок в неполных стереотипах отсутствовал элемент поведения «захват лапами»: после первого укуса добычи животное тут же отпускало её, не пытаясь остановить убегающую жертву лапами, и прекращало охоту. Во всех случаях отсутствие элементов мешало успешному завершению охоты.

У 5 из 29 песчанок и 2 из 39 тувинских полёвок фрагментарность стереотипа наблюдалась стабильно, и за все 10 предъявлений добычи достройки до полного стереотипа не происходило. У других животных со временем появлялись недостающие элементы, что приводило к успешному умерщвлению добычи: у песчанок полный стереотип проявлялся на 4-5 предъявление (3 из 29 животных), у тувинских полёвок — на 2-10 (6 из 39 животных), у плоскочерепных полёвок — на 6-10 (2 из 9 животных).

Таким образом, индивидуальная изменчивость охотничьих стереотипов у исследованных видов грызунов проявляется во фрагментарности поведенческих последовательностей, которая может выражаться как в отсутствии отдельных элементов, так и во включении элементов «постороннего» стереотипа: у тувинской полёвки «запасание» внедряется в «охоту». Образно выражаясь, стереотип «рвется» по одним и тем же «швам». Во всех наблюдаемых случаях эффективное охотничье поведение невозможно без достройки недостающих элементов или устранения «посторонних». У некоторых животных достройка стереотипа происходит за счёт индивидуального опыта. Предстоит выяснить роль социального обучения в оптимизации и, возможно, ускорении и синхронизации созревания охотничьего поведения в социальных группировках грызунов.

*Исследования поддержаны грантом РФФИ No. 17-04-00702*

## Секция ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

### Устные доклады

#### **ВИДЫ-ДВОЙНИКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ДИАГНОСТИКА, ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ, МЕХАНИЗМЫ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ, РОЛЬ В ИЗУЧЕНИИ ПРОБЛЕМ ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ГРЫЗУНОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И КАВКАЗА)**

Баскевич М. И.<sup>1</sup>, Потапов С. Г.<sup>1</sup>, Богданов А. С.<sup>2</sup>, Окулова Н. М.<sup>1</sup>,  
Миронова Т. А.<sup>1</sup>, Сапельников С. Ф.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем эволюции и экологии им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 117071

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>3</sup>Воронежский государственный заповедник им. М. В. Пескова,  
Россия, Воронеж, 394080  
E-mail: mbaskevich@mail.ru

На примере четырёх модельных групп грызунов, в составе которых были обнаружены виды-двойники (кустарниковые полёвки р. *Terricola*, обыкновенные полёвки надвидового комплекса *Microtus arvalis* s. l., мышовки групп *betulina* и «caucasica», р. *Sicista*), рассмотрены особенности **диагностики** и **изменчивости**, а также пути происхождения и механизмы сосуществования видов-двойников млекопитающих. Исследования проводили на основе комплексного подхода, включающего хромосомный, молекулярно-генетический (*cytb*, *IRBP*), фенетический, краниометрический анализы и др. Для каждой рассматриваемой модельной группы использован выборочный арсенал подходов, позволяющих решать конкретную задачу. В диагностике исследованных нами видов-двойников определяющую роль играют хромосомные маркеры, хотя

впоследствии были найдены и другие признаки (молекулярно-генетические, краниометрические и некоторые другие), позволяющие как различать виды-двойники, так и на новом уровне уточнять их внутривидовую структуру. **Механизмы сосуществования** видов-двойников рассмотрены на примере р. *Terricola* (на данной модели в т.ч. рассмотрены и механизмы репродуктивной изоляции) и надвидового комплекса *Microtus arvalis* s. l. Как правило, виды-двойники разделены биотопически. Так, например, на Кавказе *T. majori* населяет лесной пояс, а *T. daghestanicus* обитает в субальпийском поясе (исследовано 87 экз. из 19 пунктов Большого Кавказа). Однако в ряде случаев их ареалы перекрываются в отсутствие гибридизации в местах контакта. В числе механизмов, поддерживающих видовую целостность в местах контакта видов-двойников *T. majori* (2n=54, NF=60) и *T. daghestanicus* (2n=54, NF=58), следует упомянуть видовые особенности кариотипов (постзиготические изолирующие механизмы), а также формы и размеров сперматозоидов (презиготические механизмы). Второй рассмотренной моделью является надвидовой комплекс *Microtus arvalis* s. l. У составляющих его сосуществующих видов-двойников *Microtus rossiaemeridionalis* и *M. arvalis*, включая формы *arvalis* и *obscurus* последнего вида, одним из механизмов, обеспечивающих их обособленность в местах контакта, может служить пищевая специализация. Исследована выборка (n=26) *M. arvalis* s. l. из лесостепи Центрального Черноземья. Видовая принадлежность полёвок была установлена кариологически. Для определения состава растений и их частей, употребляемых полёвками в пищу, использовали микростологический кутикулярно-копрологический анализ непереваренных остатков. Определено 4 968 растений. Кроме состава растений исследовали предпочтения к их вегетативным (стебли, листья, побеги) и генеративным (семена, цветки, колоски, бутоны) частям. Всего дифференцировано 3 432 частей растений. Достоверные межвидовые различия (использован метод однофакторного дисперсионного анализа для качественных признаков) обнаружены только по предпочтениям к вегетативным или генеративным частям растений, тогда как различия, выявленные по составу растительных кормов в питании видов-двойников и кариоморф *M. arvalis*, зависят не от видовой принадлежности полёвок, а от места их обитания. Спорный вопрос о **происхождении сосуществующих видов-двойников** — в результате симпатрического

видообразования (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Воронцов, 1999 и пр.) или же их изначальном аллопатричном формировании с последующим перекрыванием ареалов при расселении (Майр, 1968; Степанян, 1972, и др.) — рассмотрен на модели симпатричных на Кавказе видов-двойников *Terricola majori* и *T. daghestanicus* в сравнении их с аллопатричными восточно-европейскими формами подземной полёвки *T. subterraneus*. Полученные результаты, основанные на использовании методов дифференциальной окраски хромосом (G-, C-banding) и секвенировании гена *cytb* мтДНК, противоречат выделению понтийско-кавказской группы видов, тогда как по результатам исследования неметрических признаков черепа (фенетический анализ) кавказские виды-двойники попадают в один кластер. Выявленное противоречие между генетическими и краниологическими данными рассматривается в поддержку аллопатрического пути происхождения кавказских видов-двойников *Terricola*, согласуясь с гипотезой возвратного изоморфизма. **Пути происхождения аллопатричных видов-двойников** рассмотрены на двух моделях: *Sicista* групп «caucasica» (=одноцветные мышовки Кавказа) и *betulina*. Группа «caucasica» объединяет 6 хромосомных форм, рассматриваемых в рамках 4-х криптических видов, эндемиков Кавказа, которые характеризуются аллопатричным распространением в субальпийском поясе: *S. caucasica* (2n=32, NF=48, 2n=32, NF=46), *S. kluchorica* (2n=24, NF=48), *S. kazbegica* (2n=42, NF=52, 2n=40, NF=50), *S. armenica* (2n=36, NF=52). По результатам сравнительного кариологического исследования 50 особей (рутинная, G-, C-, AgNOR-окраска хромосом), секвенирования генов *cytb* (n=8) и *IRBP* (n=9), а также краниометрии (n=66) с использованием кластерного анализа, нами подтверждена видовая дифференциация одноцветных мышовок Кавказа и их подразделённость на западную и восточную группы. Этот результат, вероятно, связан с событиями плейстоценовой истории. Он не противоречит гипотезе рефугиумов и может рассматриваться в рамках аллопатрической модели формообразования и становления географически замещающих друг друга видов-двойников *Sicista* группы «caucasica». При использовании того же методического арсенала для видов-двойников *Sicista* группы *betulina* (*S. betulina*, n=17 и *S. strandi*, n=48) из Восточной Европы подтвержден аллопатрический путь их происхождения, и рассмотрена возможная роль плейстоценовых рефугиумов в формировании

межвидовой дифференциации и внутривидовой структуры. Незавершенность процесса видообразования рассмотрена на модели парапатричных 46-хромосомных форм надвидового комплекса *Microtus arvalis* s. l. (=видов-двойников? полувидов? видов *in statu nascendi*? внутривидовых форм *M. arvalis*?). Представлены и обсуждены результаты кариотипического и молекулярного (*cytb*, *p53*) анализов по контакту и гибридизации этих форм на территории Центрального Черноземья. Также обсуждается применимость биологической, филогенетической и генетической концепций вида к рассматриваемым моделям видов-двойников.

*Исследование поддержано грантом РФФИ (№ 16-04-00032а).*

## **ЭВОЛЮЦИОННАЯ СИНЭКОЛОГИЯ, КОНЦЕПЦИЯ МОРФОНИШИ И СИМПАТРИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ**

**Васильев А. Г., Васильева И.А.**

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144  
E-mail: vag@ipae.uran.ru*

Проблемы синэкологии часто лежат вне интересов эволюционистов, хотя эволюционные процессы осуществляются в биотических сообществах и во многом, если не во всех отношениях, ими контролируются и направляются (Джиллер, 1988; Жерихин, 2003; Северцов, 2005; Чернов, 2005). При этом прогнозируется высокая вероятность наступления в XXI в. региональных ценотических кризисов при усилении климатических и антропогенных изменений среды (Жерихин, 2003; Павлов, Букварева, 2007; Sutherland et al., 2013). Ситуация осложняется проникновением в сообщества чужеродных инвазионных видов (Saul, Jeschke, 2010). Опасность быстрой перестройки сообществ обусловлена открытием транс-генерационной наследуемой передачи измененных вследствие экологического стресса эпигенетических профилей ДНК, задающих определенные морфогенетические изменения (Jablonka, Raz, 2009). Все эти факторы способствуют ускорению эволюционных перестроек сообществ и их видовых компонентов (Sutherland et al., 2013). Поэтому задачей ближайшего будущего



следует считать внедрение в синэкологию методов сопряженного анализа ценопопуляций симпатрических видов, обеспечивающих переход к *эволюционной синэкологии* и нацеленных на разработку двухуровневых популяционно-ценотических методов оценки состояния сообществ и морфогенеза их видовых компонентов в измененной среде, а также прогнозирование кризисных ценотических явлений (Васильев и др., 2010, 2013; Alberti, 2015). Эволюционная синэкология в первую очередь должна опираться на модели в виде таксоценов (Hutchinson, 1967) и формирующих их ценопопуляций симпатрических видов. Таксоцены — локальные сообщества таксономически близких симпатрических видов, приуроченных к определённому биотопу и выполняющих сходные экологические функции (Васильев и др., 2010). Для решения проблем эволюционной экологии и синэкологии нами предложена концепция морфологической ниши — *морфониши* (МН) как элемента многомерной экологической ниши Хатчинсона. Термин «морфониша» (как аналогия экологической ниши) использован Ю. В. Чайковским (2010), а для описания эллипсоидов рассеивания ординат видов в морфопространстве — А. Ю. Пузаченко и А. В. Абрамовым (2011) на примере кунных. По нашим представлениям, *морфониша* как отдельной особи, так и популяции (группы особей) характеризует потенциальные и реализованные в онтогенезе динамические преобразования фенома. Феном формирует ценотически и эволюционно сбалансированные ресурсы морфофизиологического жизнеобеспечения особи, популяции и вида и в таком понимании представляет собой первичную экологическую нишу, являясь её частью — морфологической нишей или морфонишей (МН). В разных условиях в пределах таксоцена МН симпатрических видов могут занимать разные гиперобъёмы в морфопространстве, отражать его адаптивную динамику и величину морфоразнообразия (morphological disparity). Эти сопряжённые взаимодействия из года в год, апробируясь на ценотическом уровне, могут обеспечить перестройки МН и потенциальные эволюционные трансформации феномов ценопопуляций симпатрических видов.

При антропогенном ослаблении регуляторной функции сообществ возникает проблема быстрого симпатрического формообразования, которая может быть решена в рамках эволюционной синэкологии методами геометрической морфометрии, позволяющими отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, моделировать

морфогенетические перестройки фенотипа (Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2013). При такой интерпретации объём занимаемого морфопространства (morphospace) будет пониматься как область возможных морфогенетических реакций и фенотипических состояний в пределах морфониши.

Примером быстрого симпатрического формообразования является изолированный озёрный флок 15 эковидов (термин М.В. Мины) усаечей *Labiobarbus* оз. Тана в Эфиопии, возникший в течение 15-17 тыс. лет. За это время в озере с малым числом видов рыб возникло подобие двух морфологически дифференцированных «семейств». Проведённая нами ординация формы тела и головы 15 эковидов методами геометрической морфометрии выявила в общем морфопространстве их разделение на два подпространства — морфониши, соответствующие 8 рыбадыным и 7 нерыбадыным эковидам. Молекулярно-генетический анализ показал, что все эковиды относятся к виду — *L. intermedius* (de Graaf et al., 2010). При выращивании молоди трех дифференцированных эковидов в одних и тех же аквариумах различия их фенотипов устойчиво сохранялись (Мина, Шкиль, 2014). Причиной явления могут быть (по мнению М.В. Мины и А.Г. Васильева) быстро возникшие транс-генерационно наследуемые изменения эпигенетических профилей (Jablonka, Raz, 2009), параметризующие морфогенез эковидов. Другой пример — быстрое симпатрическое формообразование трёх родов галапагосских вьюрков за 3 млн лет на основе одного вида, занесённого на Галапагосские острова во время шторма с побережья Южной Америки. При минимальных генетических различиях виды морфологически резко дифференцированы по форме тела и клюва и выполняют разные экологические функции в сообществах. Таким образом, с точки зрения эволюционной синэкологии при исходном отсутствии регуляции сообщества возможна быстрая первичная дивергенция вида на функциональные морфы, а затем на их основе симпатрическое становление видов (эковидов) с дальнейшей генетической фиксацией эпигенетических изменений морфогенеза. Использование концепции МН в сочетании с методами геометрической морфометрии позволяет осуществить популяционно-ценотический мониторинг сопряжённой динамики таксоценотического и морфологического разнообразия и оценить коадаптивный потенциал вероятных диффузных коэволюционных перестроек видовых феноменов в сообществах.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01831-а).*

## ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ КЛОНАЛЬНО- БИСЕКСУАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ РЫБ РОДА *Cobitis* (Cobitidae, Cypriniformes)

Васильев В. П.<sup>1</sup>, Васильева Е. Д.<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Зоологический музей Московского государственного  
университета им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 125009  
E-mail: vas\_katerina@mail.ru

Эволюционная экология клональных однополых форм существенно отличается от эволюционной экологии близкородственных бисексуальных видов вследствие принципиальных различий генетических систем клональных и бисексуальных организмов. Так, у клональных форм отсутствует генетическая рекомбинация, и, соответственно, естественному отбору подвержен узкий диапазон генетической изменчивости между разными клонами, тогда как бисексуальные виды характеризуются широкой изменчивостью индивидуальных генотипов. Благодаря этому бисексуальные виды демонстрируют большую экологическую пластичность по сравнению с клональными формами.

Уникальным объектом для исследования особенностей эволюционной экологии клональных форм являются рыбы щиповки рода *Cobitis* (Cobitidae, Cypriniformes), для которых в водах Европы выявлены клонально-бисексуальные комплексы разного генетического состава, с клональными формами различного происхождения и разным уровнем плоидности, размножающимися с помощью гиногенеза, используя сперму как родительских, так и симпатричных близкородственных видов. Одновременно щиповки существенно отличаются от рыб родов *Poecilia* и *Poeciliopsis* (Poeciliidae, Cyprinodontiformes), на однополых формах которых ранее проводились основные экологические исследования (Moore, 1984; Schenck, Vrijenhoek, 1989; Vrijenhoek, 1989) по целому ряду параметров, определяющих особенности эволюционной экологии организмов. В отличие от этих рыб щиповкам, выметывающим не более двух

порций икры за сезон среди растений, не свойственны живорождение и высокая скорость репродукции. Виды обоих родов карпозубообразных всеядны, а щиповки питаются детритом и, в силу этого, лишены пищевой конкуренции. Кроме этого, все однополые формы карпозубообразных демонстрируют высокую поликлональность (Angus, Schultz, 1979; Turner et al., 1983, 1990), тогда как многие однополые формы щиповок моноклональны или представлены очень небольшим числом клонов (Васильев и др., 2005, 2007; Лебедева и др., 2005).

В своих многолетних исследованиях мы изучали, прежде всего, следующие аспекты эволюционной экологии клонально-бисексуальных комплексов щиповок.

1. Обладают ли клональные формы какими-то преимуществами в использовании природных ресурсов по сравнению с бисексуальными видами?

2. Наблюдаются ли различия в распределении клональных и бисексуальных форм в пределах единой речной системы?

3. Какова изменчивость структуры однополо-двуполых комплексов щиповок, и какие факторы могут оказывать влияние на число форм, входящих в состав клонально-бисексуального комплекса?

4. Варьирует ли относительная численность разных форм в различных однополо-двуполых комплексах щиповок, и какие факторы могут влиять на численное соотношение форм одного конкретного комплекса?

5. Какова историческая динамика относительной численности разных форм в одном и том же клонально-бисексуальном комплексе щиповок?

1. Полученные нами результаты показали, что у щиповок не наблюдается ранее постулированного (Smith, 1978; Moore 1984) для клональных форм эффекта двойного преимущества в популяционной плодовитости по сравнению с бисексуальными видами. Хотя потомство клональных щиповок также представлено только самками, однополые щиповки являются полиплоидами (триплоидами и тетраплоидами), в силу этого они имеют более крупную икру и, соответственно, более низкую индивидуальную плодовитость по сравнению с бисексуальными диплоидными видами. Определённые экологические преимущества на ранних стадиях онтогенеза клональным триплоидным щиповкам, в сравнении с бисексуальными

ми видами, обеспечивают большие запасы питательных веществ в икре (объём желтка в икринке триплоидной самки в среднем в 2,5 раза превышает объём желтка в икринке бисексуального вида *Cobitis melanoleuca*) и более крупные размеры вылупившихся икринок (длина триплоидной личинки в среднем в 1,3 раза больше личинки *C. melanoleuca*). Благодаря этим особенностям клональные щиповки лучше приспособлены к выживанию во внешней среде на ранних стадиях развития.

2. Характер распределения клональных и бисексуальных щиповок в пределах одной речной системы свидетельствует в пользу ограниченной приспособленности однополых форм: обычно клональные щиповки отсутствуют в биотопах верхнего и среднего течения мелких речек и ручьёв, иногда не встречаются и в более крупных реках, где обитают бисексуальные виды.

3. Структура клонально-бисексуальных комплексов обычно лимитирована присутствием всего двух форм: один бисексуальный вид и единственная клональная форма. Это ограничение может быть вызвано несколькими факторами:

1) конкуренция между различными формами с последующим вытеснением некоторых из них;

2) существование отличий в способе и времени колонизации новых районов у различных бисексуальных и клональных форм;

3) поглощение одного из родительских видов в результате гибридного образования клональных форм (гипотеза поглощения).

4. Относительная численность бисексуальных и однополых форм неодинакова в разных клонально-бисексуальных комплексах и зависит от возможности использования для гиногенетического размножения клональной формы спермы «неродительского» бисексуального вида, т. е. вида, не принимавшего участия в образовании этой клональной формы. В таком случае численность родительского бисексуального вида сокращается вплоть до полного его вытеснения.

5. В историческом аспекте относительная численность разных клональных и бисексуальных форм одного комплекса подвержена временной динамике, вызванной как внешними (изменения окружающей среды), так и внутренними (автоматические флуктуации) факторами.

## НЕКЛОНАЛЬНАЯ ПЕРЕДАЧА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

Гребельный С. Д.

Зоологический институт РАН,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: SGrebelnyi@gmail.com

Наиболее обычным способом оценки генеалогической близости особей, популяций, видов и более высоких таксонов служит сравнение нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК. Близкие, но всё же различающиеся последовательности мтДНК обозначают как разные *гаплотипы*. Обычно сравнивают не полные «митохондриальные хромосомы», а лишь небольшие участки длиной в несколько сотен нуклеотидов, которые используют как *генетические маркеры*. Согласно господствующим представлениям мтДНК клонируется, и маркеры передаются без изменений от материнского организма к его потомкам. Лишь по прошествии многих поколений они показывают заметные различия, связанные с накоплением нуклеотидных замен, произошедших из-за ошибок репликации.

Мы привыкли противопоставлять рекомбинацию ядерных генов строгому клонированию митохондрий. При нём дивергенция гаплотипов должна отражать дивергенцию таксонов. В ходе «дарвиновской» эволюции число нуклеотидных замен может служить мерой времени и родства. Но при «сетчатом» видообразовании, подробно описанном, например, на кнутохвостых ящерицах *Cnemidophorus* и рифостроящих кораллах Асгорога, картина меняется, и новые виды гибридного происхождения оказываются неотличимыми по митохондриальным маркерам от одного из предков (его безоговорочно считают материнским; Reeder, Cole & Dessauer, 2002; Vollmer & Palumbi, 2002).

У большинства двуполовых видов, от актиний до человека, полная мтДНК содержит от 15 до 19 тысяч нуклеотидных пар (редко до 45 kb). Более крупные митохондриальные хромосомы имеют растения и грибы, а среди животных только гребневики (*Stenophora*), но и многие протисты. Однако, когда рекомбинация остановлена, как то имеет место

у однополо-женских (*unisexual, all-female*) партеногенетических видов, мтДНК нередко накапливает множественные повторы, из-за чего длина её увеличивается в полтора раза и более (Moritz *et al.*, 1991). Этот факт указывает на загадочную связь исправного мейоза с контролем длины мтДНК.

Набор генов, лежащих в митохондриях, очень ограничен. У «высших» билатеральных животных их всего 37. Это 13 белок-кодирующих генов, 22 гена, кодирующие транспортные РНК, и 2 гена, кодирующие малую и большую субъединицы рибосомальной РНК. Последовательность генов в митохондриальной хромосоме долгое время считали очень консервативным признаком. Но теперь стало ясно, что это неверно. Подобно участкам настоящих ядерных хромосом у близких семейств и отрядов восьмилучевых кораллов (*Octocorallia*), головоногих и двустворчатых моллюсков (*Cephalopoda, Bivalvia*), а также у киноринх (*Kinorhyncha*), участки мтДНК могут претерпевать удвоение, перестановки и инверсии (Brockman & McFadden, 2012; Popova *et al.*, 2016), что трудно согласовать со строгим клонированием.

Сложившиеся представления о структурном однообразии митохондриального генома также были разрушены. В разных группах животного царства, как, несомненно, вторичное преобразование, было обнаружено развёртывание замкнутой кольцевой митохондриальной хромосомы, а затем и разделение её на два линейных участка. Это наблюдается, например, у сцифоидной медузы *Aurelia aurita* и гидроидного полипа *Hydra magnipapillata*. У ракообразного *Armadillidium vulgare* митохондриальный геном поделён на кольцевую и линейную часть, а у коловратки *Brachionus plicatilis* две свернутые в кольца половины генома представлены неравным числом копий, причём их относительная численность на разных стадиях развития изменяется. Кроме того, в нескольких весьма отдалённых друг от друга группах (*Nematoda, Rotifera, Mesozoa, Insecta*) было отмечено распадение кольцевой митохондриальной хромосомы на несколько мелких колечек. У человеческой вши *Pediculus humanus* митохондриальный геном расчленён на 18 мелких кольцевых хромосом (Shao *et al.*, 2009; Wei *et al.*, 2012). О механизме их упорядоченного распределения, необходимом для деления и последующей успешной работы митохондрий, ничего не известно.

Ещё до того, как расчлененность митохондриального генома, хотя бы у немногих видов, стала известна, неоднократно высказывались предположения о рекомбинации мтДНК (Eyre-Walker *et al.*, 1999; Bromham *et al.*, 2003). Авторы этих работ на основании математического анализа многочисленных нуклеотидных последовательностей определённо утверждали, что рекомбинация имеет место. Интересный материал для обсуждения этой темы дают фрагменты мтДНК, которые в большом числе скопированы в ядерный геном. Впервые они были обнаружены в хромосомах перелётной саранчи *Locusta migratoria* в восьмидесятые годы прошлого века (Gellissen *et al.*, 1983) и позднее обозначены как numts (nuclear inserts of mtDNA; Lopez *et al.*, 1994). Роль их в составе генома не ясна, поэтому их обычно считают ненужным мусором, который постепенно удаляется или размывается мутациями. Полная копия мтДНК обнаружена только в ядерном геноме растений. У человека найдено более 700 *numt(ов)*, один из них достигает 90% полной длины (14 654 пар нуклеотидов; Mourier *et al.*, 2001). Несмотря на быструю эволюцию работающей мтДНК, её ядерные копии могут меняться гораздо медленнее и иногда интерпретируются как свидетельства прошлого (“molecular fossils”): 80% похожих *numt(ов)* лежат в геномах шимпанзе и человека на тех же сайтах, в одинаковом окружении (Hakzani-Covo *et al.*, 2010).

Самый красивый образец филогенетического анализа, основанный на изучении гаплотипов мтДНК современных пяти видов и гаплотипа их давнего предка, относится к роду *Panthera*. Была изучена мтДНК тигра, льва, снежного барса, леопарда и ягуара, которую сравнили с нуклеотидной последовательностью *numt(a)*, попавшего, как полагают исследователи, в геном этих крупных кошек около трёх с половиной миллионов лет назад, т.е. до расхождения видов (Kim *et al.*, 2006). Оказалось, что *numt* содержит в пять раз меньше нуклеотидных замен, чем работающие мтДНК современных видов.

Мной было проведено (с помощью программы «MEGA», version 7.0.21) попарное сравнение мтДНК тигра с мтДНК четырёх остальных видов. Нуклеотидные замены, накопившиеся за время самостоятельного существования видов, распределены в них довольно равномерно. В среднем одна замена встречается на 10-20 нуклеотидов, но немногие участки длиной более двухсот нуклеотидов не включают ни одной замены. Они



относятся к рибосомальной РНК и к нескольким транспортным РНК. Полное постоянство показал участок, кодирующий 12S РНК, в котором наблюдалось совершенное совпадение последовательностей у всех пяти видов. Но остальные участки у одних видов показали полное совпадение с мтДНК тигра, а у других содержали многочисленные замены. Таким образом, объяснить их поведение совершенной стабильностью, закреплённостью, неизменяемостью нельзя. Истолковать наблюдаемое явление можно, как мне кажется, следующим образом.

Нуклеотидные последовательности мтДНК пяти видов *Panthera* почти по всей своей протяженности несут многочисленные нуклеотидные замены, накопившиеся за время независимого существования. Отдельные же участки мтДНК, имеющие у видов, дивергировавших более трёх миллионов лет назад, полное буквальное сходство, перенесены в работающие митохондрии из стороннего источника. Таким вероятным источником могла служить одна из ядерных копий мтДНК (*numt*), сохранившаяся в геноме разошедшихся видов.

## КРОВСОСУЩИЕ КОМАРЫ КОМПЛЕКСА *Culex pipiens*: ЭВОЛЮЦИЯ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Ивницкий С. Б.<sup>1</sup>, Малеева Ю. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра биологической эволюции,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра молекулярной биологии,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: ivnitsky@mail.ru

Кровососущие комары (Diptera, Culicidae), относящиеся к комплексу *Culex pipiens*, представляют интерес как для исследователей, занимающихся фундаментальной наукой, так и для специалистов медико-ветеринарного профиля. Широко распространённые во всём мире, они имеют большое значение как активные кровососы, нападающие на человека

и представителей дикой фауны. Это переносчики возбудителей многих заболеваний человека и животных — лимфатического филяриатоза в тропиках, нескольких форм энцефалита, включая западно-нильский, и ряда других арбовирусных инфекций (Виноградова, 1997). В последнее время интерес исследователей фокусируется на особенностях передачи человеку комарами арбовирусов от птиц. Расширение круга переносимых возбудителей заболеваний, изменение физиологических особенностей, освоение новых, в том числе синантропных местообитаний, сопровождающее расселение отдельных представителей комплекса за пределы исходного ареала, делают этих комаров хорошим примером стремительных экологических и эволюционных преобразований.

В этой группе встречаются формы, находящиеся на разных стадиях дивергенции, от уровня видов (напр. *Cx. pipiens* — *Cx. torrentium*), до экологических рас (напр. форма “*molestus*”). При этом таксономический статус многих форм комплекса до конца не установлен и разными авторами трактуется совершенно по-разному (Виноградова, 1997). Всё это говорит о том, что в этой группе идут активные эволюционные процессы, осуществляющиеся на разных стадиях формообразования, и их изучение и сопоставление может помочь в расшифровке механизмов видообразования.

Анализ мирового распространения и особенностей биологии представителей комплекса *Culex pipiens* позволяет предположить следующий сценарий их дивергенции. Исходной формой, по всей видимости, является вид *Culex quinquefasciatus*, распространённый в тропическом и субтропическом поясе Старого и Нового Света. Для этого вида характерно отсутствие сезонной диапаузы и стеногамия при спаривании. От *Culex quinquefasciatus* впоследствии в Африке в условиях симпатрии отделился *Culex pipiens*, для которого характерна диапауза и эвригамное спаривание, которое обеспечило репродуктивную изоляцию от основной формы. Отделение *Culex pipiens*, очевидно, было связано с освоением субтропических местообитаний с чередованием влажного и сухого периода, что вызвало появление диапаузы. В дальнейшем этот вид распространился на север в умеренные широты вслед за отступлением последнего оледенения. В Австралии аналогично от *Culex quinquefasciatus* произошло отделение других форм, эндемичных для данного континента.

В зонах вторичного контакта представители комплекса *Culex pipiens* способны формировать широкие гибридные зоны, что свидетельствует о начальном этапе их дивергенции.

Особое место в комплексе занимает форма “molestus”, которая заселила городские местообитания по всему миру и характеризуется уникальными физиологическими особенностями, которые не повторяются у всех прочих представителей семейства Culicidae. Популяции комаров формы “molestus” могут развиваться без кровососания в течение неограниченного числа поколений и заселять закрытые и подземные местообитания в условиях города. При этом данная форма не имеет диагностических морфологических отличий от ближайшего к ней *Culex pipiens*, что не позволяет ей придать видовой статус.

Результаты лабораторных опытов с личинками “molestus” и близкими видами (Ивницкий и др., в печати) позволяют сделать вывод о высокой морфологической пластичности этой формы. Морфологические признаки личинок “molestus” в отличие от открыто живущего вида *Culex torrentium* легко меняются в ответ на изменения условий содержания, в том числе на изменение количества и состава корма. Эта особенность может рассматриваться как преадаптация, позволившая комарам формы “molestus” заселить новые урбанизированные местообитания.

Ряд физиологических и поведенческих особенностей формы “molestus” сближают её с исходным видом *Culex quinquefasciatus*. Это позволяет говорить о «консервативной» составляющей эволюции комплекса *Culex pipiens*, которая может реализовываться в подходящих условиях в качестве преадаптации.

Общей экологической особенностью представителей комплекса *Culex pipiens* является предпочтение личинок к развитию в водоемах с избытком органических частиц или мелких одноклеточных организмов, например, водорослей. Их питание характеризуется широким спектром кормов и отсутствием избирательности при потреблении пищи. Эта особенность питания личинок поддерживается их пищедобывательным поведением и строением морфологического трофического комплекса. Консервативность пищедобывательной стратегии личинок комплекса *Culex pipiens*, с одной стороны, канализирует эволюцию этой группы кровососущих комаров и ограничивает спектр занимаемых экологических ниш,

но, с другой стороны, приводит к возникновению новых адаптаций как косвенных последствий отбора к существованию в различающихся местообитаниях.

Обсуждаются генетические и онтогенетические аспекты видообразования в комплексе *Culex pipiens*.

## **ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ р. *Labeobarbus* (=Barbus) (Cyprinidae; Teleostei) ОЗ. ТАНА, ЭФИОПИЯ**

**Капитанова Д. В.<sup>1,2</sup>, Шкиль Ф. Н.<sup>1,2</sup>,  
Лазебный О. Е.<sup>1</sup>, Смирнов С. В.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: daryakapitanova@gmail.com

Основной задачей эволюционной биологии развития является изучение онтогенетических процессов, лежащих в основе возникновения фенотипического разнообразия. В последние годы особое внимание уделяется механизмам, обеспечивающим стремительную морфологическую диверсификацию в ходе адаптивной радиации пучков видов костистых рыб (Teleostei). К настоящему моменту показано, что важнейшую роль при этом играют гетерохронии — изменения сроков и темпов онтогенеза. Однако природа возникновения гетерохроний в большинстве случаев остается дискуссионным вопросом.

Одним из ярких примеров взрывной морфологической диверсификации, вызванной гетерохрониями, является пучок видов крупных африканских усачей р. *Labeobarbus* (=Barbus) (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана (Эфиопия). Данный пучок состоит из 15 видов, сильно различающихся морфологически и экологически, не изолированных постзиготически, но демонстрирующих пространственно-временные различия нереста. Ранее была обнаружена зависимость многих морфологических признаков

усачей от сроков и темпов онтогенеза и показана ведущая роль гетерохроний в формировании наблюдаемого внутри пучка морфологического разнообразия. Однако вопрос, имеют ли данные гетерохронии под собой наследственную основу или индуцируются внешними факторами, остался открытым.

В поисках ответа нами была проведена оценка внутри- и межвидовой природной изменчивости совокупности некоррелированных признаков, состояние которых определяется ходом онтогенеза: пластических признаков черепа и нескольких меристических признаков (число чешуй в боковой линии, число окологлазничных костей и формула глоточных зубов). В результате показана видоспецифичность пластических признаков черепа и отсутствие таковой у исследуемых меристических признаков.

В дальнейшем была поставлена серия экспериментальных гомо- и гетерономных скрещиваний усачей с альтернативными состояниями исследуемых признаков. Потомство выращивалось в стандартных условиях для нивелирования средовой изменчивости. Для каждого признака оценен коэффициент наследуемости, материнский и отцовский эффекты. В итоге были получены доказательства существования генетической основы наблюдаемой в природе изменчивости. Для одного из меристических признаков установлен ярко выраженный материнский эффект.

Полученная совокупность экспериментальных данных позволяет утверждать, что основой наблюдаемого морфологического разнообразия танских усачей является изменчивость сроков и темпов онтогенеза, определяемая наследственными факторами. При этом наличие межвидовых различий по пластическим признакам головы и отсутствие таковых по меристическим признакам наглядно демонстрируют их разную селективную значимость и показывают направление естественного отбора, действующего в ходе адаптивной радиации танских усачей.

## ЭВОЛЮЦИЯ В ГОРНЫХ ТРОПИКАХ КАК СОЧЕТАНИЕ ДИВЕРГЕНТНЫХ И РЕТИКУЛЯРНЫХ ПРОЦЕССОВ НА ПРИМЕРЕ УЗКОГОЛОВЫХ КРЫС РОДА *Stenocephalemys*

Костин Д. С.<sup>1,2</sup>, Брыля Й.<sup>3</sup>, Лавренченко Л. А.<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>3</sup>Институт биологии позвоночных Академии наук  
Чешской Республики, Брно  
E-mail: ds.kostin@yandex.ru

Районы горных тропиков крайне интересны для эволюционных биологов, т. к. они представляют идеальный полигон для верификации различных моделей видообразования. Территория Эфиопского нагорья представляет собой совокупность изолированных горных массивов. Разделяющие их как Рифтовая долина, так и долины крупных рек, таких как Голубой Нил и Омо, в настоящее время являются непреодолимыми барьерами для потока генов между различными популяциями лесных и высокогорных видов. Жёсткие условия афро-альпийских местообитаний определяют сильное давление естественного отбора, а высотный градиент природных условий — от пояса тропического леса до афро-альпийской зоны — создаёт условия для эволюционных процессов, происходящих в соответствии с так называемой градиентной моделью видообразования.

Узкоголовые крысы *Stenocephalemys* — одна из групп млекопитающих, адаптивная радиация которой проходила исключительно на территории Эфиопского нагорья. Виды этого рода парapatрично замещают друг друга в смежных высотных поясах различных горных массивов. Так, на хребтах юго-восточного плато высокогорные альпийские участки заселяет *S. albocaudata*, в смежном поясе верещатников обитает *S. griseicauda*, а покрывающий подножия хребтов тропический лес заселён *S. albipes*. К северу-западу от Рифтовой долины афро-альпийские местообитания на разных хребтах занимают как *S. albocaudata*, так и ещё не описанная

форма, далее именуемая как *Stenocephalemys* sp. A, а в лесном поясе также повсеместно распространён *S. albipes*.

Ранние исследования филогенетических отношений между видами *Stenocephalemys* были основаны на анализе последовательностей только лишь мтДНК (Lavrenchenko, Verheyen, 2006). Однако, учитывая неоднократные сдвиги границ высотных поясов во времена плио-плейстоценовых климатических циклов, можно предполагать существование в прошлом коридоров между отдельными горными массивами, по которым мог осуществляться поток генов между изолированными ранее популяциями. В случае если репродуктивно изолирующие барьеры между дивергировавшими популяциями ещё не были достаточно сформированы, возможен обмен генетического материала между ними. Таким образом, очевидно, что для реконструкции филогенетических отношений *Stenocephalemys* необходимо использование более широкого набора данных, полученных при анализе последовательностей как митохондриальной, так и ядерной ДНК.

Нами был проведён мультилокусный филогенетический анализ с использованием митохондриального (*CYTB*) и ядерных (*Rag 1*, *IRBP*, *Dhcr24-7*, *Wls-7*, *Smo-9* и *Nadsyn1-4*) генов. Включение в анализ неизученных ранее популяций позволило расширить наше представление о распространении отдельных видов на территории Эфиопии и уточнить их таксономический статус.

Обнаружено несоответствие филогений, построенных на основе митохондриального и ядерных маркеров. Согласно филогении, полученной на основе последовательностей мтДНК, сестринскими таксонами являются *S. albocaudata* и *Stenocephalemys* sp. A, а также *S. griseicauda* и *S. albipes*, в то время как результаты анализа, выполненного на основе последовательностей ядерных генов, выявляют следующие пары сестринских видов: *S. albocaudata* — *S. griseicauda* и *Stenocephalemys* sp. A — *S. albipes*. Несоответствие полученных филогенетических паттернов можно объяснить процессами древней гибридизации, обусловившими интрогрессию чужеродного митохондриального генома у ряда форм. Принимая во внимание огромное значение кодируемых мтДНК белков в процессах клеточного метаболизма, можно предположить, что немаловажную роль в адаптации к суровым условиям афро-альпийского высокогорья мог

играть захват «чужой», адаптированной к условиям гипоксии и низких температур мтДНК. В работе обсуждаются примеры и косвенные свидетельства в пользу данного предположения.

Кроме этого, мультилокусным филогенетическим анализом выявлено существование ещё двух хорошо обособленных клад. Одна из них — популяция с северо-западного плато, крайне схожая по мтДНК с *S. griseicauda*. Вторая, ранее не идентифицированная клада, включает популяцию с юго-запада страны, несущую митохондриальный гаплотип, практически идентичный таковому, полученному при секвенировании паратипа *S. ruppī*. Детальный филогеографический анализ позволил выдвинуть предположение о гибридогенном происхождении двух данных групп.

Представлен эволюционный сценарий, предполагающий сочетание процессов, соответствующих как модели аллопатрического видообразования (изоляция популяций общего предка *Stenocephalemys* на северо-западном и юго-восточном плато), так и модели градиентного (экологического) видообразования (дивергенция популяций вдоль высотных градиентов, определившая формирование следующих пар видов: *Stenocephalemys* sp. А — *S. albipes* к северо-западу, и *S. albocaudata* — *S. griseicauda* к юго-востоку от Рифтовой долины). Кроме этого, представленный сценарий предполагает неоднократные пересечения в прошлом различными видами *Stenocephalemys* Рифтовой долины, рассматриваемой в настоящее время в качестве основного зоогеографического барьера в пределах страны.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03801).*

## **УСКОРЕННАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПРИ АДАПТИВНОЙ РАДИАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ — ЭНДЕМИКОВ ЭФИОПСКОГО НАГОРЬЯ**

**Лавренченко Л. А.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: llavrenchenko@gmail.com*

Изучение эндемичных групп, входящих в состав обеднённых и изолированных сообществ, традиционно представляет особый интерес



для эволюционных биологов, поскольку именно здесь можно ожидать наибольшую степень выраженности процессов адаптивной радиации. Поскольку основным механизмом адаптивной морфологической дивергенции является отбор к различающимся экологическим условиям, весьма перспективным представляется исследование подобных процессов в изолированных горных массивах тропической зоны, характеризующихся ярко выраженным высотным градиентом. Необычайно высокий уровень эндемизма фауны млекопитающих Эфиопского нагорья связан со столь уникальными географическими особенностями этого региона как его изолированное положение, выраженный высотный градиент природных условий, их резкие изменения в плейстоцене, исключительно разнообразная геоморфология и островной характер современных горных местообитаний. Использование методов молекулярной филогении позволило выявить феномен поразительно быстрой морфологической эволюции ряда эндемичных видов грызунов, населяющих высокогорья и леса Эфиопии.

Полосатоспинная мышь *Muriculus imberbis* обладает целым рядом уникальных признаков: особенности окраски, специализированное строение роstrума, нижней челюсти и резцов, резко выраженная продонтность. Хотя во всех последних ревизиях родовая самостоятельность *Muriculus* не подвергалась сомнению, результаты молекулярно-генетического анализа показали, что *M. imberbis* представляет наиболее базальную линию подрода *Nannomys* и относится к роду *Mus*. Гигантская лазающая мышь *Megadendromus nikolausi*, специализированная к обитанию в зарослях вереска, отличается от африканских лазающих мышей рода *Dendromus* большими размерами тела и особенностями строения зубной системы, аберрантными для всего подсемейства *Dendromurinae*. Филогенетический анализ митохондриальных и ядерных генов выявил положение данного таксона в пределах рода *Dendromus* и его сестринские взаимоотношения с подродом *Dendromus* s.s. Также показаны тесные сестринские взаимоотношения лазающей мыши Ловата *D. (Chortomys) lovati* (обладающей рядом морфологических признаков, уникальных для *Dendromus* s.l., и являющейся единственным видом лазающих мышей, ведущим наземный образ жизни), с ещё не описанным эфиопским видом, обладающим морфологией, типичной для *Dendromus* s.s. Таким образом, выявлено, что виды, относимые к эндемичным монотипическим родам

(*Megadendromus*, *Muriculus*) и под родам (*Chortomys*), представляют собой внутренние линии широко распространенных африканских родов и под родов (*Dendromus* s.l., *Mus*, *Dendromus* s.s.). Очевидно, что aberrантная морфология этих эндемичных видов, занимающих экстремальные (в пределах своих групп) местообитания, явилась причиной завышения их таксономического ранга.

Филогенетическим анализом ряда ядерных генов показано, что лесная белоногая крыса *Praomys albipes*, характеризующаяся рядом неспециализированных признаков экстернальной и черепной морфологии (типичных для многих лесных видов африканских крыс), является близким сестринским таксоном для специализированного высокогорного семенояда-петрофила *Stenocephalemys* sp. A, относящегося к эндемичному роду узкоголовых крыс. Результаты филогеографических исследований выявили, что происхождение двух данных видов может быть объяснено в рамках «экологической» («градиентной») модели видообразования. Также показаны сестринские взаимоотношения специализированного обитателя афро-альпийской зоны — эфиопской кротовой крысы *Tachyoryctes macrocephalus* и одной из четырёх глубоко дивергировавших митохондриальных линий (вероятно, представляющих собой морфологически близкие самостоятельные виды) восточноафриканской кротовой крысы *T. splendens* s.s.

Отмечено такое необычное явление, как общая социальная структура у совместно обитающих в смешанных колониях систематически далёких видов грызунов — чернокоготной жестковолосой мыши *Lophuromys melanonyx* и травяной мыши Блайка *Arvicanthis blicki* (относящихся, соответственно, к подсемействам Deomyiinae и Murinae). Особенности внешнего облика (крупный размер, светлая окраска) и социальной организации (ярко выраженный колониальный образ жизни, предупреждающий об опасности звуковой сигнал) этих двух грызунов совершенно не типичны для остальных представителей рода *Lophuromys*. Видимо, эти особенности *L. melanonyx* и *A. blicki* являются адаптациями к обитанию в условиях афро-альпийской зоны, а также, возможно, результатом их длительной коэволюции.

В то время как на территории большей части тропической Африки присутствуют лишь отдельные изолированные горы и сравнительно

небольшие плато, Эфиопское нагорье является обширным горным массивом, предоставляющим большое количество потенциальных экологических ниш. Можно предположить, что появление здесь в раннем плиоцене высокогорных ландшафтов послужило фактором, провоцирующим как интенсивную диверсификацию определенных групп млекопитающих, так и ускоренную морфологическую эволюцию ряда их представителей. Вероятно, свою роль в подобных процессах сыграла и исходная обеднёность лесной биоты Эфиопского нагорья (связанная с его древней изоляцией от других лесных массивов).

Проанализировано возможное адаптивное значение морфологических и экологических особенностей грызунов высокогорий Эфиопии, показан конвергентный характер ряда таких адаптаций. К общим признакам, адаптивным для обитания в условиях низких температур, можно отнести резкое увеличение размера (гигантизм), уменьшение выступающих частей тела и переход к дневному образу жизни. Хотя трактовка адаптивного значения других признаков не столь очевидна, не вызывает сомнения наличие определенных трендов, характеризующих отдельные группы: переход к наземному образу жизни у лазающих мышей (*Dendromus*) и переход к питанию надземными частями растений у кротовых крыс (*Tachyoryctes*).

*Исследование поддержано грантом РФФИ (№ 15-04-03801).*

## **СУЖЕННЫЙ ФЕНОТИП: ИММОБИЛИЗАЦИЯ (РУТИНИЗАЦИЯ), ЕЁ ПРИЧИНЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ**

**Махров А. А.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: makhrov12@mail.ru*

Со времён Дарвина широко распространено мнение, что все живые существа непрерывно эволюционируют. Большинство биологов, сознательно или подсознательно, полагают, что каждый биологический вид, и даже каждая популяция, постоянно стремится измениться, дабы

увеличить свою численность. Апогей этих воззрений — книги Р. Докинза, утверждающего без всяких доказательств, что даже аллели отдельных генов непрерывно стремятся увеличить число своих копий. Есть также сторонники представления о том, что эволюцию живых организмов постоянно движут некие мистические факторы — «градация», «номогенез», «активность».

Между тем, реальные виды и популяционные системы часто находятся в состоянии эволюционного стазиса (Алтухов, 2003; Северцов, 2004, 2008; Щербаков, 2005; Артамонова, Махров, 2008; Shcherbakov, 2012). Более того, ряд групп живых организмов в той или иной степени утратил способность эволюционировать, утерял эволюционную пластичность. Это явление И. И. Шмальгаузен (1945) назвал *иммобилизацией*. А. А. Любищев в статье, написанной в начале 1946 года (Любищев, 1982), назвал это явление *рутинизацией* (видимо, во время подготовки этой работы он ещё не имел возможности ознакомиться со статьёй И. И. Шмальгаузена).

К сожалению, само понятие «иммобилизация» вскоре после своего появления подверглось жестокой и несправедливой критике на печально знаменитой сессии ВАСХНИЛ 1948 года, и изучение этого интересного явления прервалось. В настоящей работе приведены результаты изучения экологии, морфологии, а также генетического разнообразия моллюсков и рыб, в эволюции которых имела место иммобилизация.

Это, в частности, пресноводные жемчужницы (*Margaritifera*). Анатомические особенности жабр этих моллюсков позволяют им существовать только в быстрых реках и ручьях. В этих местообитаниях у них практически нет врагов и конкурентов. Как следствие, борьба за существование в популяциях жемчужниц снижена (исключение — сильный стабилизирующий отбор на приспособление личинок к паразитированию на определённых видах рыб-хозяев). В результате скорость морфологической и молекулярной эволюции у жемчужниц очень низка, и они плохо адаптируются к изменению среды обитания (Махров и др., 2016).

Ряд видов и родов лососевидных рыб отличаются от предковых, крайне пластичных таксонов, малым числом экологических форм и относительно низким морфологическим разнообразием. Это атлантический лосось (*Salmo salar*), тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*), папия Световидова (*Salvethymus svetovidovi*), сахалинский таймень (*Parahucho perryi*)

и чир (*Coregonus nasus*). Все формы лососевидных рыб с узким спектром фенотипического разнообразия в ходе эволюции претерпели крупные перестройки кариотипа (Зелинский, Махров, 2001, 2002; Махров, 2005). Видимо, в ходе таких перестроек «ломались» генетические механизмы, обеспечивающие возникновение некоторых дискретных адаптивных норм лососевидных рыб. На этом примере становится ясной роль крупных перестроек генома в эволюции — они ведут не к возникновению новых форм, а к исчезновению некоторых старых.

Иммобилизация может проявляться, видимо, и на уровне внутривидовых форм и даже отдельных популяций. Изучение послеледниковой колонизации лососевидных рыб показало, что более активно расселяются особи из крупных рефугиумов, чем особи из небольших рефугиумов (Боровикова, Махров, 2014). При этом небольшие рефугиумы, как правило, располагаются значительно ближе к заселяемым регионам, обычно — даже в пределах заселяемого бассейна.

Встает вопрос — почему иммобилизованные формы не вытесняются полностью родственными формами, оставшимися пластичными? В некоторых случаях иммобилизованные формы заселяют труднодоступные или изолированные местообитания. Кроме того, иммобилизация повышает эволюционную устойчивость фенотипа. В этом случае значительная часть вновь возникающих мутаций не проявляется фенотипически и накапливается в популяциях. Это даёт возможность адаптироваться к изменениям среды обитания на генетическом уровне (Wagner, 2012). А в относительно стабильных условиях обитания адаптация на генетическом уровне может быть более эффективна, чем адаптация за счёт фенотипической пластичности (Махров, Артамонова, 2015).

Я признателен Ю. П. Алтухову, В. С. Артамоновой, И. Н. Болотову, Ю. П. Зелинскому, А. Б. Савинову, В. С. Фридману за обсуждение затрагиваемых в работе вопросов.

*Подготовка публикации поддержана грантом РФФИ № 15-29-02550 офу\_м.*

## СЛОЖНОСТЬ ДИВЕРГЕНЦИИ И ПРОБЛЕМА ВИДА У ПТИЦ

Михайлов К. Е.

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,*

*Россия, Москва, 117647*

*E-mail: mikhailov@paleo.ru*

Понимание эволюции как эпигенетического процесса в первую очередь касается проблематики макроэволюции (Татаринов 2007), в том числе эволюции онтогенеза (Шишкин 1988, 2006, 2016) и физиологии организмов (Noble 2007, 2015). В то же время специфика понимания вида и видообразования в осмыслении микроэволюции, как эпигенеза, хорошо просматривается в сборниках фактологии, посвященных эволюционной роли модификаций и симпатрической дивергенции через поведение (Rollo 1995, Pigliucci 2001, West-Eberhard 2003, DeWitt and Scheiner 2004; Jablonka and Lamb 2005, Turner 2007, Benkman 2007, Blumberg 2009, Piersma, Gils 2011 и др.). Разнообразные факты и новые обобщения в понимании (1) природы пластичности морфогенеза и (2) переноса достижения «тонкой» сообразности среде на уровень гибких стереотипов поведения (у высших позвоночных) позволяют очертить облик «морфогенетического вида» как категории устойчивого сбалансированного морфогенеза, в границах ареала которого проходят разнонаправленные локальные процессы генетической, социо-поведенческой и это-экологической дивергенции популяций (Михайлов 2003, 2015). Динамика этих процессов не сопоставима (по скорости и механизмам) с эволюцией морфогенеза и не укладывается в одну плоскость околотовидовой таксономии, оперирующей понятиями вид и подвид (для отображения этих дивергентных процессов нужны, по крайней мере, три «рабочих» плоскости анализа). Хотя БКВ и ФКВ исходят из одной и той же «генетической парадигмы» (Михайлов 2003), именно концепция «широкого» политипического вида Майра, если брать определяющую её категорию вида по объёму понятия (но не по его содержанию, т.е. не как «адаптивный генофонд») оказывается наиболее сопоставимой с пониманием вида в ЭТЭ.

## ПРОБЛЕМЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ ТРЁХИГЛОЙ КОЛЮШКИ

*Gasterosteus aculeatus L.*

Мюге Н. С.<sup>1,2</sup>, Тереханова Н. В.<sup>1,2</sup>, Барминцева А. Е.<sup>1,2</sup>,  
Мюге Л. Н.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
лаборатория эволюции генома и механизмов видообразования,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, лаборатория молекулярной генетики,  
Россия, Москва, 107140  
E-mail: [tigue@mail.ru](mailto:tigue@mail.ru)

Трёхиглая колюшка — модельный вид в эволюционной биологии, обитающая в море и образующая многочисленные экологические формы при заселении пресные водоёмы (анадромная — жилая, бентическая — лимническая, речная-озёрная и другие пары форм, заселяющие нередко одни и те же или смежные местообитания). Однако в большинстве изученных популяций исследователи имеют дело с хорошо сформированными формами колюшки, имеющие возраст в тысячи поколений.

Белое море представляет уникальный полигон для изучения ранних стадий формообразования у колюшки. Постоянный подъём береговой линии со скоростью около 0,5 см в год приводит к постоянной постепенной изоляции морских заливов и превращения их в пресноводные местообитания. Таким образом, изучая пресноводные (жилые) популяции колюшки, можно наблюдать весь временной ряд формирования адаптации к новым условиям. На ранних этапах новые озера соединяются с морем протокой, что позволяет анадромной колюшке попадать в озеро на время нереста и приводит к симпатрическому нересту двух форм. Предварительные данные позволяют утверждать, что частичная репродуктивная изоляция возникает на самых ранних этапах формирования жилой формы и позволяет ускорить процесс адаптации за счёт резкого снижения потока генов между анадромной (морской) и жилой (пресноводной) популяциями.

Полногеномное секвенирование колюшки из 13 озёр и из моря позволило выявить участки генома, находящиеся под отбором при формировании жилых популяций и оценить количественно коэффициент отбора  $s$ . Использование анализа плотности маркерных замен в большинстве случаев позволяет локализовать в геномных островках дивергенции конкретные мутации, находящиеся под положительным отбором и играющие функциональную роль в системе адаптаций к новым условиям среды. Среди генов, находящихся под отбором, наиболее представлены гены иммунного ответа, метаболизма, а также различные транскрипционные факторы. Долговременное сосуществование пресноводных и морской формы колюшки и неполная репродуктивная изоляция между ними привела к накоплению в морской популяции преадаптированных «пресноводных» аллелей, которые у анадромной колюшки встречаются редко (около 5 %). При заселении нового пресноводного местообитания, естественный отбор приводит к повышению и последующей фиксации по некоторым из этих аллелей, что вызывает высокий уровень параллелизма и конвергенции между независимо сформировавшимися пресноводными популяциями.

Формообразование у колюшки можно считать моделью видообразования, так как новые жилые популяции колюшки удовлетворяют критериям как в биологической, так и в экологической и морфологической концепциях вида. Дальнейшие исследования направлены в первую очередь на выявление генетической основы ассортативного скрещивания, а также выявления функционального значения в наблюдаемых эволюционных изменениях генома колюшки.

## **ЗОНЫ «ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ» ИЛИ РЕФУГИУМЫ ЛИ?**

**Овчинникова Н. Ф.**

*Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения РАН,  
Россия, Красноярск, 660036  
E-mail: nf\_2004@mail.ru*

Исторически у деревьев вид определяется по морфологическим признакам, принятым за «видоспецифические». У лесообразующих голосеменных подразумевается наличие «чистых» видов. Отклонение от



«нормы» отдельных деревьев/популяций связывается и объясняется исследователями «гибридным» происхождением (Коропачинский, Встовская, 2012; и др.). Есть основание выделяемые зоны «естественной гибридизации» рассматривать не как зоны схождения «чистых» видов, а как рефугиумы, как территории с «инициальным» геномом, изменчивость и адаптивность которого проявляется в разнообразных условиях роста при отсутствии отбора фактором, формирующим/закрепляющим «видоспецифический» признак. Виды необходимо рассматривать как систему, объединяющую варианты строения индивидов и типов их поведения. Необходимо дифференцировать варианты (как обратимые, так и необратимые) морфологической изменчивости (полиморфизм) и изменчивости поведения (полиреактивность) особей одного вида (Овчинникова, 2012—2016; Романовский, Щекалев, 2014).

На основании опубликованных работ и оригинальных данных, полученных методом периодических сплошных учётов закартированной древесной растительности на постоянных пробных площадях, заложенных в 60-х годах XX в. для длительного комплексного исследования лесных экосистем в разных условиях произрастания, можно предположить, что видообразование идёт на основании генетически обусловленной изменчивости организмов в окружающей среде, через механизмы распространения и закрепления в подходящих для жизни условиях. Физические характеристики среды вызывают отбор организмов по степени адаптации к лимитирующему фактору, путём морфогенетических изменений. Со временем и с существенным для жизни изменением параметров среды, возникает изоляция, не столько территориальная, сколько пространственная по экологическим нишам, и фенологическая, а потом и генетическая. Последнее может объясняться наличием определённых закономерных ограничений по пластичности/объёму определённых структур — носителей информации. Вероятно, это обусловлено изменением их пространственной структуры/организации, которую современными методами ещё трудно отследить у организмов живых.

Внутривидовая изменчивость выявляется на всех стадиях онтогенеза и уровнях, включая генетический. Наши данные длительного мониторинга постоянных объектов позволяют заключить, что стабильность лесных сообществ обеспечивается межвидовой и внутривидовой

изменчивостью, а также «избыточной» плотностью древесной растительности, меняющейся количественно с возрастом/развитием сообщества. У разных видов деревьев изменения и степень изменчивости морфометрических признаков имеют общие, зависящие от возраста, черты, которые являются проявлением адаптации растущего организма к физическим факторам и условиям роста, а также, результатом отбора на разных стадиях онтогенеза наиболее адаптированных особей лимитирующим фактором.

Среди хвойных ель (*Picea*) — один из наиболее обширных родов в семействе сосновых (*Pinaceae*). Ель европейская/обыкновенная (*P. abies* L.) и сибирская (*P. obovata* L.) могут являться модельными видами. Они имеют самый большой и почти непрерывный ареал. Об их таксономическом положении и распространении имеются различные мнения. Главным диагностическим признаком является форма семенных чешуй. В потомствах особей от свободного опыления (полусибсы) форма чешуи в целом сохраняется как у материнских деревьев (Попов, 1997). При высокой генетической детерминации существует большая индивидуальная (внутрипопуляционная) и межпопуляционная (географическая) изменчивость признака. По преобладанию форм чешуй популяции принято относить к ели европейской, сибирской или финской, на севере европейской части ареала (Правдин, 1975). П.П. Поповым (2005), на основании превышения индивидуальной изменчивости над межпопуляционной, высказано мнение о значительных потенциальных возможностях изменения популяций в процессе эволюции. Исследователем определён высокий уровень связи между формой семенной чешуи и рядом климатических параметров, но вывод об адаптивности признака не сделан.

На наш взгляд, надо обратить внимание на фенологию и сроки высыпания семян. У ели сибирской шишки после созревания раскрываются осенью и семена ложатся «под снег», что исключает гибель семян зимой от длительного воздействия низких температур. У ели европейской вылет семян из шишки начинается с наступлением весенних оттепелей и семена распространяются «по насту», что исключает их прораствание в условиях тёплой, влажной осени и гибель всходов с наступлением заморозков. Учитывая изменчивость физиолого-анатомического состояния семян на момент созревания шишки, короткий, но разный срок высыпания семян в различных частях ареала, можно заключить, что форма семенных

чешуй определяет закон их раскрытия, обеспечивая вылет наибольшего количества зрелых семян при оптимальных для возобновления условиях. Используя спутниковые, наземные и литературные данные, были получены эколого-климатические характеристики более 100 ключевых участков в отдельных частях ареала ели. Выявлены их различия с юга-запада на северо-восток. Подтверждена связь формы семенной чешуи с низкими температурами.

Материнское дерево адаптировано к длительному существованию на одном месте в изменяющихся условиях. Генетическая неоднородность семян в одной шишке, связанная с перекрестным опылением двудомных растений, обуславливает приспособленность потомства к условиям роста и развития родительских особей в той или иной мере. Анемохория у хвойных обеспечивает разнос семян разного качества на разное расстояние, но ограниченное (Claire G. Williams, 2009). Более тяжёлые «полные» семена улетают на меньшие расстояния. Наследование формы семенной чешуи материнского дерева потомством, вместе с возможностью вегетативного размножения при определённых условиях, и теневыносливость подраста, обеспечивают ели сохранность и возобновление, прежде всего в условиях, к которым адаптировано материнское дерево. Искусственные насаждения, созданные неместным посадочным материалом, по сравнению с естественными лесами, менее устойчивы, а вырастая могут не возобновляться. Просматривается «инстинкт постоянства», наиболее проявляющийся у представителей животного мира.

На территории Евразии и в Северной Америке Е.Г. Бобровым (1971) выделены и нанесены на карту пять областей «интрогрессивной гибридизации» ели (по: Коропачинский, Милютин, 2006). Локализация «зон» наибольшего генетического разнообразия, их приуроченность к горным системам с большой «мозаичностью» условий, особенности анатомии, физиологии, размножения и пр., позволяют предположить существование предков современных елей до расхождения материков. Выход из рефугиума и обширные ареалы ели европейской и сибирской объясняются анемохорией, а главное — гидрохорией (распространением с водными потоками).

Изучение возникшего в процессе эволюции механизма раскрытия шишек требует комплексного подхода. Используя методы моделирования с учётом физико-механических законов и вводом климатической

компоненты, можно установить параметры окружающей среды, вызвавшие появление той или иной формы семенной чешуи, оптимальные и писсимальные условия для возобновления.

Необходимо разработать и принять меры для сохранения научных объектов и продолжения долговременных стационарных исследований лесной растительности в России.

## **МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ГОЛЬЦОВ РОДА *Salvelinus*: ИЗОЛИРОВАННЫЕ ОЗЁРА СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ, КАК ЕСТЕСТВЕННАЯ ЛАБОРАТОРИЯ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ**

Олейник А. Г.<sup>1</sup>, Скурихина Л. А.<sup>1</sup>, Кухлевский А. Д.<sup>1,2</sup>

*<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии  
Дальневосточного отделения Российской академии наук,  
Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского,  
Россия, Владивосток, 690041*

*<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет,  
Россия, Владивосток, 690600  
E-mail: alla\_oleinik@mail.ru*

Уникальные озёра Камчатки и Чукотки представляют модельные экосистемы для изучения формирования биоразнообразия, механизмов дифференциации и эволюции гольцов рода *Salvelinus*. Научный интерес к ним связан с устойчивым существованием в ряде озёр близкородственных таксонов в условиях симпатрии. Во многих случаях симпатричные популяции используют различные экологические и трофические ниши. Степень дивергенции гольцов в разных водоемах столь сильно варьирует, что это постоянно стимулирует дискуссии о таксономическом статусе симпатричных популяций, их взаимоотношениях и происхождении (Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1982; Черешнев, 1982; Савваитова, 1989).

Наибольшее влияние на процессы дивергенции всех северных рыб, включая и гольцов, оказала геологическая история Голарктики в плейстоцене (Hewitt, 1996; Avise et al., 1998; Avise, 2000). Территории

азиатского побережья Северной Пацифики в этот период неоднократно покрывались ледниками, что вызывало сокращение естественной среды обитания и часто сопровождалось фрагментацией ареалов. Любая геологическая трансформация экосистем приводила к появлению свободных экологических ниш, что создавало условия для внутривидовой дифференциации. Благодаря экологической пластичности во многих постледниковых экосистемах образовался широкий спектр внутривидовых морф и экотипов гольцов в разной степени изолированных друг от друга.

Появление зон симпатрии в озёрах Восточной Чукотки и Камчатки (в том числе, Начикинском, Дальнем, Аччен и Пекульнейском) объясняют либо вторичным контактом ранее аллопатричных популяций, либо симпатрической дивергенцией на основе трофической и биотопической специализации от исходной формы гольцов. В настоящее время очевидно, что наблюдаемый фенотипический полиморфизм у гольцов имеет генетическую основу, а симпатричные популяции могут иметь разное происхождение даже на небольших участках ареала (Wilson et al., 2004; Adams et al., 2008). Генетические исследования гольцов подтвердили, что возможно как симпатричное образование дивергентных популяций (Wilson et al., 2004; Alekseyev et al., 2009; Adams et al., 2008), так и аллопатричное, связанное с вторичным контактом первоначально изолированных предковых популяций (Олейник и др., 2004; Олейник, Скурихина, 2007; Osinov et al., 2015; Taylor, May-McNally, 2016).

Анализ показателей генетической дифференциации, дивергенции и mismatch-распределений гаплотипов мтДНК, выявленных у симпатричных гольцов, обитающих в озерах Аччен, Пекульнейское, Начикинское и Дальнее, подтверждают выводы М.К. Глубоковского и И.А. Черешнева (Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1982; Черешнев, 1982), основанные на данных морфологии и экологии. Результаты филогенетического анализа объединённой последовательности генов цитохрома b и цитохромоксидазы-1 и контролирующего региона мтДНК, показывают не только значительную дивергенцию между симпатричными гольцами, но и предполагают их происхождение от разных предковых линий. Монофилетическая группа (*S. taranetzi*, *S. krogiusae*, *Salvelinus* sp. 4) дивергировала от общего предка раньше разделения *S. m. malma* и *S. alpinus*. Поэтому ни один из гаплотипов мтДНК *S. taranetzi*, *Salvelinus* sp. 4, *S. krogiusae* нельзя

считать производным от гаплотипов симпатричной *S. t. malma* или аллопатричного *S. alpinus*. Генеалогический анализ также свидетельствует о существовании значительно дивергировавших групп (арктической и берингийской, согласно Олейник и др., 2015), каждая из которых коалесцирует к собственному предковому гаплотипу мтДНК.

Полученные результаты доказывают общее происхождение географически удалённых популяций *S. taranetzi*. В то же время, дивергенция между филогенетическими группами гаплотипов, выявленных в отдельных озёрах, значительно превосходит диапазон внутривидовой изменчивости *S. t. malma*, и не могла быть достигнута после колонизации озёр в условиях симпатрии, с учётом общепринятых оценок эволюции последовательностей мтДНК лососевых рыб. Следовательно, бимодальные зоны симпатрии в озёрах Аччен, Пекульнейское, Начикинское и Дальнее возникли в результате вторичного контакта предков берингийской и арктической филогрупп, которые эволюционировали в изолированных рефугиумах. На основе проведенных исследований мтДНК можно сделать вывод, что эндемичные гольцы в исследованных озерных экосистемах возникли от общего с *S. taranetzi* предка, что соответствует взглядам М. К. Глубоковского (1995), или от проходного *S. taranetzi*, согласно К. А. Савvaitовой (1989). Все обсуждаемые выше зоны симпатрии гольцов рода *Salvelinus* показали соответствие направлений экологической, морфологической и генетической дифференциации.

Филогенетический анализ гольцов рода *Salvelinus* свидетельствует, что *S. krogiauae*, *Salvelinus* sp. 4, *S. andriashevi*, *S. boganidae* и *S. elgyticus*, и *S. a. erythrinus* с арктического побережья Канады (NWT) относятся к арктической группе гольца Таранца. Из-за ограниченности генетических данных, распространение арктической филогруппы в северо-западной Пацифике определяют по ареалу *S. taranetzi* (Brunner et al., 2001), который распространяется на водоёмы арктического побережья Чукотки к востоку от реки Колыма до Берингова пролива, и беринговоморское побережье Чукотки к югу до реки Апука. Водоёмы арктического и беринговоморского побережий Восточной Чукотки относятся к зоне перекрывания ареалов северной мальмы *S. t. malma* и гольца Таранца *S. taranetzi* (Черешнев и др., 2002). Согласно нашим данным, территория Камчатки также заселялась общим предком арктической филогруппы, и представляет современную

контактную зону между берингийской и арктической филогенетическими группами гольцов рода *Salvelinus*.

## **РОЛЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ПРОЦЕССАХ ВИДООБРАЗОВАНИЯ**

**Орлов В. Н.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071*

*E-mail: orlovvic@yandex.ru*

Роль отбора в видообразовании вызывала живой интерес на протяжении всей истории дарвинизма, потому что видообразование без отбора почти равнозначно эволюции без отбора. В проблемах видообразования традиционно обсуждается естественный отбор, направленный на расхождение, дивергенцию форм и, реже, — на создание репродуктивной изоляции. Так, до сих пор неясна роль отбора в формировании постзиготической изоляции по эпистатической модели Добжанского-Мёллера как побочного эффекта взаимодействия аллелей. Альфред Уоллес (Wallace, 1889) первым высказал предположение, что предотвращение гибридизации будет выгодно при «более низком качестве гибридного потомства» и будет вести к распространению негибридирующих форм, к видообразованию. Но только через полвека Ф. Добжанский (Dobzhansky, 1940) и его ученики (Коорман, 1950 и другие) начали экспериментальную проверку этой гипотезы. В 1950—1970-е годы на аллопатрических и симпатрических популяциях некоторых растений, дрозофил и других насекомых удалось показать, что в одной таксономической группе изоляция симпатрических форм достоверно выше, чем аллопатрических. Был сделан вывод, что презиготическая изоляция совершенствуется отбором в ответ на постзиготическую изоляцию. Совершенствование презиготической изоляции получило название “reinforcement” (армирование). Эта модель объясняет возникновение видов, репродуктивно изолированных, но способных давать плодовитых гибридов. Вполне понятным становится и морфологическое сходство криптических видов, поскольку для возникновения этологической изоляции достаточно едва заметного для исследователей понижения плодовитости гибридов.

В 80-е годы ряд известных эволюционистов выступили с критикой теории “reinforcement” (Paterson, 1982; Spencer et al., 1986; Butlin, 1989). Скепсис эволюционистов был связан отчасти с тем, что имелись факты, противоречащие этой теории. В ряде случаев презиготическая изоляция формируется в аллопатрии, что особенно характерно, например, для птиц. Не удавалось также показать, что совершенствование презиготической изоляции способно привести к полной репродуктивной изоляции (видообразованию).

В 1990—2000-е годы интерес к модели “reinforcement” снова вырос, когда исследования сместились на стабильные гибридные зоны, которых нет у дрозофил, и под влиянием фундаментальных исследований американских авторов на 118 парах близких видов и внутривидовых форм дрозофил (Coyne, Orr, 1989). На млекопитающих совершенствование поведенческой изоляции показано с использованием традиционных этологических методов в гибридных зонах между филогруппами *Microtus arvalis* Pall. (Beysard et al., 2015 ) и подвидами *Mus m. musculus* L. / *M. m. domesticus* Schw., Schw. (Bimová et al., 2011). И хотя возможность совершенствования презиготической изоляции отбором в настоящее время не вызывает сомнений, по-прежнему остается неясным, способен ли отбор привести к видообразованию и при каких условиях.

Для оценки поведенческой изоляции в некоторых стабильных гибридных зонах можно использовать анализ дефицита гетерозигот, обычный методический приём в работах с экспериментальными популяциями дрозофил. В гибридных зонах найденную численность гетерозигот можно сравнить с ожидаемой, используя уравнение Харди-Вайнберга и вычислить индекс изоляции (I). С использованием этого метода нам впервые удалось показать “reinforcement” в гибридных зонах хромосомных рас обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. В узких гибридных зонах между хромосомными расами доля гибридов уменьшается более чем в два раза по сравнению с теоретической при случайном скрещивании. Поведенческую изоляцию формирует отбор против гибридов — комплексных гетерозигот, плодовитость которых понижена. Изолирующий эффект таких гибридных зон достаточен для того, чтобы поддерживать различия по кариотипам и некоторым функционально значимым морфологическим признакам, но не достаточен, чтобы прервать поток генов.



Во всех природных гибридных зонах животных гибриды плодовиты, поскольку постзиготические нарушения блокируются отбором, формирующим этологическую изоляцию. Но существует едва различимая для исследователя особенность гибридов — в одних гибридных зонах приспособленность гибридов такая же, как у исходных форм или выше, а в других — ниже исходных форм. Соответственно, в одних возможно гибридное формообразование, а в других совершенствуется этологическая изоляция. Оба процесса несовместимы. Если отбор совершенствует изоляцию, направлен против гибридов, то новые гибридные формы не могут возникнуть, например, новые хромосомные расы обыкновенной бурозубки в узких гибридных зонах с комплексными гетерозиготами.

В последние десятилетия у млекопитающих обнаружены филогруппы, поток генов между которыми прерван, хотя в зоне контакта обнаруживаются плодовитые гибриды. Следовательно, “reinforcement” все-таки способен прервать поток генов при неполной поведенческой изоляции. Мы проанализировали данные в литературе по зонам контакта филогрупп и обнаружили широкое распространение подобного явления. Очевидно, такие случаи не отличаются принципиально от редкой гибридизации в природе репродуктивно изолированных видов млекопитающих и птиц. Исследование гибридных зон между изолированными филогруппами позволит в будущем получить свидетельства того, способен ли отбор привести к видообразованию и при каких условиях.

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ  
И ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОЙ МЫШИ  
*Apodemus agrarius* Pallas, 1771: КРИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР  
РЕЗУЛЬТАТОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ  
ИССЛЕДОВАНИЙ**

**Павленко М. В.**

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии Дальневосточного отделения  
Российской академии наук,  
Россия, Владивосток, 690022  
E-mail: mv\_pavlenko@mail.ru*

Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) — широко распространённый экологически пластичный вид грызунов Палеарктики. Обширный ареал этого вида, разделённый дизъюнкцией в Забайкалье и Монголии, простирается от Центральной Европы до Тихоокеанского побережья Азии, включая Восточный и Южный Китай, Корею. Границы видового ареала динамичны и формируются в значительной мере под влиянием хозяйственной деятельности человека.

На восточной периферии ареала, на относительно крупных островах Тайвань и Чеджудо, и на множестве мелких прибрежных островов у южной оконечности Корейского п-ова (Jones, Johnson, 1965; Koh, 1991) и юге Дальнего Востока России (Костенко, 2000; Шереметьев, 2001) имеется ряд островных изолированных популяций. Популяции Тайваня и Чеджудо рассматриваются в качестве отдельных подвидов (Wilson, Reeder, 2005). Анализ кружева ареала на территории бывшего СССР с точки зрения численности в соответствии с градациями обилия позволил выделить предположительно географические популяции, занимающие относительно обособленные территории (Карасева и др., 1992). Вероятно, «ядра» наибольшего обилия вида связаны между собой ограниченными миграционными потоками через зоны минимального обилия. Возникли также и рукотворные «новые острова» — изолированные популяции, сформировавшиеся на значительном удалении от основного ареала в ре-

зультате случайного завоза основателей. Таким образом, и континентальные популяции мы можем рассматривать с известной долей допущения как острова — два гигантских — западный и восточный изоляты, и внутри них — система условных «островов». Представляется оправданным, исходя именно из этого допущения, формировать программу исследования генетической дифференциации и филогеографии данного вида или анализировать уже известные результаты.

Как объект генетического исследования полевая мышь вовлечена в филогеографический анализ пока недостаточно. Получены данные, свидетельствующие об экспансии вида на запад из Восточной Азии и вероятном существовании нескольких плейстоценовых рефугиумов в Азии (Sakka et al., 2010). Предпринята попытка использования ГИС-методов в исследовании филогеографии этого вида (Zajac et al., 2015). Однако дифференциация между западным и восточным изолятами оценена по небольшому числу локальных выборок, включающих иногда единичные экземпляры (Suzuki, 2008; Sakka et al, 2010; Koh et al., 2014; Kozyra et al, 2015). Исследование как ядерного, так и митохондриального геномов позволило выявить высокий уровень генетической изменчивости этого вида на юге Дальнего Востока России (Павленко, 1997; Атопкин и др., 2007; Засыпкин и др., 2007; Докучаев и др., 2008; Sakka et al., 2010, Переверзева, Павленко, 2014; Фрисман и др., 2016).

На основе картины филогеографии, полученной при анализе изменчивости гена *cyt b*, предложена гипотеза, согласно которой популяции юга Дальнего Востока России могут рассматриваться как ключевые в поддержании высокого генетического разнообразия и диверсификации для этого вида (Sakka et al., 2010, Переверзева, Павленко, 2014). В то время как в макрогеографическом контексте они расположены на периферии видового ареала.

Ряд работ отражает региональные аспекты картин изменчивости митохондриального генома, преимущественно для территории Китая и южной части Корейского полуострова. Показано наличие нескольких линий гаплотипов на относительно небольших территориях (Koh et al., 2011; Oh et al., 2013; Kim & Park, 2015; Переверзева, Павленко, 2014).

Наиболее полные данные по генетической и морфологической дифференциации островных популяций получены для полевой мыши

с о-ва Чеджудо и ряда мелких прибрежных островов Корейского п-ова (Koh, 1991; Koh, Yoo, 1992; Han et al., 1996; Koh et al., 2000, 2014; Oh et al., 2003; Oh et al., 2013; Yoon et al., 2004). Выявлена значительная дифференциация островных изолятов Чеджудо и Тайваня от материковых (Koh et al., 2000; Yoon et al., 2004; Oh et al., 2013, Koh et al., 2012; 2014; Kim et al., 2015) и относительно слабовыраженная между континентальными подвидами Корейского п-ова и Северо-Восточного Китая (Koh et al., 2011). Из тайваньской популяции исследовано ограниченное количество экземпляров (Koh et al., 2012; 2014). Уровень генетических дистанций между островными и континентальными популяциями почти вдвое выше, чем между разными материковыми. Оценка времени дивергенции между островными и материковыми популяциями существенно выше вероятного времени независимого существования островов на основе палеогеографических реконструкций. Можно предполагать как вклад более ранних миграций из материковых популяций, так и специфику генетических процессов в островных популяциях.

Начато комплексное исследование популяций мелких прибрежных островов Японского моря (Залив Петра Великого, юг Приморского края). Показано, что популяция о-ва Большой Пелис достоверно отличается от популяций других островов и материка по краниометрическим параметрам, фенам зубов и вариантам белка крови трансферрина (Шереметьева и др., 2017) и, по предварительным данным, на основе анализа микросателлитных локусов (Фрисман и др., 2016, 2017).

И, наконец, «новые острова»: исследована изолированная популяция из Северного Приохотья, сформировавшаяся в конце XX столетия в результате случайного завоза. Филогенетический анализ показал сходство строения нуклеотидных последовательностей *cytb* полевых мышей из Северного Приохотья и *cytb*-гаплотипов особей этого вида с юга Дальнего Востока России и Китая как наиболее вероятных регионов-доноров. Предполагается полифилетическое происхождение отдельных локальных поселений и их принадлежность к небольшим изолированным субпопуляциям (Переверзева и др., 2016).

Малый объем выборки, ограниченный набор генетических маркеров, недостаточный географический охват, отсутствие координат и единого подхода в исследовании по всему ареалу не позволяют представить корректную филогеографическую реконструкцию.

Что необходимо:

- 1) интеграция усилий для максимального охвата всего ареала;
- 2) расширение перечня генетических маркеров;
- 3) анализ т. н. «популяционных ядер», формирующих «кружево ареала»;
- 4) анализ периферических популяций в зонах расширения (сжатия) ареала;
- 5) исследование островных изолятов;
- 6) исследование интродуцированных популяций;
- 7) критическая оценка времени дивергенции (формирования т. н. евро-азиатской дизъюнкции) западного и восточного массивов ареала и островных популяций;
- 8) анализ ископаемого материала (как традиционный, так и «древней» ДНК).

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 15-04-03871*

## **ПРОЦЕССЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ МОРСКИХ ОКУНЕЙ РОДА *Sebastes* АТЛАНТИЧЕСКОГО И СЕВЕРНОГО ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНОВ**

**Рольский А. Ю.<sup>1</sup>, Махров А. А.<sup>2</sup>, Артамонова В. С.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Полярный научно-исследовательский институт  
морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича,  
Россия, Мурманск, 183038  
E-mail: rolskii@list.ru*

<sup>2</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 117071  
E-mail: makhrov12@mail.ru*

Процессы формообразования и видообразования у различных организмов, попавших в новые условия обитания, являются классическим объектом изучения биологов-эволюционистов (например, вьюрки Галапагосских островов и обитатели озера Байкал). Однако в исследованиях

такого рода достаточно редко изучают параллельную эволюцию ближайших родственников (предков) той группы, которая вселилась в новое местообитание. Вместе с тем, недавние исследования свидетельствуют о том, что эволюция родственных видов, обитающих в разных условиях, может идти с неодинаковой скоростью. Например, в ходе изучения прудовиков *Radix balthica* было показано, что эволюция форм, обитающих в Исландии, идёт значительно быстрее, чем эволюция их родственников, оставшихся в Европе (Болотов и др., 2016).

Род *Sebastes* насчитывает более 100 видов, большая часть которых обитает в Тихом океане. В Северной части Атлантического океана и Северном Ледовитом океане обитают только четыре вида *Sebastes*: окунь-клювач (*S. mentella*), золотистый окунь (*S. norvegicus*), американский окунь (*S. fasciatus*) и малый морской окунь (*S. viviparus*). Интересные биологические и экологические особенности этих рыб такие как: позднее созревание, внутреннее оплодотворение и живорождение, а также сложная внутривидовая структура, являются причиной повышенного внимания исследователей к этой группе рыб (Барсуков, 1981a; Снытко, 2001; Love et al., 2002).

В ходе изучения эволюционной истории этих рыб сформировалось несколько отличных друг от друга точек зрения на проблему видообразования североатлантических *Sebastes*. Одни исследователи считают, что видообразование морских окуней в Северной Атлантике и Северном Ледовитом океане было симпатрическим (Барсуков, 1981a), другие допускают возможность аллопатрического видообразования в этой группе рыб (Литвиненко, 1985; Schmidt, 2005).

Указанные выше проблемы стали основой для формирования цели настоящего исследования, которая заключалась в реконструкции основных этапов дифференциации видов и внутривидовых групп североатлантических морских окуней рода *Sebastes* и проверки предположения об ускорении эволюционного процесса в этой группе видов.

Материалом для работы послужили биологические образцы *Sebastes*, собранные в различных районах Северной Атлантики и морях Северного Ледовитого океана в период с 2007 по 2014 г. В ходе работы были изучены последовательности митохондриальной (контрольный регион) и ядерной (участок последовательности второго интрона рибосомного белка S7) ДНК, а также аллозимные локусы, среди которых информативным

оказался только локус MDH\*. В анализ также были включены последовательности контрольного региона мтДНК тихоокеанских представителей подсемейства Sebastinae из электронной базы данных GenBank (NCBI).

По результатам изучения последовательностей контрольного региона мтДНК морских окуней подсемейства Sebastinae выполнена реконструкция филогении североатлантических морских окуней рода *Sebastes*.

Анализ результатов исследования позволяет выделить несколько этапов в эволюционной истории североатлантических *Sebastes*. На первом этапе в результате определённых палеоклиматических событий (регрессия океана, чередование межледниковых фаз) предковая форма современных североатлантических *Sebastes* аллопатрически разделилась на две группы, которые долгое время были репродуктивно изолированы. Факт репродуктивной изоляции подтверждается независимым накоплением замен в последовательностях контрольного региона в двух ветвях североатлантических *Sebastes*, происходящих от общего предка, вселившегося в Атлантику. Впоследствии одна из ветвей эволюционировала до современного *S. viviparus*, а вторая стала родоначальником трех остальных североатлантических видов морских окуней. Ключевыми при дифференциации видов были, судя по всему, палеоклиматические события, разрывавшие ареал предковой формы на время, достаточное для накопления генетических различий между двумя группами рыб. Таким образом, на первом этапе процесс видообразования у морских окуней, вероятнее всего, был аллопатрическим. На втором этапе, согласно нашим данным, процесс видообразования шел в направлении от наиболее мелководного вида — *S. fasciatus* к *S. norvegicus* и далее к самому глубоководному из тройки видов — *S. mentella*. Ближайшим тихоокеанским родственником североатлантических *Sebastes* следует считать тихоокеанского клювача *S. (Sebastodes) alutus*. Наиболее близкими к общему предку, а потому более древними оказываются *S. fasciatus* и *S. viviparus*.

Данная реконструкция во многом согласуется с точкой зрения Н.И. Литвиненко (1985), который предполагал, что разрыв ареала предковой формы североатлантических *Sebastes* привёл к аллопатрическому возникновению двух линий морских окуней, одна из которых дала начало только одному виду (*S. fasciatus*), а вторая — трём, причём отделение предковой формы современного *S. viviparus* было аллопатрическим, а обособление

*S. marinus* и *S. mentella* происходило по мере освоения всё больших океанических глубин. В то же время, согласно нашим данным, непосредственным предком *S. marinus* и *S. mentella* следует считать не *S. viviparus*, как предполагал Н.И. Литвиненко, а *S. fasciatus*. В некотором отношении сходный порядок дифференциации североатлантических *Sebastes* предполагает концепция В.В. Барсукова (1981а), который, однако, считал, что разделение предковой формы на две, одна из которых дала начало современному *S. viviparus*, а другая — трём остальным видам, было симпатрическим.

Кроме того, полученные в настоящем исследовании данные свидетельствуют о том, что адаптивная эволюция морских окуней рода *Sebastes* в Северной Атлантике и морях Северного Ледовитого океана проходила быстрее, чем у их тихоокеанских родственников, хотя процессы возникновения репродуктивной изоляции в этой группе видов, по всей видимости, не ускорялись. Это предположение подтверждает активная межвидовая гибридизация североатлантических *Sebastes* (Valentin, 2006; Saha et al., 2016). Нами в результате анализа двух ядерных локусов также были выявлены случаи межвидовой гибридизации морских окуней. Впервые обнаружены гибриды этих рыб в морях Северного Ледовитого океана, а также установлено, что, по крайней мере, часть межвидовых гибридов плодовита и может скрещиваться с особями родительских видов, давая в потомстве возвратных гибридов.

Работа поддержана программами «Биоразнообразие природных систем» (подпрограмма «Генофонды живой природы и их сохранение») и «Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления».



## ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕОРГАНИЗАЦИИ ГЕНОМА И ЖЁСТКОГО ИНБРИДИНГА

Стегний В. Н.

*Национальный исследовательский  
Томский государственный университет,  
Россия, Томск, 634050  
E-mail: stegniy@res.tsu.ru*

Рассматриваются эпигенетические механизмы видообразования, среди которых выделяются гетерохроматиновые модификации и изменения пространственной организации хромосом в герминативных клеточных системах. Предполагается, что эти эпигенетические реорганизации видовых геномов — основа видообразования у эукариот. Модификации гетерохроматиновых компонентов генома, могут быть сопряжены непосредственно с хромосомным полиморфизмом и видообразованием, причём всякая постепенность (градуализм) подобных реорганизаций в пределах так называемого «эволюционно значимого времени», по-видимому, исключается. Учитывая критическую функцию гетерохроматиновых последовательностей в мейозе и митозе и их изменения в эволюции, различия в гетерохроматине вероятно играют роль в репродуктивной изоляции видов. Важнейшим эпигенетическим механизмом видообразования является реорганизация архитектуры хромосом на основе изменений системы связей хромосом с оболочкой ядра (системные мутации). Постулируется, что к видоспецифичной фиксации генных, хромосомных, геномных мутаций и гетерохроматиновых модификаций, приводит перестройка пространственной организации хромосом в ядре. Реорганизация архитектуры хромосом в интерфазном ядре возникает также при хромосомных и геномных перестройках, так как изменение морфологии и числа хромосом неизбежно вовлекает изменения пространственной организации хромосом в ядре. Однако не всегда геномные мутации приводят к образованию нового вида, как и хромосомные реорганизации типа «робертсоновских вееров», а лишь формируется внутривидовой полиморфизм и только если одновременно с геномными и хромосомными перестройками

возникают системные мутации, то образуется новый вид, так как именно изменение фиксированной системы связей хромосом с ядерной оболочкой инвариантно и видоспецифично.

Обосновывается представление об эволюционном значении жёсткого инбридинга в условиях экстремальных режимов внешней среды (особенно температур) для процессов формирования адаптивного генетического полиморфизма и видообразования. Основными проявлениями «парадоксального» эффекта жёсткого инбридинга являются:

- 1) структурная и функциональная реорганизация генома генеративной (репродуктивной) системы;
- 2) активация мобильных генетических элементов.

Это может приводить к генерации мутаций различных типов (генных, хромосомных, геномных, системных) и модификациям гетерохроматина. Редукция генетического полиморфизма при инбридинге и почти полная гомозиготизация генома приводит к гормональным нарушениям у инбредных особей, определяемые как патологический стресс. Внешние экстремальные факторы среды, определяемые как экологический стресс, синергически усиливают эффект патологического стресса и в генеративной системе организмов возникает явление геномного стресса. Геномный стресс приводит к активации мобильных генетических элементов и структурно-функциональной перестройке генома, выраженной в резком повышении мутабельности и возникновении в генеративной системе генных, хромосомных, геномных мутаций и перестройке архитектуры хромосом (системных мутаций). Следствием этого является появление нового генетического полиморфизма (при генных и хромосомных мутациях), расширяющего адаптивные рамки вида (видовую экологическую нишу) и связанное с этим увеличение видового ареала или образование нового вида (при геномных и системных мутациях).

## **ПОНЯТИЕ ВИД ПРИМЕНИТЕЛЬНО К СИСТЕМАТИКЕ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ**

**Трускинов Э. В.**

*Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт  
генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР),  
Россия, Санкт-Петербург, 190000  
E-mail: truskinov@yandex.ru*

В современной науке нет единого представления биологической сущности вида. Об условности в понимании вида говорится в заключительном разделе работы Н.И. Вавилова «Линнеевский вид как система». О безуспешной попытке создать «стандарт практического вида» универсального значения отмечено К. М. Завадским в его книге «Учение о виде». Такого же мнения придерживался крупнейший ботаник-таксономист А.Л. Тахтаджан: «Очень трудно дать такое определение вида, которое одинаково хорошо подходило бы как к растениям, размножающимся половым путём, так и к растениям, размножающимся бесполом путём. В одном случае вид представляет собой систему популяций, а в другом случае он есть система клонов». Культурный картофель относится к вегетативно размножаемым культурам, воспроизводимым клубнями, однако некоторые его виды способны размножаться также и ботаническими семенами. Издавна наметились два подхода в систематике растений: вид как элементарная единица (жорданон, по имени французского ботаника А. Жордана) и вид как система (линнеон). В нашей отечественной ботанической науке они были представлены школой В.Л. Комарова — приверженцев мелкого монотипического вида и школой Н.И. Вавилова — сторонников крупного политипического вида, состоящего из ряда более мелких рас и форм (подвидов, разновидностей, экотипов, биотипов, генотипов). В связи с этим интересно и важно проследить, как эти разные принципы таксономии приложимы к современной систематике картофеля, одной из наиболее сложных и противоречивых в ботанике.

Условно в прикладном отношении все виды картофеля подразделяют на культурные, примитивные и дикие. Собственно, культурным

являлся до определенного времени один вид — тетраплоид *Solanum tuberosum* L. чилийского происхождения, представленный сотнями селекционных сортов по всему миру. Под примитивными видами понимаются местные южноамериканские сорта (landraces), в основном диплоиды. Их не так много, в пределах десятка. Дикие виды разного уровня плоидности (от диплоидов до гексаплоидов) зашкаливают за сотню, а их ареалы заходят также в Центральную и Северную Америку, захватывая Мексику. Американские экспедиции 1925—1929 гг. С. М. Букасова и С. В. Юзепчука значительно расширили видовой состав южноамериканского картофеля. Ими был открыт новый культурный тетраплоидный вид *S. andigenum* Juz. et Buk. Вид очень полиморфный и имеющий очень широкий ареал распространения в странах андийского горного региона Южной Америки (Венесуэла, Боливия, Перу, Колумбия, Аргентина). Его хорошая скрещиваемость с *S. tuberosum* L. чилийского происхождения дала основание Дж. Хоксу низвести его до подвида: *S. tuberosum* sbsp. *andigenum*. К этому же сводилась работа Симмондса по Neo-Tuberosum, изучавшего половое потомство некоторых форм *S. andigenum*. Выделилась форма внешне не отличимая от чилийского *S. tuberosum*. Однако современный молекулярно-генетический анализ обширного набора образцов не подтвердил полного филогенетического сродства этих двух видов. Сравнение систем Букасова и Хокса, а также современных таксономических ревизий Спунера и др. показывает и подтверждает неоднозначный подход ботаников и генетиков к видовому статусу даже в отношении двух ботанически близких, но географически разобщенных культурных видов (или подвигов) картофеля. Лишь в отношении гибридогенных видов: триплоидного *S. juzepczukii* Buk. и пентаплоидного *S. curtilobum* Juz. et Buk., перешедших целиком на вегетативный, клоновый способ размножения признаётся их видовое статусное положение при разных системах и таксономических подходах. Ещё более запутанным представляется положение с так называемыми примитивными диплоидными видами, которых в отдельных системах насчитывается разное их число: 3 (Dodds, 1962), 17 (Букасов, 1978), 7 (Hawkes, 1990), 9 (Ochoa, 1999), 4 (Spooner et al., 2010). Это касается и ряда триплоидов, которые могут быть автополиплоидами некоторых диплоидных видов, являясь их цитотипами, но и аллополиплоидами гибридного происхождения.

Таким образом, систематика картофеля, равно как и любого другого вида, строится в соответствии с тем или иным понятием, что такое вид. Основными различиями в понимании и определении вида являются монотипность или политипность его структуры, монофилетическое или полифилетическое его происхождение. Судить о правомерности того или иного подхода можно, исходя с одной стороны из филогении, познания всего комплекса эволюционно-генетической связи между видами, а с другой — из задач практического использования видовых названий, например, в селекционной работе. В настоящее время подавляющее большинство сортов картофеля является межвидовыми гибридами. Так сложилось, что ни один из таксономических подходов к виду не может быть абсолютной истиной. Тем не менее, система видов С.М. Букасова остаётся наиболее подробно разработанной, структурированной, отвечающей номенклатурным и прикладным задачам специалистов по картофелю.

## **ИЗОЛЯТЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ КАК ЕСТЕСТВЕННЫЕ РЕЗЕРВАТЫ АРХАИЧНЫХ ФОРМ ВИДА**

**Шереметьева И. Н.**

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН,  
Россия, Владивосток, 690022  
E-mail: sheremet76@yandex.ru*

Проблема сохранения биоразнообразия тесно связана с резервами внутрипопуляционной изменчивости видов. Генетическое разнообразие природных популяций с одной стороны является, базой для адаптивных и эволюционных изменений, а с другой — основным механизмом устойчивости вида. Уровень генетического разнообразия определяется взаимодействием основных микроэволюционных факторов — естественного отбора, мутаций, случайного дрейфа и изоляции. Изоляция — это ключевой фактор, в результате которого возникают барьеры препятствующие скрещиванию, что ведёт к увеличению и закреплению межпопуляционных различий, в связи с ослабленным потоком мигрантов, и в итоге приводящий к видообразованию.

Острова (в том числе и горные изоляты) — это природные лаборатории изолированных популяций для изучения процессов микроэволюции. Особенности этих процессов в островных популяциях способствуют снижению уровня генетического разнообразия и свободного скрещивания (панмиксии), а также к изменению соотношения внутри- и межпопуляционного генного разнообразия. Тем не менее, именно изоляция, дрейф генов, а также в некоторых случаях, небольшая численность позволяют каждой отдельной популяции изменяться независимо и приводят к генетической дифференциации и формированию у них уникального генофонда. Помимо этого изоляты также способны выступать в качестве резерватов сохранения древних гаплотипов или архаичных форм.

Архаичные формы вида — это реликтовые популяции, которые будучи изолированы, представляют собой остатки более древнего вида, который ранее был распространён в данной области. Очень часто вызывает затруднение отличить реликтовые популяции от популяций, которые являются результатом заноса основателей вида в те места, где условия среды позволили ему закрепиться. Настоящая работа посвящена анализу генетического разнообразия некоторых видов грызунов, имеющих изолированные популяции в межгорных котловинах и/или на островах, с целью обнаружения архаичных форм.

Регионом исследования была Восточной Азии — обширная область со сложной структурой рельефа и разнообразными условиями обитания. Этот регион обладал большой динамичностью преобразования климатических и ландшафтных процессов. Наиболее драматические преобразования происходили во время периодов аридизации климата, связанные с формированием восточно-азиатского муссона. На протяжении последних 25 тыс. лет на этой территории последовательно сменялось четыре климатических режима, при которых чередовались времена с различной влажностью климата и температурой. При этом районы восточной периферии азиатского континента менее серьезно страдали от глобальных климатических изменений, поскольку сказывалось влияние морей. С резким ужесточением климата на основной части материковой Азии большинство видов исчезло, а часть резко сокращало свои ареалы, переживая суровые условия в рефугиумах, которые находились не только на материке, но и на шельфовых островах Японского и Желтых морей.

При этом в отдельных материковых рифугиумах в популяциях грызунов происходили генетические изменения, приводящие к смене гаплогрупп. При наступлении благоприятных условий виды смогли расширить свой ареал, при этом архаичные формы сохранились только на периферии ареала в изолированных популяциях, а основная часть материкового ареала была заселена особями молодых филогенетических линий.

В результате были обнаружены архаичные формы в популяциях межгорных изолятов и на шельфовых островах у дальневосточной полевки и крысovidного хомячка.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (15-04-03871).*

## **НЕЙТРАЛЬНЫЕ ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ МОГУТ ДАТЬ СТАРТ ХРОМОСОМНОМУ ВИДООБРАЗОВАНИЮ. СЛУЧАЙ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia)**

**Щипанов Н. А., Павлова С. В.**

*Институт проблем экологии и эволюции А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: shchipa@mail.ru*

Случаи генетического фракционирования населения различного географического масштаба, включая быструю ре-колонизацию послеледниковой территории, последовательное заселение океанических островов или «микробное секторирование» могут быть объяснены на основе принципа «founder takes all» и не предусматривают для фракционирования необходимого влияния среды, различий в требованиях к местообитаниям или разнонаправленного действия отбора (Waters et al., 2013). Суть происходящих процессов основана на преимущественном размножении и распространении по свободной территории формы, которая случайно оказалась на фронте волны колонизации. Применение принципа «competitive exclusion» к внутривидовым формам позволяет объяснить длительное сохранение пространств, заселённых генетически однородным населением (Waters 2011), т.е., в терминологии авторов, структурирование биоразнообразия осуществляется за счёт «density-dependent» процессов. При этом

область, из которой началось расселение, характеризуется повышенной генетической гетерогенностью. При последовательном заселении пространства могут образовываться цепочки генетически различимых, но родственных групп населения.

В своей работе мы впервые составили карту распространения внутривидовых хромосомных рас *Sorex araneus* на территории России и показали, что картина современного распределения рас соответствует ожидаемой для ре-колонизации, управляемой «density-dependent» процессами. Мы выявили два очага хромосомного разнообразия современных рас, один расположен у ледниковых границ около Балтики, второй — в окрестностях Байкала. Размеры ареалов рас последовательно увеличиваются при удалении от этих очагов. На основе анализа кариотипических различий все расы могут быть включены в состав четырех «цепочек», в которых соседние кариотипические варианты могут быть получены за счёт одной полноплечевой реципрокной транслокации (whole-arm reciprocal translocation, WART). В настоящее время эти цепочки переплелись, и большинство контактирующих рас имеют по две и более диагностирующие хромосомы, различающие их кариотипы. Для таких рас показано наличие узких «напряженных гибридных зон», которые формируются и поддерживаются за счёт отбора против межрасовых гибридов (Searle & Wójcik, 1998; Bulatova et al., 2011). Действительно, при подробном изучении нескольких межрасовых зон был обнаружен дефицит гибридных особей. Таким образом, гибридные зоны обыкновенной бурозубки следует рассматривать как бимодальные гибридные зоны (Bulatova et al., 2011). Такой тип зон возникает в случае появления дополнительных факторов изоляции гибридизирующих форм, т.е., когда формы встают на путь видообразования (Jiggins & Mallet, 2000).

Таким образом, с учётом специфики вида обыкновенной бурозубки, у которой генетические различия связаны с различиями кариотипов, можно говорить о том, что нейтральные демографические процессы привели к фракционированию кариотипических форм этого вида и, таким образом, дали старт хромосомному видообразованию.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (15-04-04759) и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем» I.21 П.*



## Секция ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

### Стеновые доклады

#### ПРОЦЕССЫ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ В ГРУППЕ ВИДОВ «ЖЁЛТЫХ» ТРЯСОГУЗОК (PASSERIFORMES, MOTACILLIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Артемьева Е. А., Макаров Д. К.

Ульяновский государственный педагогический университет  
им. И. Н. Ульянова, кафедра географии и экологии,  
Россия, Ульяновск, 432700  
E-mail: hart5590@gmail.com

Генетическая основа симпатрии популяций воробьинообразных видов птиц, в том числе, видов группы «жёлтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae), остается малоизученной в условиях совместных гнездовых поселений.

Цель работы: выявление молекулярно-генетической основы поддержания механизмов симпатрии в совместном гнездовом поселении видов «жёлтых» трясогузок на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье). В течение полевых сезонов 2012–2016 гг. проводились исследования совместного гнездового поселения жёлтой *Motacilla flava flava* Linnaeus, 1758, белоухой *Motacilla flava beema* (Sykes, 1832), белоголовой *Motacilla flava leucoccephala* (Przewalski, 1887) и желтолобой *Motacilla lutea* (S.G. Gmelin, 1774) трясогузок в совместных гнездовых поселениях на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье) в условиях симпатрии. Для проведения молекулярно-генетического анализа были исследованы кладки данных видов: яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (от 20.05.2013 г.); яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (25.05.2013 г.); яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (23.05.2015 г.); яйца желтой трясогузки (4 экз.) (7.06.2015 г.); яйца белоголовой трясогузки (4 экз.) (7.06.2015 г.); 21.05.2016 г. (3 яйца желтоголовой трясогузки; 3 яйца желтолобой трясогузки; 3 яйца

белоголовой и желтолобой трясогузок; 2 яйца желтолобой трясогузки; 4 яйца желтолобой трясогузки метиса); 5.06.2016 г. (4 птенца желтых трясогузок — пробы свежих перьев, их зачатков, капли крови); 19.06.2016 г. (2 яйца желтолобой трясогузки метисной; 3 яйца желтолобой трясогузки).

Материал гомогенизировался в литическом растворе в течении 10 минут, после чего к нему добавлялась протеаза К и проводилась инкубация при температуре 56°C 6 часов. Далее из полученного супернатанта проводилось выделение ДНК на силиконовых колонках. В качестве генетического маркера был выбран митохондриальный ген цитохром оксидазы I (COI). Амплификация осуществлялась с помощью праймеров BirdF1: TTCTCCAACCACAAAGACATTGGCAC. Амплификацию проводили с использованием термоциклера SpeedCycler 2 (Analytik Jena). Параметры полимеразной цепной реакции (ПЦР) были следующими: 5 минут при 94°C, 30 секунд при 94°C, 30 секунд при 52°C и 40 секунд при 72°C (всего 35 циклов). Финальная элонгация длилась 5 минут 72°C. Далее проводился электрофорез в 1 % агарозном геле с целью определения качества проведенной ПЦР. Очищенные продукты амплификации секвенировались с использованием капиллярного генетического анализатора ABI PRISM 3500 (Life Technologies) (с предварительным проведением сиквенсовой реакции с флуоресцентно-мечеными дезоксирибонуклеотидами и последующей очисткой набора терминированных фрагментов). Последовательности были выровнены с помощью программы ClustalW2 и с помощью программы JalView построены филогенетические дендрограммы с указанием генетических дистанций.

В результате проведения молекулярно-генетического анализа достигнуто следующее. На протяжении времени наблюдения за соотношением видового состава совместного гнездового поселения произошло постепенное снижение числа гнездовых пар желтолобой трясогузки (с 65 % в 2012 г. до 40 % в 2016 г.) и возрастание числа гнездовых пар жёлтой трясогузки (с 35 % в 2012 г. до 60 % в 2016 г.). При этом возросло число смешанных гнездовых пар жёлтых и желтолобых трясогузок (с 5 % в 2012 г. до 30 % в 2016 г.). Потомки от смешанных гнездовых пар имеют осветлённую, почти белую окраску головы (самцы), которые фенотипически соответствуют подвиду жёлтой трясогузки — белоголовой трясогузке. Число гнездовых пар белоголовых трясогузок также ежегодно нарастает (с 1 % в 2013 г. до

4% в 2016 г.). Сравнительный молекулярно-генетический анализ кладок гнездовых пар жёлтых, белоголовых и желтолобых трясогузок показывает, что внутри кладок особи (зародыши на поздних стадиях развития) имеют достаточно большой разброс генетических дистанций, что может свидетельствовать о гибридной природе значительной части выводков.

К генетическим механизмам дивергенции популяций «жёлтых» трясогузок можно отнести межвидовую и внутривидовую гибридизации. Существование гибридизации между подвидами жёлтой трясогузки *M. flava* и желтолобой трясогузкой *M. lutea* является важнейшим лимитирующим фактором распространения и численности последней, приводит к появлению и дальнейшему накоплению в популяции особей белоголовой трясогузки *M. f. leucosephala*. Внутривидовая гибридизация подвидовых форм жёлтой трясогузки *M. flava* – номинативной *M. f. flava* и белоухой *M. f. beema* приводит к постоянно происходящим генотипическим расщеплениям, которые поддерживают внутривидовой полиморфизм популяций и обеспечивают основу для дальнейшей генетической дивергенции данных подвигов и видов. Подвид белоголовой трясогузки *M. f. leucosephala* характеризуется максимальными генетическими дистанциями (1306,67—1375,67), что соответствует видовому рангу. Современный политипический комплекс *M. flava* (в узком смысле, серия видов и подвигов только *M. flava*), вероятно, сформировался в историческое время на основе всеерной гибридизации между исходными формами *M. f. flava* и *M. lutea*. Таким образом, факторы генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией играют ведущую роль в формировании пространственно-временной и генетической структуры рода *Motacilla*. В настоящее время происходит активный процесс генетической дивергенции и обособления подвидовых и видовых форм «жёлтых» трясогузок в условиях широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса на основе внутривидовой и межвидовой гибридизации на европейской части России.

## РЕФУГИАЛЬНАЯ ГИПОТЕЗА В ХРОМОСОМНЫХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ ПО ГРЫЗУНАМ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Баскевич М. И.<sup>1</sup>, Потапов С. Г.<sup>1</sup>, Хляп Л. А.<sup>1</sup>, Шварц Е. А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 117071

<sup>2</sup>WWF, Российское отделение,  
Россия, Москва, 109240  
E-mail: mbaskevich@mail.ru

С целью проверки гипотезы о возможности существования в LGM рефугиумов лесной и тундровой растительности в области Скандинавского щита, откуда в постледниковье могло происходить заселение Валдайской возвышенности предками лесных видов, исследованы генетические особенности Валдайских популяций полёвки-экономки *Microtus oeconomus* и лесной мышовки *Sicista betulina*. Представлены собственные хромосомные (G-, AgNOR-окраска хромосом) и (или) молекулярные (секвенирование фрагмента гена *cytb* мтДНК) результаты по данным представителям грызунов Валдая, сопоставляемые с аналогичными результатами для других популяций этих видов. Впервые для полёвки-экономки *Microtus oeconomus*, обитателя увлажнённых лесных биотопов, характеризующейся стабильным кариотипом ( $2n=30$ ) по всему ареалу от Лапландии до Аляски, за исключением изолятов в Фенноскандии, обнаружена кариологически полиморфная популяция в Валдайском национальном парке (ВНП), на краю основного массива ареала вида в Западной Палеарктике ( $2n=31$ ,  $n=2$ ;  $2n=30$ ,  $n=6$ ). В исследованной полиморфной популяции из ВНП с помощью G-окраски хромосом уточнена природа хромосомной перестройки (робертсоновская диссоциация хромосомы № 8), сходная с таковой в изолятах из Фенноскандии, но отмеченная лишь в гетерозиготном состоянии. Предполагается, что обнаруженный феномен может служить аргументом в пользу существования рефугиума лесной и тундровой растительности в области Скандинавского щита, откуда в постледниковье могло происходить заселение Валдайской возвышенности полиморфными предками полёвки-экономки, а в эволюции вида имели место не только дивергентные, но и ретикулярные процессы,

чередование которых определило специфику хромосомного полиморфизма изученной периферической популяции вида. С целью проверки выше упомянутой гипотезы второй объект, лесная мышовка *Sicista betulina* (населяет хвойно-широколиственные леса Евразии от Забайкалья до Альп и Карпат с изолированными участками обитания в Скандинавии и Ютландии), был исследован кариологически (C-banding) и на основе секвенирования фрагмента (1099 п.н.) гена *cytb* мтДНК из нескольких пунктов Валдая и из Подмосковья. Хромосомные исследования (C-banding), охватывающие выборку из ВНП (окрестности оз. Кренье, 2 экз.) и Подмосковья (окрестности г. Звенигорода, n=2) указывают на небольшие отличия в характере С-окраски хромосом между особями *S. betulina* из ВНП и Подмосковья. В кариотипах экз. из ВНП блоки прицентромерного гетерохроматина мелкие, а Y-хромосома С-негативна, в отличие от таковых у особей из Подмосковья, в кариотипах которых выявлены крупные С-блоки и полностью гетерохроматичная Y-хромосома. Используемый в молекулярных исследованиях материал включал ту же выборку из ВНП (n=2, окр. оз. Кренье, Новгородская обл.), а также сборы из двух других пунктов Валдая (окрестности г. Ржев, n=1 и с. Бубоницы, n=2) Тверской обл. и кариотипированный образец из Подмосковья (окрестности г. Звенигорода, n=1). В качестве внешней группы был привлечён образец мышовки Штранда *S. strandi* (вид-двойник лесной мышовки) из Центрального Черноземья. Результаты анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *cytb* мт ДНК в исследованных образцах мышовок демонстрируют высокий уровень отличий по данному молекулярному признаку образцов *S. betulina* из ВНП (окрестности оз. Кренье) не только от таковых вида-двойника *S. strandi* из Центрального Черноземья (уровень их отличий составляет порядка 10%), но и от образцов из Тверской обл. и Подмосковья (уровень отличий превышает 8%). Представленные данные в случае их дополнения и использования генетической концепции вида (Baker, Bradley, 2006) могут указывать на межвидовой уровень различий между популяциями лесных мышовок из ВНП и таковыми из пунктов вблизи южной границы Вепсовской стадии Валдайского ледника (окрестности с. Бубоницы) и бассейна Верхней Волги (окрестности г. Ржева). Можно высказать предположение, что своеобразие популяции *S. betulina* из ВНП определяется её генетическим родством с предками

из рефугиумов в области Скандинавского щита, откуда в постледниковые могло происходить заселение освобождавшейся ото льда территории северной части Валдая, тогда как заселение лесных ландшафтов бассейна Верхней Волги и сопредельных участков, по-видимому, происходило из внеледниковой области. В этой связи было бы интересно сопоставить полученные результаты секвенирования гена *cytb* мтДНК у особей *S. betulina* из различных пунктов Валдая и Смоленско-Московской возвышенности с исследованием нуклеотидных последовательностей образцов гена *cytb* мтДНК у *S. betulina* из изолятов в Фенноскандии. Подтверждением выше приведенного сценария для популяций двух модельных видов грызунов, обитающих в лесных биотопах севера Валдайской возвышенности, могут служить результаты хромосомных исследований популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*, выявившие контакт и гибридизацию хромосомных рас из внеледниковой и ледниковой областей на краевых образованиях Вепсовской стадии Валдайского ледника (Орлов и др., 2007; Борисов и др., 2008), а также поддерживающие гипотезу о существовании рефугиума лесной и тундровой растительности в области Скандинавского щита геоботанические данные по географии «очагов расселения» широколиственных пород в Восточной Европе (Кожаринов, 1994).

*Исследование поддержано грантом РФФИ (№ 16-04-00032а).*

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*Coregonus albula*) И СИБИРСКОЙ (*C. sardinella*) РЯПУШЕК И ПЕЛЯДИ (*C. peled*)

Боровикова Е. А.<sup>1</sup>, Артамонова В. С.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,  
Россия, Борок, 152742

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: elena.ibiw@gmail.com

Филогенетические отношения и обоснованность видового статуса европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек

обсуждаются с середины XX века. Анализ морфологии и экологии ряпушек Евразии позволил ряду исследователей высказать точку зрения о том, что они представляют собой единый вид — *C. albula* (Дрягин и др., 1969), но данное мнение не нашло широкого распространения среди ихтиологов (обзор: Боровикова, Махров, 2013).

Настоящая работа посвящена анализу особенностей митохондриальной ДНК (мтДНК) ряпушек Европы и Сибири с целью подтвердить или опровергнуть эту точку зрения. Для сравнения в исследование также была включена пелядь (*C. peled*) как вид, филогенетически наиболее близкий ряпушкам. Проанализированы первичные последовательности двух участков мтДНК: фрагмент, включающий ген первой субъединицы НАДН-дегидрогеназного комплекса (ND1-фрагмент, длина проанализированного участка 1867 п.н.) и часть гена первой субъединицы цитохром оксидазы (COI, длина 525 п.н.).

В ходе анализа для ряпушек Европы и Сибири описано 55 вариантов последовательности ND1-фрагмента; для них была построена медианная сеть гаплотипов (Network). Один из этих вариантов оказался идентичным ND1-последовательности пеляди, которая обитает симпатрично с ряпушкой в оз. Собачье в Сибири, где и был обнаружен данный вариант. По этой причине нельзя исключить, что в данном случае особь, идентифицированная как ряпушка, могла быть межвидовым гибридом. Всего для пеляди было найдено три варианта ND1-последовательности.

В случае COI выявлено 24 гаплотипа, один из которых оказался широко распространен среди ряпушек Европы и Сибири (53,1%), встречался он и у пеляди. Большинство прочих гаплотипов COI ряпушек отличается от наиболее распространенного одной-двумя нуклеотидными заменами ( $p$ -дистанция = 0,21%).

Анализ медианных сетей гаплотипов показал, что в оз. Плещеево (Ярославская обл.) обитают две филогенетические линии ряпушки: уникальная древняя и широко распространенная молодая. Уровень генетической дифференциации между ними достигает видového — 1,56% для ND1-фрагмента и 0,97% для COI (Боровикова, 2017), в то время как морфологические признаки представителей древней линии, в основном, не выходят за пределы изменчивости *C. albula* других водоёмов Европейской территории России (Боровикова, Артамонова, неопубл. данные).

При этом *r*-дистанции между ряпушками Европы и Сибири оказались равными 0,38% и 0,23% для ND1-фрагмента и COI соответственно.

На фоне исключительно высокой внутривидовой дифференциации филогенетических линий ряпушки оз. Плещеево, выявленный уровень дифференциации между *C. albula* и *C. sardinella* заставляет усомниться в том, что ряпушек Европы и Сибири можно считать самостоятельными видами. Кроме того, анализ медианной сети для ND1-фрагмента показал, что она распадается на два кластера, причём каждый из них включает в себя филогенетические линии, одни из которых характерны для европейской ряпушки, а другие — для сибирской. Эти линии приурочены, как правило, к конкретным водным системам, но сами водные системы не группируются по географическому принципу. Это заставило нас дополнительно проанализировать литературные данные, касающиеся ядерного генома и особенностей хромосомного набора ряпушек и пеляди.

По маркерам ядерного генома, аллозимным локусам, *C. albula*, *C. sardinella* и *C. peled* очень сходны (Перелыгин, 1988; Bodaly et al., 1991; Боровикова, Махров, 2012), однако, если ряпушки Европы и Сибири имеют абсолютно идентичные наборы хромосом (80 хромосом у самок и 81 — у самцов), то число хромосом у пеляди варьирует и составляет 74–76. Более того, у пеляди, в отличие от ряпушек, гетерогаметным является женский пол (Фролов, 2000), и это, безусловно, говорит в пользу того, что, несмотря на близость к ряпушкам, пелядь является самостоятельным видом.

Одним из аргументов для рассмотрения ряпушек Европы и Сибири в качестве отдельных видов, являются особенности их морфологии и экологии. Сибирская ряпушка это, как правило, полупроходная рыба, мигрирующая на нагул в море. Подобные длительные миграции обуславливают специфичную форму тела, определенное положение плавников рыбы (Алеев, 1957; Покровский, 1967). В Европе ряпушка населяет озёра, что очевидно приводит к иным пропорциям тела по сравнению с ряпушкой Сибири.

Диагностическим видовым признаком для *C. albula* и *C. sardinella* считается также число позвонков (Атлас, 2003). Однако у многих групп рыб, в том числе сиговых, этот показатель зависит от температуры воды, в которой происходит развитие икры (Eckmann, 1987; Черняев, 1981; Кожара и др., 1996). Даже в пределах Европейской территории России можно



проследить тенденцию к увеличению числа позвонков от южных популяций ряпушки к северным (Borovikova et al., 2013). Неудивительно, что в Сибири с её более суровыми условиями число позвонков ряпушки ожидаемо больше, чем в европейских водоёмах. Вместе с тем, следует отметить, что описаны популяции сибирской ряпушки (как правило, озёрные) с числом позвонков, характерным для *C. albula* (Скрябин, 1977; Романов, 2000; Боровикова и др., 2016).

Таким образом, низкий уровень дифференциации европейской и сибирской ряпушек по генетическим маркерам, а также тот факт, что различия между ними по «видоспецифичным» морфологическим признакам обусловлены особенностями их экологии, позволяют сделать вывод о конспецифичности *C. albula* и *C. sardinella* и правомерности объединения их в один вид. Пелядь, судя по всему, является самостоятельным видом, связанным с ними в своём происхождении. Этот вид, скорее всего, произошёл от ряпушек в ходе хромосомных перестроек; при этом митохондриальный и ядерный геномы её остались сходными с геномами ряпушек.

## ЭВОЛЮЦИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА *Aquila* С НАЧАЛА XX ВЕКА: ИССЛЕДОВАНИЕ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

Буханов С. В.<sup>1</sup>, Зиневич Л. С.<sup>1</sup>, Карякин И. В.<sup>2</sup>, Щепетов Д. М.<sup>1</sup>,  
Девятко Т. Н.<sup>3</sup>, Нижельская А. А.<sup>4</sup>, Сорокина С. Ю.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup>ООО «Сибэкоцентр», Россия, Новосибирск, 630090

<sup>3</sup>Музей природы при Харьковском национальном университете  
им. В. Н. Каразина, Украина, Харьков, 61022

<sup>4</sup>Московский государственный педагогический университет,  
Россия, Москва, 119435  
E-mail: sergey-bukhanov@yandex.ru

Одной из распространенных лабораторных моделей для изучения изолирующих барьеров являются т. н. близнецовые виды, однако особый интерес представляют исследования эволюции близкородственных видов

в природе. Степной орёл *Aquila nipalensis* (Hodgson, 1833) до недавнего времени был самым массовым видом орлов Северной Евразии, однако в XX веке его численность резко сократилась, и в 2015 году его статус в Красном листе МСОП был повышен до угрожаемого. Его ареал перекрывается с ареалом близкородственного вида — орла-могильника *A. heliaca* (Savigny, 1809). Ранее было показано, что степной орёл близок к африканскому степному орлу *A. rapax* (Temminck, 1828), и оба близки к орлу-могильнику и имеют общего предка с беркутом. В XX веке орёл-могильник также подвергся антропогенному прессингу и сейчас имеет статус уязвимого, однако в отдельных районах ареала наблюдается рост численности его популяций. В зонах перекрытия ареалов этих видов встречаются смешанные пары и птицы с фенотипами предположительных гибридов. Целью настоящей работы было исследование популяционно-генетической структуры *A. nipalensis* и *A. heliaca* в зонах перекрытия ареалов по последовательности контрольного региона (D-петли) митохондриального генома.

Образцы ДНК были выделены с помощью набора TianAmp Genomic DNA Kit (TianGen, Китай) из линных перьев ныне живущих степных орлов и могильников (коллекция ФГБУН ИБР РАН и ООО «Сибэкоцентр»), фрагментов музейных образцов 1908—1954 гг. (коллекция музея природы (фонды) при Харьковском национальном университете), а также образцов тканей *A. rapax*, любезно предоставленных д.б.н. А. Б. Савинецким (ФГБУН ИПЭЭ РАН). Амплификацию фрагментов D-петли проводили с помощью ранее разработанной библиотеки праймеров (Карякин и др., 2016), фрагменты ядерных маркеров амплифицировали с помощью специфических праймеров, разработанных в программе PrimerSelect (DNASar, США). Молекулярное определение пола проводили по общепринятой методике (Fridolfsson, Ellegren, 1999). Мы проанализировали 156 образцов степных орлов из ныне живущих популяций и 10 музейных образцов, 11 образцов могильников из популяций восточной части ареала на территории РФ, 2 образца каменных орлов из Эфиопии и 2 образца от птиц с фенотипом предполагаемых гибридов и митохондриальным гаплотипом могильника (Карякин и др., 2016).

По установленным нами полным последовательностям D-петли (1162 bp) *A. nipalensis*, *A. heliaca* и *A. rapax* на основе модели замен Хасегава-Кишино-Яно (BIC = 5796.733, +G = 0.09) методом максимального

правдоподобия было построено дерево филогенетических отношений между видами рода *Aquila*. Генетическое расстояние между беркутом (GenBank NC\_024087.1) и другими видами составляет 0.054 для *A. nipalensis*, 0.058 для *A. heliaca* и 0.061 для *A. rapax*. Генетическое расстояние между *A. heliaca* и *A. rapax* составляет 0.021. Расстояние между беркутом и реперным видом — хохлатым орлом (GenBank AP008238.1) составляет 0.12. Значение коэффициента бутстрепа для всех узлов — более 90 %. Аналогичная топология узлов с бутстреп-поддержкой не менее 75 % получена методами максимальной парсимонии и UPGMA.

Анализ генетического разнообразия природных популяций степного орла по полиморфному региону D-петли (223-426 bp) выявил 18 митохондриальных гаплотипов, среди которых встречаются мажорные, распределённые географически однородно по всему ареалу (Р-значение географического теста Мантеля 0.706). Наиболее древний гаплотип обнаружен в популяциях Калмыкии и Западного Казахстана, однако в Западной Монголии выявлен другой древний гаплотип, не обнаруженный в западной части ареала. Построение медианной сети методом Median Joining выявило три высокополиморфных сайта, что позволяет предположить независимое происхождение мажорных гаплотипов путём возникновения аналогичных замен. При анализе 4 музейных образцов из вымершей в XX веке украинской популяции степного орла были выявлены 2 гаплотипа, не обнаруженные в современных популяциях. Таким образом, подтверждается расселение степного орла из Африки, однако наличие древнего гаплотипа на востоке ареала говорит в пользу гипотезы изоляции группировок степного орла во время последнего оледенения. Для могильника выявлены 2 новых гаплотипа D-петли, не описанных для европейских популяций. Вопрос времени расселения этих видов и формирования изолирующих барьеров требует дальнейшего изучения. Очевидно, что сокращение численности видов в XX веке привело к сокращению их генетического разнообразия.

Предварительные результаты анализа последовательностей 6 экзона аденилаткиназы 1 и 7 интрона бета-фибриногена показали, что оба фрагмента у степного орла и могильника несут предковые полиморфизмы и не могут каждый в отдельности служить для выявления гибридов, что хорошо согласуется с известными данными для иных ядерных

маркеров (Pásztor-Kovács et al., 2015). Однако суммарные данные по нескольким сайтам замен позволяют утверждать, что исследованные нами птицы с промежуточным фенотипом действительно являются гибридами *A. nipalensis* и *A. heliaca*. Оба гибрида — самки, в одном случае сформирована пара с самцом могильника в гнезде на дереве, в другом — зарегистрировано неудачное размножение в типичном гнезде степного орла на земле. Таким образом, в зонах гибридизации этих двух видов происходит интрогрессия митохондриального генома могильника в популяции степного орла и ядерного генома степного орла — в популяции могильника.

Полученные данные указывают на разрушение изолирующих барьеров в результате масштабных сокращений численности и изменения ареалов степного орла и орла-могильника на протяжении XX века. Исследуемые виды пернатых хищников представляют собой удобную модель для изучения изолирующих барьеров между близкородственными видами в природе.

## **КЛИНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ В УЗКОЙ ГИБРИДНОЙ ЗОНЕ МЕЖДУ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫМИ ВИДАМИ САРАНЧОВЫХ *Stenobothrus rubicundus* и *S. clavatus* (Orthoptera, Gomphocerinae)**

Веденина В. Ю.<sup>1</sup>, Срадник Я.<sup>2</sup>, Клёпфель А.<sup>2</sup>, Эльснер Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН,  
Россия, Москва, 127051

<sup>2</sup>Институт зоологии и антропологии им. И. Ф. Блюменбаха,  
Германия, Гёттинген, 37077  
E-mail: v\_vedenina@mail.ru

Ранее нами было показано, что два близкородственных вида саранчовых *Stenobothrus rubicundus* и *S. clavatus* гибридизируют в узкой зоне на горе Томарос в северной Греции. Область распространения этих видов на горе Томарос не превышает 16 км<sup>2</sup>. Виды примечательны тем, что хорошо различаются по морфологии и акустическим сигналам, причём в процессе ухаживания сложный акустический сигнал сопровождается

разными визуальными сигналами, издаваемыми антеннами у *S. clavatus*, и крыльями у *S. rubicundus*. В данной работе мы исследовали изменения морфологии надкрылий и антенн у обоих полов, а также изменения акустического компонента ухаживания самцов в гибридной зоне, используя географическую информационную систему (ГИС). Анализ морфологии надкрылий проводился с помощью метода геометрической морфометрии. На горе Томарос нами обнаружены три контактные зоны. Для всех трёх признаков самцов и одного признака самок (морфология надкрылий) получены крутые клины, идущие через все три контактные зоны, что свидетельствует о том, что эти признаки скорее находятся под отбором, чем меняются под действием дрейфа генов. Клин антенн самцов смещены в сторону *S. clavatus*, тогда как все клины надкрылий смещены в сторону *S. rubicundus*. Мы объясняем такое несовпадение клин тем, что признаки находятся под действием полового отбора посредством выбора, осуществляемого самками. Высокая ковариация между морфологией надкрыльев и антенн, показанная нами в центре всех контактных зон, есть результат неравновесного сцепления генов. Последнее, в свою очередь, происходит скорее в результате ассортативного скрещивания, а не отбора против гибридов. Ковариация оказалась выше в популяциях типа *clavatus*, чем в популяциях типа *rubicundus*, что говорит об ассиметричном ассортативном скрещивании и движении гибридной зоны в сторону *S. clavatus*.

## ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ У КУЛЬТУРЫ ВИНОГРАДА

Волынкин В. А., Полулях А. А., Лиховской В. В.,  
Зленко В. А., Васылык И. А.

Всероссийский национальный научно-исследовательский институт  
виноградарства и виноделия «Магарач» РАН,  
Россия, Крым, Ялта, 298600  
E-mail: volynkin@ukr.net

Ботаническое разнообразие культуры винограда, нашедшее отражение в классификации и систематике сортов и форм семейства Виноградовых *Vitaceae* Lindley, отражает процесс естественной эволюции,

естественного и искусственного отборов. Учёными и естествоиспытателями в различных странах мира в XVIII—XX веках проделана грандиозная и кропотливая работа, позволившая дифференцировать представителей семейства Виноградовых *Vitaceae* Lindley по ботаническим таксонам. Проведёнными исследованиями установлено, что все это ботаническое многообразие семейства *Vitaceae* Lindley формировалось в различных центрах происхождения культуры винограда на планете. В зависимости от абиотических условий в центрах происхождения культуры формировался геном у форм отдельных ботанических таксонов, в частности, в пределах родов и видов, дифференцирующихся по устойчивости к абиотическим стресс-факторам. Биотические условия в этих же центрах происхождения формировали геном у форм тех же отдельных ботанических таксонов, в пределах родов и видов винограда как растения-хозяине, дифференцирующихся по устойчивости к биотическим стресс-факторам и геном патогенов в процессе сопряженной эволюции. В конечном результате в каждом отдельном центре происхождения культуры формировались образцы винограда, дифференцирующиеся не только по ботаническим признакам, но и по комплексу биологических характеристик, в частности, устойчивости к биотическим и абиотическим стресс-факторам биосферы.

Изучая происхождение и видообразование у культуры винограда, установлено, что все центры происхождения групп отдельных видов рода *Vitis* находятся в различных широтах только северного полушария планеты. Их можно обозначить следующим образом: Восточная Азия с субцентрами в различных широтах; Евразия (Европа и Средняя Азия), Малая Азия и Север Африки, Южные широты Северной Америки и Северные широты Северной Америки. Однако сорта винограда вида *Vitis vinifera* L. рода *Vitis* успешно интродуцированы в страны южного полушария, где промышленно возделываются и плодоносят, что обеспечивает получение продукции столового винограда и вина высокого качества.

Несмотря на то, что до нашего времени дошли образцы ботанических видов, относящихся к различным родам семейства Виноградовых *Vitaceae* Lindley, наиболее распространены на планете виды рода *Vitis* L., относящиеся к подроду *Euvitis* Planch. и в меньшей степени относящиеся к подроду *Muscadinia* Planch. В свою очередь, среди видов рода *Vitis* L. наибольшее распространение получил вид *Vitis vinifera* L., относящийся

к подроду *Euvitis*. Образцы винограда, относящиеся к этому виду, происходят из Евразии, Малой Азии и Севера Африки.

Видообразование, конкретно формирование вида *Vitis vinifera* L., непосредственно связано с существованием дикого лесного винограда, относящегося к реликтам Евразии. Проведёнными в конце XX — начале XXI веков исследованиями установлено значительное отличие, в том числе по морфологическим, морфометрическим признакам и молекулярно-генетическим маркерам, между формами дикого лесного винограда из различных регионов Евразии. Следовательно, можно считать необходимым продолжение этих исследований с целью выделения в центрах происхождения культуры винограда отдельных очагов или субочагов происхождения, в которых существуют, в том числе произрастают в настоящее время, образцы реликтового дикого лесного винограда и происшедших от них автохтонных сортов в результате естественного и искусственного отборов.

В настоящее время можно считать общепринятой следующую классификацию вида *Vitis vinifera* L., который дифференцируется на три подвида: *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* Gmel., *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* Ram. и *Vitis vinifera* ssp. *sativa* D.C. Подвид *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* объединяет формы дикого лесного винограда, о реликтовом происхождении которого свидетельствует двудомность, выражающаяся в существовании отдельно форм с мужским типом цветка и с функционально женским типом цветка. Подвид *Vitis vinifera* ssp. *sativa* объединяет все культурные сорта винограда, относящиеся к виду *Vitis vinifera*, и полученные в результате естественного или искусственного отборов. Сорта, относящиеся к этому подвиду, обладают или обоеполым (гермафродитным) типом цветка или женским типом цветка различных переходных форм от обоеполого до функционально женского типа цветка. Подвид *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* объединяет формы, которые можно считать промежуточными, не относящимися к двум предыдущим подвидам. Подвиды *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* Gmel. и *Vitis vinifera* ssp. *sativa* D.C. имеют дальнейшую подвидовую дифференциацию. Эти исследования необходимо продолжать, поскольку уже в XXI веке в Крыму найдена новая разновидность дикого лесного винограда *Vitis vinifera* ssp. *silvestris* var. *merediestaurica* Vol. et Pol., а в пределах подвида *Vitis vinifera* ssp. *sativa* D.C. могут быть выделены дополнительные эколого-географические группы, сортогруппы и сортотипы.

Начиная со второй половины XIX века, интенсивно развивалась селекция винограда и для получения новых форм селекционеры широко использовали скрещивания исходных форм, относящихся к различным видам подрода *Euvitis* рода *Vitis*. Этому способствовало то обстоятельство, что все виды подрода *Euvitis*, как было установлено позднее, обладают одинаковым количеством хромосом и легко скрещиваются между собой. Позднее, начиная со второй половины XX века, удалось получить фертильные гибридные формы от скрещивания форм, относящихся к разным подродам *Euvitis* и *Muscadinia* (вид *Vitis rotundifolia*) рода *Vitis*, отличающихся между собой по количеству хромосом. Уже в XXI веке, используя методы полиплоидизации и биотехнологии, удалось получить межродовые гибриды винограда. С одной стороны, это указывает на возможность получения таких отдаленных гибридов в процессе естественной эволюции, а с другой стороны, начиная с XIX века, в процессе селекции, или как её можно рассматривать, в процессе искусственной или экспериментальной эволюции, получены формы, сочетающие гены различных видов винограда, и, следовательно, продолжается экспериментальное видообразование. К сожалению, всё это многообразие форм пока не систематизировано и не проведена их классификация.

## ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РОДА *Allocricetulus* Argyropulo, 1932 (Cricetidae, Rodentia)

Гуреева А. В.<sup>1</sup>, Лебедев В. С.<sup>2</sup>, Феоктистова Н. Ю.<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ  
им. М. В. Ломоносова, Россия, Москва, 105037  
E-mail: anngureeva@gmail.com

По современным представлениям род *Allocricetulus* Argyropulo, 1932 (Cricetidae, Muroidea, Rodentia) включает в себя два аллопатрических вида: *A. evermanni* Brandt, 1859 (хомячок Эверсмanna) и *A. curtatus* G. Allen, 1925 (монгольский хомячок); в составе первого выделяется кариотипически обособленный подвид *A. e. pseudocurtatus* Vorontsov, Krjukova 1969.



*A. evermanni* широко распространён от Средней и Нижней Волги до Сев. Синьцзяна на востоке и к югу до Приаралья. *A. curtatus* обитает на востоке аридной части Китая и в Монголии. В России встречается на юге Тувы. Что касается формы *A. pseudocurtatus*, то ареал его распространения ограничивается восточной частью Зайсанской котловины и бассейном Чёрного Иртыша.

*A. curtatus*, *A. evermanni* sensu stricto и *A. e. pseudocurtatus* имеют разный кариотип ( $2n/FN=20/38$ ,  $2n/FN=26/40$  и  $2n/FN=26/38$  соответственно); при этом различия между кариотипами *A. curtatus* и *A. evermanni* определяются не менее чем четырьмя робертсоновскими перестройками (слияниями и транслокациями), а различия между *A. evermanni* s. s. и *A. e. pseudocurtatus* — тремя.

Краниометрическое исследование, проведённое нами на основе коллекций Зоологического музея МГУ и Зоологического института РАН (28 промеров, 246 черепов из 72 географических пунктов) с помощью кластерного анализа методом максимального правдоподобия (алгоритм mclust), показало существование трёх обособленных морфологических групп, соответствующих *A. curtatus*, *A. evermanni* s.s. и *A. e. pseudocurtatus*. Нами также показано, что виды отличаются по ряду физиологических показателей, а главное, по целому ряду поведенческих особенностей, которые влекут за собой разное социальное поведение: более агрессивное у *A. evermanni* и толерантное к особям любого пола у *A. curtatus*.

Таким образом, различия в строении хромосом, в социальном поведении, а также в морфологии строения *glans penis* у *A. evermanni* и *A. curtatus* позволяют предполагать вслед за Воронцовым, их репродуктивную изоляцию. Однако наши данные по гибридизации противоречат этому выводу, т.к. нами получены плодовые гибриды от спаривания между двумя видами (*A. curtatus* и *A. evermanni*) и формой *A. e. pseudocurtatus* в разных сочетаниях.

Таким образом, несмотря на довольно глубокие различия, накопившиеся у обсуждаемых видов и форм, в процессе диверсификации в условиях аллопатрии, презиготические механизмы изоляции оказались несформированными. Характер филогенетических отношений между *A. curtatus*, *A. evermanni* s.s. и *A. e. pseudocurtatus* требует дальнейшего изучения с использованием мультислокусных генетических данных.

## ПОЯВЛЕНИЕ *P* МОБИЛЬНОГО ЭЛЕМЕНТА В ГЕНОМЕ *Drosophila simulans* УВЕЛИЧИВАЕТ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ САМЦОВ

Захаренко Л. П.<sup>1,2</sup>, Петровский Д. В.<sup>1</sup>, Волошина М. А.<sup>1,2</sup>,  
Дорогова Н. В.<sup>1</sup>, Быков Р. А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090

<sup>2</sup>Новосибирский государственный университет,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: zakharlp@bionet.nsc.ru

Свежий случай горизонтального переноса *P* элемента в геном *D. simulans* произошёл около 10 лет назад предположительно из генома *D. melanogaster* (Kofler et al., 2015). В настоящее время линии *D. simulans*, содержащие *P* элемент, выделены из большинства популяций Америки, Европы и Африки (Hill et al. 2016). Мы показали, что линии *Drosophila simulans* из Азиатских популяций также содержат *P* элемент, если они были выделены из природы после 2012 года. Анализ физиологических характеристик не выявил существенных различий между линиями *D. simulans*, содержащими и не содержащими *P* элемент. Незначительно увеличилась продолжительность жизни анализируемых линий, содержащих *P* элемент, а также увеличилась двигательная активность самцов этих линий. Однако при анализе линий в системе РМ внутривидового гибридного дисгенеза выяснилось, что в дисгенном направлении скрещивания (самцы с *P* элементом, самки без *P* элемента) гибриды в большем проценте случаев имеют недоразвитые яичники, чем в недисгенном (самцы без *P* элемента, самки с *P* элементом) при повышенной температуре содержания (29°C). Родители в тех же условиях имеют нормальные яичники. При оптимальной температуре содержания (25°C) фертильность гибридов одинакова в обоих направлениях скрещивания. Обсуждается вопрос, как интерпретировать появление *P* элемента в геноме *D. simulans*: как интрогрессию или как истинный горизонтальный перенос, не связанный с наследованием, в силу того, что между близкородственными видами *D. simulans* и

*D. melanogaster* при некоторых условиях возможны не только жизнеспособные, но и плодовитые гибриды.

Работа частично финансировалась БП № 0324-2016-002

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС МОГЕР ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И КОРЕЙСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Землемерова Е. Д.<sup>1,2</sup>, Абрамов А. В.<sup>3</sup>, Крюков А. П.<sup>4</sup>,  
Лебедев В. С.<sup>5</sup>, Банникова А. А.<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119234

<sup>3</sup>Зоологический институт РАН,  
Россия, Санкт-Петербург, 190121

<sup>4</sup>Дальневосточное отделение РАН,  
Россия, Владивосток, 690039

<sup>5</sup>Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ  
им. М. В. Ломоносова, Россия, Москва, 125009  
E-mail: zemlemerovalena@ya.ru

Одна из нерешённых проблем систематики могер — это взаимоотношения уссурийской (*Mogera robusta*) и японской могер (*M. wogura*) и таксономический статус первой формы. Одни авторы рассматривают уссурийскую могеру как подвид *M. wogura*, другие считают их разными видами. Видоспецифичность *M. robusta* утверждается на основании крупных размеров, структурных деталей слуховых косточек, одонтологических признаков, отличительной окраски волос, особенностей строения наружных гениталий самцов и наличия прианальных желез, отсутствующих у японского крота. Кроме того, существуют и экологические различия. На территории Приморья *M. wogura* описана М. Охотиной только из Хасанского района.

Оригинальным материалом для молекулярно-генетического исследования послужили 105 экз. *M. robusta* и 12 экз. формы «coreana»

(образцы из Южной Кореи), также использовался материал из ГенБанка. Анализировали последовательности митохондриального гена цитохрома *b* (*cytb*) и экзоны пяти ядерных генов: *RAG1* — ген рекомбинационной активности, *BRCA1* — 11 экзон гена рака молочной железы 1, *BRCA2* — 11 экзон гена рака молочной железы 2, *ApoB* — ген аполипротеина Б, *A2ab* — ген  $\alpha$ -2 Б адренергического рецептора. К2Р-генетические дистанции между видами и внутривидовыми группировками рассчитаны в программах пакета MEGA 5.1. Построение деревьев по методу максимального правдоподобия (ML) было выполнено с помощью программы пакета Treefinder. Реконструкции ML-деревьев предварялись определением оптимальной модели эволюции последовательности с помощью программы PartitionFinder v.1.0.1 на основе критерия BIC. Для проверки устойчивости клад использовалась процедура бутстрэп с 1000 псевдорепликациями.

Морфологический анализ был проведён для представителей рода *Mogera* из восьми крупных локалитетов (Хасанский р-н, Ю. Хасан, Владивосток, Уссурийский р-н, Сихотэ-Алинь, Лазовский и Ольгинский р-ны, С.-В. Китай, Ю. Корея), всего исследовано 383 черепов. Полученные данные были обработаны методом главных компонент (PCA) в программе Statistica 8.0. Самцы и самки и особи возрастом до года+год и старше проанализированы отдельно.

Проведённый молекулярно-генетический анализ расширенной выборки континентальных мoger не выявил никаких различий между образцами из Приморья, Китая и Южной Кореи по мДНК. Генетические дистанции между континентальной группировкой и группировками из Японии составляют 5,5%. Мелкие экземпляры мoger с юга Хасанского р-на, определённые по размерным признакам как *M. wogura*, по результатам анализа *cytb* и ядерных генов ничем не отличаются от других мoger Приморья. Более того, сиквенсы образцов из коллекции Охотиной в ЗИНе, которые значатся как «*M. wogura*», также не отличались от остальных приморских форм. Сравнительный морфометрический анализ тоже не выявил различий между образцами, которые были определены М. Охотиной как *M. wogura* и *M. robusta*. По результатам анализа конкатенированной последовательности пяти ядерных генов могеры из Приморья, Китая и Южной Кореи группируются вместе, однако поддержка данной группы относительно мoger из Японии незначительна. Образцы из Южной Кореи

не составляют монофилетической группировки, но занимают базальное положение, относительно остальных континентальных образцов. Генетическая гомогенность континентальных могер может быть связана с относительно недавним его обособлением: по литературным данным время отделения группы *M. robusta*/*M. wogura* от общего предка оценивается в 1,24 млн л.н.

По нашим данным форма «coreana» значительно мельче, чем *M. robusta* из Приморья. Отсутствие сборов и морфологического анализа могер из Северной Кореи не позволяет проверить предположение о наличии клины с увеличением размеров с юга на север. Можно предположить, что для континентальных могер (как в случае мелких могер Приморья, так и для могер из Южной Кореи), характерна сильная морфологическая изменчивость, которая может быть связана с биотопическими и географическими факторами. По мнению Абэ размеры не являются диагностическим признаком для могер, и в Японии для горных районов характерны более мелкие формы, чем для равнин, что как раз может объяснять мелкие размеры корейских кротов. Что же касается мелких могер Южного Приморья, то другие признаки, помимо размера (окраска меха, строение слуховых косточек, наличие прианальных желез, форма головки пениса), требуют более детального исследования.

Итак, вполне возможно, что на континенте вообще нет никакого другого вида, кроме *M. robusta* при значительной размерной изменчивости последнего. Что касается формы «coreana», то, вероятно, его стоит рассматривать в качестве подвида *M. robusta*.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-34-50131 мол\_нр и 16-34-00635 мол\_а.*

## МНОЖЕСТВЕННЫЕ ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ИХ СТАБИЛИЗАЦИЯ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛЁВКИ МАКСИМОВИЧА

Картавецца И. В.

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии ДВО РАН,  
Россия, Владивосток, 690022  
E-mail: kartavtseva@biosoil.ru

Видообразование полёвок трибы *Microtini* происходило последние 1,5 млн лет и сопровождалось различными хромосомными перестройками: робертсоновскими и tandemными слияниями, пара- и перичентрическими инверсиями, смещением центромеры и изменением гетерохроматинового материала. Так, в роде *Microtus* каждый вид имеет собственные хромосомные особенности, а число и морфология хромосом являются хорошим дифференцирующим виды признаком (Загороднюк, 1992; Modi, 1987), успешно используемым в систематике эволюционно молодых видов-двойников. При этом, по данным Моды (Modi, 1987), хромосомный полиморфизм в роде *Microtus*, связанный с числом хромосом, явление редкое, а полиморфизм по tandemному слиянию полностью отсутствует. Тем не менее, теломерные слияния двуплечих хромосом в гетерозиготном состоянии, наряду с другими множественными хромосомными перестройками обнаружены у двух видов восточноазиатских полёвок группы “*maximowiczii*” рода *Alexandromys* (= *Microtus*): полёвки Максимовича *A. maximowiczii* Schrenk, 1958 ( $2n = 36-44$ ,  $NFa = 50-60$ ) и Эворонской полёвки *A. evoronensis* Kovalskaya et Sokolov, 1980 ( $38-40$ ,  $NFa = 51-54$ ) (Голенищев, Раджабли, 1981; Мейер и др., 1996). Хромосомный полиморфизм эворонской полёвки из популяции близ озера Эворон в Хабаровском крае, с указанием пар хромосом вовлечённых в перестройки, ещё не исследован из-за отсутствия материала, связанного с многолетней депрессией численности этого вида (наши данные). Для полёвки Максимовича идёт постепенное накопление информации о хромосомном полиморфизме в различных географических популяциях. Сопоставление аллозимной дифференциации и кариотипической подразделённости девяти дальневосточных видов полёвок рода

*Alexandromys* показало, что хромосомные перестройки в этом роде играли решающую роль в видообразовании, а в группе “*maximowiczii*” процесс видообразования не закончен (Фрисман и др., 2016).

По данным последней сводки, посвящённой хромосомным перестройкам млекопитающих, тандемные слияния встречается лишь у трёх видов (Dobigny et al., 2015). Гетерозиготное состояние тандемного слияния обнаружено примерно у 9% исследованных особей южно-американских летучих мышей *Uroderma bilobatum* (Owen & Baker, 2001), у 11% южно-американского грызуна туко-туко *Ctenomys talarum* (Massarini et al., 2002) и у одной особи из восьми исследованных мышовки *Sicista subtilis*, распространённой в Европе (Kovalskaya et al., 2011). Эворонская полёвка и полёвка Максимовича также являются представителями полиморфизма по тандемному слиянию хромосом и должны быть включены в этот уникальный список видов млекопитающих.

Полёвка Максимовича — вид влажных биотопов, распространён от Западного и Юго-Западного Забайкалья (юго-запад Забайкалья) до Среднего Приамурья, Северо-Восточной Монголии и Северо-Восточного Китая. Хромосомная изменчивость этого вида сопряжена изменчивостью числа и морфологии хромосом ( $2n = 36-44$ ;  $NF = 52-62$ ), что позволило выделить пять хромосомных форм (A, B, C, D и V) из разных географических регионов (Kartavtseva et al., 2008). Однако номера пар хромосом, вовлечённых хромосомные перестройки, и характер этих перестроек для каждой хромосомной формы всё ещё точно не определены. Использование дифференциального G-окрашивания хромосом позволило показать, что вид из популяций Забайкалья (Голенищев, Раджабли, 1981) и Амурской области (Kartavtseva et al., 2008) имеет уникальный полиморфизм по тандемному слиянию двух метацентрических пар хромосом средних размеров с образованием крупного метацентрика. Метод FISH позволил дать номера парам хромосом в кариотипе ( $2n=41$ ) *A. maximowiczii*, без указания локалитета (Lemskaya et al., 2010) и показать гетерозиготное состояние робертсоновского слияния акроцентрических пар 11 и 20, с образованием метацентрика средних размеров (11/20) а позже — гетерозиготное состояние тандемного слияния акроцентрических пар 3 и 4, с образованием крупного метацентрика (3/4) для полёвок Норского заповедника — хромосомной формы C (Картавцева и др., 2012). Помимо внутривидовой изменчивости

по тандемному слиянию двуплечих хромосом (гетерозиготное состояние равно 31%) этот вид имеет также полиморфизм по трём робертсоновским слияниям и морфологии трёх или четырёх пар аутосом. Множественные хромосомные перестройки и их стабилизация в географических популяциях полёвки Максимовича обсуждаются.

*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ: 12-04-00662а и 15-04-03871.*

## **РЕТРОСПЕКТИВА МИГРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ И СОВРЕМЕННОЕ РАССЕЛЕНИЕ СОБОЛЯ (*Martes zibellina* L).**

**Каштанов С. Н.<sup>1</sup>, Свищева Г. Р.<sup>1,2</sup>, Мещерский И. Г.<sup>3</sup>,  
Рожнов В. В.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119991*

<sup>2</sup>*Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090*

<sup>3</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: snkashtanov@mail.ru*

Популяции соболя, распространённые на территории от Предуралья до побережья Дальнего Востока, значительно дифференцированы по ряду количественных признаков. Более того, общие особенности фенотипа животных из разных географических популяций, сформированные в ходе освоения занимаемых территорий, стабильны во времени. Соболи таких регионов как полуостров Камчатка, остров Сахалин, Алтай и Среднесибирское плоскогорье сохраняют индивидуальные признаки (размер животных, окраска волосяного покрова и др.), известные для них еще 300–400 лет назад (Бакеев, Монахов, Синицын, 2003).

Проведенные нами исследования показывают, что население соболя может быть генетически достаточно однородным не только в тех частях ареала, которые изолированы от внешних миграций (популяции полуострова Камчатка и острова Сахалин), но и в других регионах. Так,



в центре ареала вида, на огромной территории Среднесибирского плоскогорья выборки, собранные на расстоянии 500 км от друга, практически не имеют значимых генетических отличий. Фактически всё население этого региона представлено единой популяцией. Очевидно, что поддержание единства такой генетической структуры на столь обширной территории предполагает наличие устоявшихся генных потоков между отдельными субпопуляциями в пределах региона.

Также нами было выявлено, что популяции на западном и восточном краях ареала вида, например, население соболя Урала и Сихотэ-Алиня имеют общих аллелей больше, чем каждая из этих популяций с популяциями из центральной части ареала (Среднесибирское плоскогорье). Поскольку между популяциями западного и восточного краев ареала нет общих границ, можно предположить, что выявленные для них общие аллели являются частью древнего генофонда вида, существовавшему на всей азиатской части ареала до ледникового периода. Частично разнообразие этого генофонда сохранилось в рефугиумах как на западе, так и востоке.

Последующее заселение соболем центральной части современного ареала, начавшееся в голоцене, сопровождалось снижением аллельного разнообразия и, соответственно, уменьшением количества общих для разных регионов аллелей. Так, при продвижении с юга на север, от популяций Саяно-Алтайского региона к центру Среднесибирского плоскогорья и далее к Таймырскому полуострову, генное разнообразие уменьшается почти в два раза.

Процесс расселения соболя продолжается. В последние десятилетия XX века численность в центральной части Среднесибирского плоскогорья повысилась. В настоящее время началось движение вида на север — как в лесотундру, где он раньше был редок, так и в тундру, где в прошлом вид не встречался вообще. В промысловый сезон 2015/2016 годов соболя добывали в нижнем течении рек Хатанга и Анабар на самом севере Среднесибирского плоскогорья.

## МЕХАНИЗМЫ ПРЕЗИГОТИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ У ДВУХ СЕСТРИНСКИХ ВИДОВ РОДА *Allocricetulus*

Кузнецова Е. В.<sup>1</sup>, Феоктистова Н. Ю.<sup>1</sup>, Кропоткина М. В.<sup>1</sup>,  
Тихонова Н. Б.<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Научно-исследовательский институт морфологии человека,  
Россия, Москва, 117418

E-mail: kuznetsovaekvl@gmail.com

Проблема видообразования привлекает внимание большого числа исследователей, а сестринские виды являются удобной моделью для её изучения. В качестве такого объекта нами были выбраны хомячки рода *Allocricetulus* — *A. evermanni* (хомячок Эверсмана) и *A. curtatus* (монгольский хомячок). Данные виды являются аллопатричными, время их разделения составляет менее 500 тыс. лет. И тот, и другой обитают в условиях резко континентального климата: *A. curtatus* встречается в Монголии и на севере Китая, ареал *A. evermanni* значительно шире — в Поволжье и Зауралье, в Казахстане и на северо-западе Китая. В лаборатории (при отсутствии выбора полового партнера) они успешно спариваются и дают жизнеспособное и плодовитое потомство, хотя у гибридных самцов отмечается снижение массы семенников и некоторые нарушения сперматогенеза.

При этом у данных видов обнаружены серьёзные различия в количестве и строении хромосом, а также в морфологии *gland penis*, что позволило Н. Воронцову предположить репродуктивную изоляцию данных видов. Однако полученные в лаборатории гибриды опровергают данное предположение.

Важным остается вопрос о том, какие формы изолирующих механизмов уже сформировались у исследуемых видов в процессе эволюции. Мы проанализировали сезонные особенности физиологических, биохимических, гематологических и гормональных показателей у самцов обоих видов, содержавшихся в условиях естественного светового и температурного режимов, и обнаружили ряд серьёзных отличий.

Оба вида с октября по апрель демонстрируют нестандартную короткую спячку с нерегулярными периодами нормотермии, однако монгольские хомячки впадают в торпор значительно чаще, чем хомячки Эверсмана.

Базовые биохимические (концентрация глюкозы, креатинина и альбумина) и гематологические (число циркулирующих эритроцитов и лейкоцитарная формула) показатели у исследованных видов оказались в целом сходными, за исключением нескольких. Концентрация общего белка у хомячков Эверсмана была значительно выше по сравнению с таковой у монгольского хомячка. В летний период у монгольского хомячка наблюдалось недостоверное повышение уровня общего белка в крови, в то время как для хомячка Эверсмана было характерно резкое достоверное падение этого показателя. Также показано, что у обоих видов происходит уменьшение числа циркулирующих лейкоцитов зимой, что сближает их с видами с истинной продолжительной спячкой, однако у монгольского хомячка это снижение было более резко выражено и носило достоверный характер.

Динамика базального уровня тестостерона у самцов обоих видов была сходна, однако у монгольского хомячка уровень этого гормона был значительно ниже, чем у хомячка Эверсмана в течение всего года, кроме летних месяцев. Уровни прогестерона и кортизола, а также их сезонные колебания у исследуемых видов различались. У монгольского хомячка концентрация кортизола была достоверно ниже во все сезоны годы и повышалась в зимние месяцы. У хомячка Эверсмана показатель сохранялся на высоком уровне в течение всего года, кроме июля. Уровень прогестерона у хомячка Эверсмана мало менялся по сезонам, а у монгольского хомячка имел ярко выраженный подъём в весенне-летний период. Предполагается, что выявленные различия гормонального фона во многом связаны с особенностями социального поведения исследуемых видов: хомячок Эверсмана крайне агрессивен к особям противоположного пола, в то время как монгольский успешно содержится парами в лабораторных условиях.

Кроме того, важным показателем дифференциации видов является степень сформированности прекопуляционных механизмов изоляции. Для оценки этих механизмов мы проанализировали гормональные ответы самцов обоих исследуемых видов на запахи мочи самок в состоянии эструса. Показано достоверное ( $P < 0.05$ ) повышение уровня тестостерона

в плазме крови у самцов обоих видов в ответ на экспозицию запаха мочи эстральных самок, как своего, так и аллопатричного вида. У эверсмановых хомячков обнаружено достоверное снижение уровня кортизола в ответ на экспозицию мочи эстральной самки как своего, так и близкородственного вида ( $P < 0.05$ ), что позволяет интерпретировать это как снижения уровня агрессивности для осуществления спаривания.

Таким образом, за относительно недолгий период самостоятельной эволюции данных видов сформировался целый ряд поведенческих и физиологических различий. Эти различия закладывают основы для формирования механизмов презиготической изоляции исследованных видов, которая ещё не завершилась и находится в стадии формирования.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 16-34-01071 мол\_а).*

## **НАРУШЕНИЯ МЕЙОЗА КАК ОБЪЕКТИВНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

**Малыгин В. М.<sup>1</sup>, Сафронова Л. Д.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет,  
Россия, Москва, 119899,*

<sup>2</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: vmalygin1@yandex.ru*

Основным критерием биологической концепции вида является репродуктивная изоляция сравниваемых форм. У раздельнополых организмов перенос генетической информации осуществляется гаметам. Нарушения в процессе их формирования приводят к бесплодию. Генетические и цитогенетические мутации являются причинами нарушений мейоза. В настоящее время активно изучается мейоз у форм (гибридов), полученных от разных таксонов. Так, изучение нарушений в мейозе у гибридов из группы «*arvalis*» (обыкновенных полевоек) были выяснены причины их стерильности, что послужило объективным критерием для

выделения видов в группе «*arvalis*», в том числе и двойников (восточно-европейской *Microtus rossiaemeridionalis*,  $2n=54$ ,  $NF=56$ ; *M. kermanensis*,  $2n=54$ ,  $NF=56$ ; закаспийской *M. transcaspicus*,  $2n=54$ ,  $NF=56$ ; киргизской *M. kirgisorum*,  $2n=54$ ,  $NF=78$ ; *M. arvalis sensu lato*,  $2n=46$ ,  $NF=84$ ; 72). У возвратного гибрида от скрещивания кустарниковых полевков — гибридной самки [(*Terricola majori* x *T. daghestanicus*) с самцом *T. daghestanicus*] обнаружены нарушения в профазе мейоза, указывающие на их бесплодие. Эти морфологически и цитогенетически близкие виды кустарниковых полевков, обитая на Кавказе, распределены в разных высотных поясах. У межвидового гибрида от скрещивания общественных полевков, *M. socialis* ( $2n=62$ ;  $NF=62$ ) с полёвками группы «*arvalis*»: восточноевропейской, закаспийской и алтайской, *M. obscurus* ( $2n=46$ ;  $NF=72$ ) блокада мейоза наступает на ранних стадиях формирования половых клеток. Оказалось, что не удалось обнаружить клетки на стадии профазы I мейоза в суспензии тестикулярной ткани гибридов. На гистологических препаратах семенников также не выявлен слой сперматогенного эпителия, у базальной мембраны семенных канальцев, обнаружены только клетки Сертоли. Участвующие в последнем эксперименте полёвки принадлежат к разным таксономическим группам — «*socialis*» и «*arvalis*». Напротив, у трех аллопатрично распространенных хомячков — *Cricetulus barabensis* ( $2n=20$ ,  $NF=38$ ), *C. griseus* ( $2n=22$ ,  $NF=38$ ) и *C. pseudogriseus* ( $2n=24$ ,  $NF=38$ ) в эксперименте получены гибридные самцы, у которых не обнаружено значительных нарушений в профазе мейоза I. Тогда как у гибридных самцов мохноногих хомячков [*Phodopus sungorus* ( $2n=28$ ,  $NF=56$ ), x *P. campbelli* ( $2n=28$ ,  $NF=52$ )] выявлены нарушения, которые сказываются на спермиогенезе. Они оказались полностью стерильными. У лисье-песцовых (*Vulpes vulpes* и *Alopex lagopus*) гибридов также обнаружены нарушения в мейозе, приводящие к их полной стерильности.

Особое место занимают случаи нарушения мейоза в группе домовых мышей («*musculus*»), представленных несколькими видами и подвидовыми формами. Однако у экспериментально полученных гибридов не изучались особенности формирования гонад и гамет. Наиболее разработанной с цитогенетических и молекулярно-генетических позиций оказалась экспериментальная модель лабораторных домовых мышей ( $2n=40$ ,  $NF=40$ ), несущих различные варианты перестроек 17-й пары аутосом.

Оказалось, что аберрантные хромосомы неслучайно ассоциируют в профазе I мейоза с половым бивалентом, что приводит к блокировке мейоза.

Эти примеры наглядно демонстрируют объективность выявления видов с помощью экспериментальной гибридизации, а исследование мейоза гибридов позволяет выяснить причину блокады формирования гамет. Следовательно, понимание гибридной стерильности даёт новый взгляд на процесс дивергенции новых видов.

## **ГИБРИДНАЯ ЗОНА ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЕВОК: МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПОТОК ГЕНОВ**

Миронова Т. А.<sup>1</sup>, Громов А. Р.<sup>1,2</sup>, Костин Д. С.<sup>1,2</sup>,  
Кривоногов Д. М.<sup>3</sup>, Щегольков А. В.<sup>3</sup>, Лавренченко Л. А.<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Колыцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>3</sup>Арзамасский филиал Национального исследовательского  
Нижегородского государственного университета им Н. И. Лобачевского,  
Россия, Арзамас, 607220  
E-mail: talmir84@mail.ru

Обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* s.l.) — широкоареальный вид, населяющий преимущественно открытые станции, представлен двумя хромосомными формами, имеющими спорный таксономический статус и замещающими друг друга на территории Европейской части России. Гибридная зона между полувидами обыкновенной полёвки (*M. arvalis* s.s. и *M. obscurus*) является второй по протяженности в Европе среди млекопитающих, но в отличие от гибридной зоны домашних мышей (*Mus musculus musculus* и *M. m. domesticus*), которая всесторонне изучена и является моделью для проверки ряда эволюционных гипотез, исследована очень слабо. В литературе имеется ряд сведений об обнаружении отдельных локальных участков гибридизации обыкновенных полёвок, но данных о структуре гибридной зоны, величине и характере интрогрессии практически нет.

Гибридная зона обыкновенных полёвок проходит через несколько природных зон и представляет уникальную модель для изучения процессов видообразования, интрогрессивной гибридизации и формирования постзиготических и презиготических механизмов репродуктивной изоляции. Образование южного участка гибридной зоны происходило вскоре после отступления ледников, тогда как интенсивная экспансия этих двух форм в северном направлении, в зону смешанных и широколиственных лесов, стала возможной благодаря хозяйственной деятельности человека и формированию обширных участков агроценозов.

Проведён сравнительный анализ обыкновенных полёвок на трансектах, проходящих через гибридную зону на территории Верхнего Поволжья (Владимирская и Нижегородская области) и Центрального Черноземья (Липецкая и Воронежская обл.). Изучена изменчивость обыкновенных полёвок по хромосомным, ядерным (p53) и митохондриальным (cytb) маркерам. Клины частот аллелей этих маркеров показывают, что ширина зоны интрогрессии по различным системам признаков между полувидами обыкновенной полевки на разных участках сильно варьирует. Так, в Верхнем Поволжье ширина гибридной зоны по хромосомным маркерам составляет около 15 км, по ядерным — около 35, а ширина митохондриального «шлейфа» достигает 55 км. Такие различия по ширине могут свидетельствовать о разной интенсивности отбора, который действует на каждый из маркеров: чем сильнее действует отбор по данному признаку, тем уже клина. Кроме различий по ширине, на данном участке гибридной зоны отмечается ступенчатое смещение клин. Центр «хромосомной клины» занимает самое западное положение, «ядерная клина» смещена относительно неё на 5 км, а «митохондриальная клина» занимает самое восточное положение и смещена относительно хромосомной почти на 10 км. Это может свидетельствовать как о селективном преимуществе этих аллелей, так и о пространственной динамике гибридной зоны. Точную причину такой асимметрии позволят выявить дальнейшие исследования.

На территории Центрального Черноземья, в отличие от Верхнего Поволжья, ширина и пространственное положение всех трёх клин совпадает и составляет около 2 км. В гибридной зоне наблюдается резкий переход от одной формы к другой, что может свидетельствовать о сильном действии отбора по всем трём маркерам. На данном участке гибридная

зона локализуется вдоль русла реки Воронеж. Сама река не представляет серьезной физико-географической преграды для расселения полёвок, но микроклиматические особенности на левом и правом берегу реки отличаются. Правый, высокий берег, характеризуется преобладанием луго-полевых биотопов с ксерофитной растительностью, а левый, низкий берег, занят мозаичными пойменными участками широколиственных лесов с вкраплениями влажных лугов и заболоченных участков с преобладанием мезофитов. На данном участке гибридной зоны поймы реки Воронеж выступает в качестве своеобразного «экотона», что могло привести к стабилизации гибридной зоны на протяжении 80 км вдоль русла реки, на участке между городами Липецк и Воронеж.

Предполагаемая разновозрастность формирования «южного» и «северного» участков этой гибридной зоны позволяет провести реконструкцию истории взаимодействия двух данных форм обыкновенной полевки. В частности, проведена проверка гипотезы «усиления» (reinforcement) факторов изоляции дивергировавших ранее форм при их вторичном контакте.

## **ОПРЕДЕЛЕНИЕ КЛОНАЛЬНЫХ ЛИНИЙ ГИБРИДНОГО И МУТАЦИОННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ПАРТЕНОВИДА *Darevskia rostombekowi***

**Осипов Ф. А.<sup>1</sup>, Вергун А. А.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Институт биологии гена РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup>Московский педагогический государственный университет,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: vermand@mail.ru

Проблема гибридогенного видообразования является одной из актуальных и фундаментальных в современной биологии. Межвидовые скрещивания с образованием новых видов являются редким событием у позвоночных. Одной из центральных проблем изучения однополых видов позвоночных является оценка их генетического и клонального разнообразия. Скальная ящерица Ростомбекова (*Darevskia rostombekowi*) как и все партеногенетически размножающиеся виды рода *Darevskia* имеет



гибридное происхождение; «материнским» считается вид *D. raddei*, а «отцовским» — *D. portschinskii*. Вид *D. rostombekowi* занимает сравнительно ограниченный по площади ареал, лежащий в северных предгорьях Малого Кавказа в пределах Северной Армении и прилежащих районов Северо-Западного Азербайджана. Согласно ранним исследованиям, все особи *D. rostombekowi* были генетически идентичны по 35 аллозимным локусам, то есть в изученных популяциях *D. rostombekowi* был обнаружен только один клон. Несмотря на генетическую однородность *D. rostombekowi*, среди исследованных особей обнаружено большое разнообразие по морфологическим признакам. У всех исследованных особей популяции Севан, в отличие от других популяций, по гену цитохрома b была выявлена единичная нуклеотидная замена (транзиция C→T в положении 535 п.н.), что свидетельствовало о существовании митотипа у *D. rostombekowi*, специфичного только для популяции Загалу. Более того, по данным мультилокусного анализа фингерпринтных и RAPD маркеров исследованные особи *D. rostombekowi* разделялись на две группы: в первую попадали особи популяции Загалу, а во вторую — все особи популяций северной Армении (Спитак, Гош, Папанино). Оставалось неясным, отражают ли эти результаты события, связанные с начальными этапами внутривидовой дифференциации *D. rostombekowi*, или сценариями гибридного происхождения партеновида. Информация для разрешения этих вопросов была получена благодаря новому подходу для генотипирования, с использованием клонированных локусов ядерного генома, содержащих микросателлитные ДНК. В данной работе проведён анализ аллельного полиморфизма трёх микросателлитсодержащих локусов (Du215, Du281, Du323) в популяциях *D. rostombekowi* (42 особи, из 4 популяций Армении) с помощью монолокусной ПЦР (с последующим клонированием и секвенированием продуктов амплификации). Было выявлено 11 аллельных вариантов трёх локусов, которые отличаются по структуре микросателлитов и по однонуклеотидным вариациям — SNVs (single nucleotide variations), расположенным на фиксированных расстояниях от микросателлитного кластера и образующих различные сочетания — гаплотипы, характерные для определенных аллелей. Для установления, какие из этих аллелей имеют отцовское, а какие — материнское происхождение, был проведён ПЦР-анализ гомеологичных локусов у родительских видов (65 особей из

13 популяций *D. raddei* и 27 особей из 2 популяций *D. portschinskii*). Полученные ПЦР-продукты были клонированы и секвенированы. Показано, что аллели двуполых видов весьма разнообразны по структуре микросателлитов и также, в случае локусов Du281 и Du323, содержат однонуклеотидные вариации вне микросателлитов. По сочетанию этих вариаций и специфической структуре микросателлита было определено, от какого родительского вида унаследован тот или иной аллель каждого локуса у партеновида. По сочетанию аллелей каждого локуса были установлены генотипы для всех 42 особей *D. rostombekowi*. Особи с идентичными генотипами представляли отдельные клональные линии. Всего было детектировано 5 генотипов, которые различались по частоте встречаемости и географическому распространению. Наиболее распространённым оказался генотип 1, встречающийся у 24 особей (57,1%) из трёх популяций. Генотипы 2 (8 особей — 19%) и 3 (8 особей — 19%) представлены в двух и одной популяциях соответственно. Редкие генотипы 4 и 5 представлены у одной особи для каждого (по 2,38%). Генотипическое разнообразие в четырёх популяциях варьирует от 0% до 75% (в среднем 11,9%). Таким образом, полученные данные свидетельствуют о мультиклональности партеногенетического вида *D. rostombekowi*, в отличие от ранее предложенной моноклональности, основанной на аллозимном анализе. Комбинации определённых родительских однонуклеотидных замен, наследуемые партеновидом, формируют генотип-специфические маркеры, которые идентифицировали единичный акт межвидовой гибридизации, приведший к формированию одного основного (самого распространённого) клона. Другие клоны, различающиеся только по структуре микросателлита, возникали в результате мутаций в микросателлитном кластере основного клона. Таким образом, разработанный нами подход генотипирования может найти универсальное приложение для оценки клонального разнообразия и определения его происхождения у любых видов животных гибридного происхождения.

Работа по определению полиморфизма локусов поддержана грантом РФФИ № 14-14-00832; характеристика генотипов выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00396.

**СТЕПЕНЬ СФОРМИРОВАННОСТИ  
ПРЕКОПУЛЯЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ  
РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ У ДВУХ  
АЛЛОПАТРИЧНЫХ КАРИОФОРМ ГРУППЫ  
*Cricetulus barabensis sensu lato* (Cricetidae, Rodentia)**

**Поташникова Е. В.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: potashnikova.k@gmail.ru*

Проблема вида и видообразования — одна из центральных в современной биологии. Существует множество концепций вида, однако ключевым фактором для видообразования является формирование репродуктивной изоляции. Скорость накопления генетических различий и реализация того или иного механизма репродуктивной изоляции определяются способом видообразования, который может быть аллопатрическим или симпатрическим. При первом способе, в отличие от второго, репродуктивная изоляция является побочным продуктом генетической дивергенции видов, и механизмы изоляции формируются относительно медленно. Принято разделять пре- и постзиготические механизмы изоляции. Однако вопрос о том, какие из них формируются раньше, и с какой скоростью происходит накопление различий — вопрос скорее поставленный, чем решённый. Система видовой идентификации может закладываться и в условиях аллопатрии, а затем, если две популяции встретятся, отбор будет поддерживать любые мутации, снижающие вероятность гибридизации и способствовать выбору «своих» в качестве брачных партнёров. Эта идея подтверждается исследованиями Маркова и Куликова, которые показали, что в формировании репродуктивной изоляции может участвовать иммунная и иные системы различения «своего» и «чужого» на химическом уровне. Эти системы, по-видимому, играют важную роль и в выборе наиболее «подходящего» полового партнера. Одним из перспективных подходов для выявления механизмов репродуктивной изоляции является исследование недавно дивергировавших видов (форм). Таковыми, в частности, являются хомячки рода *Cricetulus*, например, кариоформы *C. «griseus»* (китайский хомячок)

и *C. «pseudogriseus»* (забайкальский хомячок). В природе эти кариоформы аллопатричны. В лаборатории, при ограниченном выборе половых партнеров, они гибридизируют, гибриды имеют незначительные отклонения в сперматоцитах, что не влияет на их плодовитость. В настоящей работе мы определяли степень сформированности механизмов репродуктивной изоляции у этих кариоформ. Ранее нами была показана важная роль запаховых сигналов самок-конспецификов (мочи и секрета СБЖ) в организации социальных взаимоотношений у китайского хомячка в разные сезоны года. В связи с чем мы можем предположить, что предпочтение запаха особей противоположного пола своей формы по сравнению с близкородственной может указывать на наличие хемокоммуникативного механизма прекопуляционной изоляции. Чтобы лучше/точнее оценить степень сформированности этих механизмов, в работе мы использовали экспозиции запаха мочи самок-гетероспецификов (*«pseudogriseus»*) на разных стадиях полового цикла (эструс/диэструс). Моча эстральных самок — сигнал гораздо более сильный, чем сигнал мочи неэстральных, в связи с чем мы предполагаем, что она будет вызывать более выраженный гормональный ответ у самцов. С другой стороны, если самцы будут реагировать и на запах диэстральной мочи гетероспецификов, то этот факт может говорить об отсутствии сформированных хемокоммуникативных механизмов изоляции.

Особенности гормонального ответа самцов китайского хомячка на запах мочи самок-гетероспецификов мы оценивали с помощью метода иммуноферментного анализа (ИФА). Полученные результаты не показали достоверного повышения уровня тестостерона у самцов исследуемого вида в ответ на экспозицию химических сигналов самок-гетероспецификов на стадии диэструса во все сезоны года, в то время как в ответ на аналогичные запаховые сигналы самок-конспецификов повышение уровня тестостерона наблюдалось во все сезоны года, кроме осеннего. Однако на запах мочи самок-гетероспецификов в состоянии эструса самцы реагировали достоверным подъемом уровня тестостерона ( $p < 0.05$ ). Таким образом, мы показали, что хемокоммуникативные прекопуляционные барьеры у этих форм находятся на начальной стадии формирования, а исследованные кариоформы — на ранних этапах видообразования, т. к. самцы ещё не способны отличать самку-конспецифика от самки-гетероспецифика на стадии диэструса. Однако сигнал гетероспецифической самки в состоянии эстру-

са вызывает положительный достоверный гормональный ответ у самцов и приводит к продуктивным спариваниям в условиях лаборатории.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-34-00820 мол\_а.*

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ КОРЮШКИ *Osmerus dentex*

Скурихина Л. А.<sup>1</sup>, Олейник А. Г.<sup>1</sup>, Ковпак Н. Е.<sup>1</sup>,  
Кухлевский А. Д.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Национальный научный центр морской биологии  
Дальневосточного отделения Российской академии наук,  
Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского,  
Россия, Владивосток, 690041

<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет,  
Россия, Владивосток, 690600  
E-mail: skurikhina@gmail.com

Тихоокеанская корюшка *Osmerus dentex* представляет несомненный интерес для выяснения разных аспектов эволюции циркумполярных видов рыб. Современные популяции *O. dentex* населяют территории, находившиеся в прошлом как под воздействием ледниковых покровов, так и не подвергавшиеся оледенениям. Анализ данных ихтиологических работ последних двух десятилетий (Павлов и др., 1999; Черешнев и др., 2001, 2002; Кириллов, Черешнев, 2006; Черешнев, Кириллов, 2007; Sawatzky et al. 2007; Попов, 2011) позволил уточнить современный ареал этого вида. Нами проведена оценка влияния глобальных климатических и геологических изменений на формирование популяционно-генетической структуры тихоокеанской корюшки на большей части её ареала (Белое, Баренцево, Карское, Чукотское, Берингово, Охотское и Японское моря) и проанализированы филогеографические модели, основанные на секвенировании генов *cytb*, *coI* и ПДРФ-анализе участков ND3/ND4L/ND4, A8/A6/COIII/ND3 мтДНК у 462-х особей из 25-ти популяций. В анализе также дополнительно использованы 13 последовательностей из Генбанка, девять из которых принадлежат корюшкам, обитающим на Североамериканском побережье Берингова и Чукотского морей, и один — с побережья о. Хоккайдо.

Выявлено, что генетическая структурированность *O. dentex* на большей части исследуемого ареала выражена слабо, несмотря на высокий уровень гаплотипического разнообразия ( $0.844 \pm 0.016$  по данным ПДРФ-анализа и  $0.864 \pm 0.036$  по данным секвенирования *cytb/coI*), а для популяций Берингова моря и Арктических морей статистически не под-держана ( $p > 0.05$ ). Иерархический анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) показал, что основная часть изменчивости общей молекулярной дисперсии (от 87 до 98%) приходится на внутривидовую составляющую. Наиболее существенная дифференциация объединённых по принадлежности к морским бассейнам географических популяций характерна для Японского моря. Обнаружено существование двух филогенетических клад, связанных с противоположными побережьями Японского моря и Охотским морем, граница между которыми проходит по заливу Невельского. Современная генетическая структура *O. dentex* отражает историческую изоляцию популяций в предковом рефугиуме (Японское море и южная часть Охотского моря) во время экстремальных климатических периодов плиоцена-плейстоцена с последующим расселением вдоль восточного и арктического побережий Евразии в периоды трансгрессий Мирового океана.

Распределение различий между всеми гаплотипами указывает на уменьшение эффективной численности и/или эффект основателя для популяций северного побережья Евразии. Арктические популяции *O. dentex*, вероятно, периодически проходили через стадию бутылочного горлышка во время плейстоценовых оледенений. Результаты популяционно-генетического анализа и распределение парных различий (mismatch distribution) предполагают вероятную историческую фрагментацию, ассоциирующуюся с бассейном Белого моря. Изоляция могла произойти в случае, если какая-либо беломорская популяция выжила в ледовом рефугиуме и позднее расселилась вдоль его берегов. Однако основываясь на уникальности гаплотипов корюшки р. Варзуга, вклад в реколонизацию Арктического побережья Евразии этого предполагаемого рефугиума можно считать незначительным. Полученные данные по филогеографии *O. dentex* могут дать более полное представление о роли оледенений и гидрогеологии в формировании современной генетической структуры северных морских и эстуарных видов рыб и расселении их по ареалу.

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О ХРОМОСОМНЫХ МЕХАНИЗМАХ СЕТЧАТОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ У СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ *p. Darevskia*

Спангенберг В. Е.<sup>1</sup>, Аракелян М. С.<sup>2</sup>, Галоян Э. А.<sup>3</sup>,  
Матвеевский С. Н.<sup>1</sup>, Петросян Р. К.<sup>2</sup>, Богданов Ю. Ф.<sup>1</sup>,  
Даниелян Ф. Д.<sup>2</sup>, Коломиец О. Л.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 117333

<sup>2</sup>Ереванский государственный университет, биологический факультет,  
Армения, Ереван, 0025

<sup>3</sup>Зоологический музей, Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 125009  
E-mail: vspangenberg@gmail.com

Многолетние исследования других авторов показали, что в группе скальных ящериц рода *Darevskia* происходит активная межвидовая гибридизация. В зонах симпатрии обнаруживаются гибридные особи различной плоидности: триплоиды и даже тетраплоиды. Широко распространенные в этих же зонах диплоидные партеногенетические виды скальных ящериц также имеют гибридное происхождение от двуполых родительских видов. В настоящее время проводятся активные исследования путей гибридизации и выяснение родительских видов. Ключевым вопросом в теории сетчатой эволюции является вопрос о фертильности гибридов.

Настоящее исследование посвящено исследованию особенностей мейоза в сперматоцитах триплоидных гибридов скальных ящериц. Известно, что полиплоиды с нечётным числом хромосом содержат большее число несбалансированных хромосом, из-за чего они чаще всего бывают стерильными. Тем более неожиданными являются результаты нашего исследования мейоза у триплоидных самцов *D. unisexualis* x *D. valentini* ( $3n=57$ , wZZ). Мы впервые доказали факт кроссинговера в тривалентах гомеологичных хромосом триплоидных самцов скальных ящериц. Несмотря на грубые нарушения синапсиса гомеологичных хромосом в профазе I мейоза, незавершенную репарацию двунитевых разрывов ДНК,

отклонения от нормального распределения хиазм, эти гибриды способны производить множество зрелых, но морфологически атипичных сперматид. Таким образом, мы констатируем, что у исследованных триплоидных самцов не происходит строгой селекции сперматоцитов I с отклонениями от нормы, которая у млекопитающих обычно приводит к тотальному аресту клеток на стадии профазы I мейоза.

*Работа поддержана грантами РФФИ 15-54-05058 Арм\_а / 15-RF-048*

**ПОДВИДОВАЯ СТРУКТУРА У ОБЫКНОВЕННОГО  
ХОМЯКА *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758).  
ПРОБЛЕМЫ СНИЖЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО  
РАЗНООБРАЗИЯ И АДАПТИВНОЙ  
ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ В ЗАПАДНЫХ  
ПОПУЛЯЦИЯХ ЭТОГО ВИДА**

**Феоктистова Н. Ю., Суров А. В., Мещерский И. Г.,  
Богомолов П. Л., Саян А. С.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071*

*E-mail: feoktistovanyu@gmail.com*

Одна из наиболее актуальных проблем экологии XXI века — сокращение биоразнообразия изучение его причин и последствий. Предполагается, что полное исчезновение грозит в первую очередь экологически ограниченными видами с маленькими ареалами. Примеры резкого снижения численности видов, ещё недавно чрезвычайно многочисленных и имеющих большой ареал — редки. Наиболее драматическая ситуация сложилась с обыкновенным и европейским хомяком *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758). Этот вид имеет один из самых обширных ареалов среди млекопитающих Палеарктики — площадь его составляет около 6 млн км<sup>2</sup> и простирается от Бельгии до Западного Китая. Большая часть ареала — около 3 млн км<sup>2</sup> — расположена на территории России (еще по 1,5 млн км<sup>2</sup> в Казахстане и Европе, 60 тыс. км<sup>2</sup> в Китае). Обыкновенный хомяк является обитателем лесостепей и степей, но сильно тяготеет к полям, огородам, дачным участкам. Кроме того, в последние 50 лет активно развивается процесс за-



селения этим видом городов (яркая тенденция к синурбизации), причём как Европе, так и в России. В то же время в последние 50 лет *S. cricetus* резко сократил свою численность. Из вредителя сельского хозяйства и промыслового вида, добываемого ещё в 1950—1960 гг. XX века млн шкурок в год хомяк превратился в самый быстро исчезающий вид млекопитающих европейской фауны. В наибольшей степени этот процесс затронул страны Западной и Центральной Европы, где за счёт фрагментации ареала он сократился 75 %. Этот вид сейчас включён практически во все Красные книги стран Западной и Центральной Европы. Причины столь быстрого исчезновения окончательно не ясны. Наиболее вероятным является сочетанное действие многих факторов, включая глобальное изменение климата, естественную динамику численности, снижение генетического разнообразия и успеха размножения. Именно последнее предполагается как наиболее значимая причина, способная привести к полному исчезновению вида к 2020—2038 гг. Как показали наши исследования, процессы сокращения численности и фрагментации ареала затронули в том числе Россию и Казахстан. Однако остаются и регионы, где состояние популяций обыкновенного хомяка относительно стабильно: на территории Восточной Европы — это Румыния, а на территории России — Предкавказье и Урал. Практически во всех странах Западной Европы ведутся активные работы по сохранению и восстановлению популяций обыкновенного хомяка. Но они пока не дали ощутимых результатов. Очевидно, однако, что не все территории, где численность вида продолжает оставаться стабильной, подходят для использования в качестве регионов-доноров такой ре-акклиматизации. Необходимо учитывать климатические и биотопические факторы, к обитанию в условиях которых приспособлены те или иные популяции. Набор адаптивных черт во многом определяется генетическими особенностями популяции, сложившимися под влиянием естественного отбора в определенных условиях внешней среды. Хотя большинство доступных для анализа больших выборок методов молекулярно-генетического анализа не позволяет прямо определять характер физиологических и поведенческих адаптаций, используемые на практике предположительно селективно-нейтральные маркеры дают возможность оценить общую степень родства и генетической близости популяций. Весьма важным показателем здоровья и устойчивости популяции является и присущий ей

общий уровень генетического разнообразия. Поэтому проведение молекулярно-генетических исследований и филогеографический анализ популяций представляют как теоретический интерес, так и практический (для проведения работ по восстановлению вида). Подобные исследования, проведённые в последние 10-15 лет, ограничены западной и центральной частью Европы. Так, в 2003 г. были опубликованы данные анализа разнообразия аллелей генов главного комплекса гистосовместимости (МНС) у особей обыкновенного хомяка из практически исчезнувшей популяций в Нидерландах и Франции. В ходе этого исследования, также как и в работах, затрагивающих разнообразие аллелей микросателлитных локусов, было показано значительное снижение генетического разнообразия в западно-европейских популяциях. В 2005 г. впервые оказано существование двух обособленных филогенетических линий — «Паннонской» (Pannonia) и «Северной» (North), время разделения которых было оценено как 147–85 тыс. лет. Представители группы North распространены в Западной Европе, эта группа разделяется на две филогруппы: Западную и Центральную. Время обособления этих линий друг от друга было оценено, как относительно недавнее — 15-10 тыс. лет назад. Митохондриальные генотипы хомяков из Польши и России не могли быть отнесены ни к одной из указанных линий, но и не образовывали, при проведении филогенетического анализа, единой однородной группы. На юго-востоке Польши обнаружена зона смыкания ареалов группы «Паннония» и новой группы E1. Группа E1 отличается как от известной по предыдущему исследованию «Северной» филогруппы, так и от паннонской линии. К ней же примыкали и мт-гаплотипы нескольких ранее проанализированных животных с территории России, однако доказать их объединение в единую кладу тогда не удалось. В нашей работе мы впервые исследовали генетическое разнообразие обыкновенного хомяка на территории России и Казахстана. На основании анализа нуклеотидных последовательностей гена *cyt b* и контрольного региона мтДНК показали, что на территории России и Казахстана обитает, по крайней мере, три филогеографические линии этого вида. Группа E1 — западная (заселяющая территорию Брянской области, что совпадает с ранее выделенным на этой территории подвидом — *S. s. nehringi*), E0 — восточная, охватывающая территорию центральной России, Крыма, Урала и Северного Казахстана (что в целом совпадает

с выделенным на этой огромной территории подвидом — *C. s. rufescens*) и «Кавказская» (К), заселяющая территорию Предкавказья (совпадает с выделенным Сатуниным (1910) подвидом *C. s. stavorpolicus*). Филогруппа Е1 — западная является частью филогруппы, обнаруженной ранее на территории Польши и Украины. Филогруппа Е0-восточная, является родственной к Е1-западной. Кавказская гаплогруппа генетически с близка группе «Север» из Западной Европы. Однако гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие филогруппы (К) значительно выше (по сравнению с северной). Предполагается, что популяции, принадлежащие именно к этой филогруппе, могут быть источником для восстановления исчезающих популяций Западной Европы.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФ№16-14-10269.*

## **ГЕНЫ ПОСТЗИГОТИЧЕСКОЙ НЕСОВМЕСТИМОСТИ, ВЫЯВЛЕННЫЕ В СКРЕЩИВАНИЯХ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С РОЖЬЮ**

**Цветкова Н. В.<sup>1</sup>, Тихенко Н. Д.<sup>2</sup>, Войлоков А. В.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет,  
кафедра генетики и биотехнологии,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034*

<sup>2</sup>*Санкт-Петербургский филиал Института общей генетики  
им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: ntsvetkova@mail.ru*

Озимая рожь (*Secale cereale* L., 2n=14) и гексаплоидная пшеница (*Triticum aestivum* L., 2n=42) являются представителями трибы Triticeae семейства Poaceae. Рожь и пшеница дивергировали около 7 миллионов лет назад (Gill et al., 2004). Межродовые скрещивания между гексаплоидной пшеницей и сортами ржи, как правило, позволяют получать жизнеспособные гибриды, а на их основе октоплоидные тритикале (Ригин, Орлова, 1977). При внутривидовых и отдаленных скрещиваниях гексаплоидной пшеницы и родственных ей видов были выявлены различные генетические системы постзиготической изоляции, основанные на

комплементарном взаимодействии доминантных аллелей родительских форм (Morison, 1957). Исходя из представления о гомологичной изменчивости у родственных видов, гены, ведущие к летальности или снижению жизнеспособности межродовых гибридов, можно обнаружить и в скрещиваниях пшеницы и ржи. При скрещивании инбредных линий Петергофской генетической коллекции с мягкой пшеницей Chinese spring были описаны многочисленные случаи аномалий морфогенеза: от образования зерновок с недифференцированными зародышами до формирования растений с редуцированными колосьями. Были идентифицированы 4 линии ржи, три из которых являются родственными, дающие при скрещивании с пшеницей невсхожие зерновки. Изучение срезов набухших семян показало, что морфологически оформленный зародыш у зерновок отсутствует или представлен мертвыми клетками (Тихенко и др. 2005). При скрещивании мягкой пшеницы с гетерозиготным гибридом ржи было установлено моногибридное гаметическое расщепление 1:1. Обнаруженный ген получил обозначение Eml-R1 (*Embryo lethality*), заглавная буква в этом символе соответствует условно мутантной аллели, строчное написание eml обозначает аллель дикого типа, свойственную большинству изученных линий ржи (Тихенко и др., 2015). Участие в отдалённой гибридизации двух других инбредных линии ржи приводило к формированию карликовых пшенично-ржаных амфигаплоидов, гибнущих на стадии 3-х листьев. Генетический анализ этой аномалии подтвердил участие в формировании карликового фенотипа одного мутантного гена со стороны ржаного родителя. Данный фенотип был назван проростковой летальностью, а аллель гена, обуславливающего его специфическое проявление у отдаленного гибрида, обозначена Hdw-R1 (*Hybrid dwarfness*) (Tikhenko et al., 2015). Мутация Eml-R1 локализована в длинном плече хромосомы 6R (Tikhenko et al., 2008). Для картирования гена Hdw-R1 были получены межлинейные гибриды ржи и проведен скрининг SSR маркеров, принадлежащих разным хромосомам ржи, у полученных гибридов и исходных родительских форм пшеницы и ржи. При анализе совместного наследования мутации и полиморфных маркёров обнаружено сцепление гена проростковой летальности с маркером GRM0902, локализованным на длинном плече хромосоме 6R. Показано, что мутация Eml-R1b, располагается относительно маркеров в следующем порядке: GRM0173 — Eml-R1b —

GRM0902 — GRM0959 — GRM0130. Мутация Hdw-R1b, приводящая к проростковой летальности другое положение относительно тех же маркёров: GRM0173 — GRM0902 (GRM0959) — Hdw-R1b. Разное положение мутаций на генетической карте говорит о неаллельности мутаций Hdw-R1 и Eml-R1. Обнаружение редких пшенично-ржанных гибридов с нормальным фенотипом в сегрегационном тесте на аллелизм подтверждает этот вывод. Для гена Eml-R1в хромосоме 6А пшеницы Chinese spring была установлена комплементарная пара — ген Eml-6А, эффект этого гена не распространяется на взаимодействие с геном Hdw-R1. Таким образом, в геноме ржи, как и в геномах разных видов пшеницы, сохраняются аллели генов, которые могли формировать изолирующие механизмы в ходе дивергентной эволюции.

*Работа поддержана программой Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем», Грантом Президента РФ по поддержке Ведущих научных школ НШ-9513.2016.4.*

Секция  
**ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
И АДАПТАЦИЯ**

**Устные доклады**

**ЦИКЛИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ  
КАК МОДЕЛЬ ВНУТРИВИДОВОГО  
ФОРМООБРАЗОВАНИЯ**

**Дгебуадзе Ю. Ю.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071*

*Биологический факультет Московского государственного  
университета им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119991  
e-mail: dgebuadze@sevin.ru*

Внутривидовые формы живых организмов являются важной составляющей структуры многих водных и наземных экосистем. Однако существование внутривидовых морфо-экологических подразделенностей часто оспаривается (им придается статус видов), а механизмы их образования часто остаются не установленными и лишь обсуждаются в рамках тех или иных гипотез. В ходе многолетних (1975—2015 гг.) полевых исследований, проведенных в рамках Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ на территории Монголии нами наблюдалась уникальная природная ситуация с периодически высыхающими водоёмами Центрально-азиатского бессточного бассейна. Удалось проследить два цикла колебаний водности: в 1988—1989 гг. и 2004—2010 гг. ряд озёр бассейна высыхал («сухой» период), а затем они вновь наполнялись водой и существовали 12 и более лет («влажный» период). В двух исследованных озёрах бассейна во «влажный» период доминировали две формы эндемичной карповой рыбы *Oreoleuciscus humilis*: «карликовая» и «озёрная», различающиеся по морфологии, питанию, темпам роста и стратегиям жизненных циклов

(времени достижения половой зрелости, продолжительности жизни, максимальным размерам и плодовитости). В «сухой» период всё рыбное население озёр погибало. Сохранялась только «карликовая» форма, обитающая в ранее впадающих в озёра реках. Она заселяла озёра после их восстановления. Уже в первый год существования озёр самые крупные особи «карликовой» формы переходили к каннибализму и их скорость роста резко увеличивалась. Причинами возникновения каннибализма речных *O. humilis* в озёрах, видимо, являются высокая плотность популяций, низкая обеспеченность пищей и отсутствие убежищ. Уникальный циклический процесс диверсификации *O. humilis* в центрально-азиатских озёрах, на наш взгляд, демонстрирует один из возможных механизмов симпатрического формообразования.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ СНЕЖНОГО БАРАНА (*Ovis nivicola*) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ SNP АНАЛИЗА

Доцев А. В.<sup>1</sup>, Охлопков И. М.<sup>2</sup>, Медведев Д. Г.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский институт животноводства им. Л. К. Эрнста,  
Россия, Московская обл., Подольский р-н, п. Дубровицы, 142132

<sup>2</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН,  
Россия, Якутск, 677980

<sup>3</sup>Фонд изучения, сохранения снежного барса (ирбиса)  
и редких видов горной фауны, Россия, Иркутск, 664011  
E-mail: asnd@mail.ru

Снежный баран, или толсторог (*Ovisnivicola* Eschscholtz, 1829) — парнокопытное животное рода Бараны. Распространён на территории Северо-Восточной Азии, от плато Путорана на западе до Чукотского полуострова на востоке и от 48-й параллели на юге до побережья Северного Ледовитого океана на севере. В настоящее время ареал снежного барана «мозаичен» и состоит из нескольких территориальных блоков, расстояние между которыми достигает более 1 000 км. С таксономической точки зрения его ближайшими родственниками являются североамериканские бараны — *O. canadensis* и *O. dalli*, вместе с которыми их объединяют в

подрод *Pachyceros*. Различают до семи подвидов снежного барана: 1 — камчатский (*O. n. Nivicola* Eschscholtz, 1829); 2 — путоранский (*O. n. Borealis* Severtzov, 1873); 3 — якутский (*O. n. Lydekkeri* Kowarzik, 1913); 4 — охотский (*O. n. Alleni* Matschie, 1907); 5 — корякский (*O. n. Koriakorum* Chernyavskii, 1962); 6 — чукотский (*O. n. Tschuktschorum* Zheleznov, 1990); кодарский (*O. n. Kodarensis* Medvedev, 1994). При делении на подвиды в основном ориентируются на различия в окраске, пропорции черепа и тела.

Целью нашей работы являлось изучение генетических характеристик различных популяций снежного барана на основе данных SNP анализа.

В качестве материала для исследований были отобраны пробы якутского подвида из хребтов Хараулахский, бухта Тикси (ТИК,  $n = 10$ ), Орулган (ORU,  $n = 19$ ), Верхоянского (VER,  $n = 16$ ), Сунтар-Хаята (SKH,  $n = 10$ ), Черского (CHE,  $n = 7$ ), Момского (МОМ,  $n = 7$ ) и одна проба кодарского (KOD) снежного барана. Поскольку KOD была представлена всего одним образцом, она была использована только для сравнений на индивидуальном уровне. Генотипирование проводили с помощью ДНК-чипа средней плотности *Ovine SNP50 BeadChip* фирмы Illumina, содержащим информацию по более чем 50 тысячам полиморфным локусам, выявленных у домашней овцы. Для статистической обработки данных использовали программы: PLINK 1.07, Genetix 4.05, ML-Relate, Structure 2.3.4 и R-пакеты: *diveRsimy*, *inbreedR*. После проведения контроля качества и фильтрации нами было отобрано 1129 полиморфных SNP, которые были использованы для всех последующих анализов.

Результаты многомерного шкалирования (MDS) показали, что все исследуемые популяции характеризуются уникальным аллелофондом. При этом географически соседствующие группировки кластеризовались ближе друг к другу, чем географически отдалённые. Анализ в программе Structure показал, что наиболее вероятное количество популяций ( $K$ ) в исследуемой выборке равнялось 2. К первой были отнесены ТИК и ORU, ко второй SKH, CHE, МОМ и KOD. VER представляла собой их смешение. В то же время чёткое разделение изучаемых группировок на кластеры продолжалось до  $K=5$ . При этом отдельные кластеры образовали ТИК, VER, SKH, МОМ и KOD. ORU представляла смешение ТИК и VER, а CHE — смешение SKH и МОМ.



Для определения генетической дифференциации между исследованными популяциями использовали парные показатели  $F_{ST}$ . Наибольшие генетические дистанции были зафиксированы для MOMи TIK — 0.203, MOMи ORU — 0.146, CHEи TIK — 0.143, SKHи TIK — 0.137. Дистанции между соседствующими группировками находились в пределах от 0.021 (SKHи CHE) до 0.062 (CHEи MOM). Значения ожидаемой гетерозиготности скорректированной для малых выборок были выше в группах SKH—  $0.249 \pm 0.006$ , CHE —  $0.240 \pm 0.006$ , VER—  $0.236 \pm 0.006$ . Самый низкий уровень был отмечен у TIK —  $0.203 \pm 0.006$ . У ORU и MOM этот показатель составлял  $0.224 \pm 0.006$  и  $0.220 \pm 0.006$ , соответственно. Скорректированный методом рарификации, показатель аллельного разнообразия ( $A_r$ ) имел следующие значения: SKH —  $1.714 \pm 0.012$ , CHE —  $1.698 \pm 0.014$ , VER —  $1.685 \pm 0.012$ , ORU —  $1.641 \pm 0.012$ , MOM —  $1.616 \pm 0.015$  и TIK —  $1.551 \pm 0.014$ . Стандартизированная индивидуальная гетерозиготность ( $sMLH$ ) у представителей якутского подвида варьировала от 0.818 (TIK) до 1.215 (VER) и в среднем составила: SKH —  $1.114 \pm 0.012$ , VER —  $1.049 \pm 0.017$ , CHE —  $1.027 \pm 0.021$ , MOM —  $0.998 \pm 0.024$ , ORU —  $0.988 \pm 0.012$ , TIK —  $0.904 \pm 0.018$ . У KOD данный показатель оказался на порядок ниже и составил 0.098.

Таким образом, можно отметить, что изученные популяции якутского снежного барана характеризуются уникальным аллелофондом, а степень их генетического разнообразия становится ниже в крайних точках ареала обитания, где уровень потока генов невысокий. Наименьший уровень генетического разнообразия отмечен у кодарского снежного барана, что может объясняться его географической изолированностью и малой численностью популяции. Однако данный факт должен быть подтверждён последующими исследованиями с использованием большего количества образцов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Научного Фонда (номер соглашения № 14-36-00039).*

## МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ ФОРМИРОВАНИЯ РЕЗИСТЕНТНОСТИ ВОЩИННОЙ ОГНЁВКИ *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae) К ЭНТОМОПАТОГЕННЫМ ГРИБАМ

Дубовский И. М.<sup>1</sup>, Ярославцева О. Н.<sup>1</sup>, Гризанова Е. В.<sup>2</sup>,  
Тюрин М. В.<sup>1</sup>, Крюков В. Ю.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091

<sup>2</sup>Новосибирский государственный аграрный университет,  
Россия, Новосибирск, 630039  
E-mail: dubovskiy2000@yahoo.com

Исследование посвящено изучению микроэволюционных процессов, связанных с формированием устойчивости насекомых к грибным энтомопатогенам. При изучении внутривидовых морф большой вошинной огнёвки *Galleria mellonella* (Lepidoptera, Pyralidae) установлено, что меланизм (тёмная окраска) насекомых сопряжён с повышенной устойчивостью к грибам родов *Beauveria* и *Metarhizium*. Кутикула меланистов толще и в ней более активно идет процесс меланизации, а также зарегистрирована более ранняя активация экспрессии генов, отвечающих за синтез антимикробных белков, детоксицирующих ферментов и апполипофорина III, на ранних этапах микоза по сравнению с насекомыми светлой морфы (ахромистами). Кроме того, у меланистов выше активность процессов инкапсуляции в гемолимфе и повышен конституциональный уровень экспрессии антимикробных белков в жировом теле. Установлено, что эволюция иммунной системы насекомых, при селекции на устойчивость к грибным энтомопатогенам, идёт совместно с увеличением активности систем, поддерживающих окислительно-восстановительный баланс, при активной инкапсуляции патогена. В частности, у меланистов, селектированных на устойчивость к энтомопатогенным грибам, происходит увеличение активности фенолоксидаз и, соответственно, процесса меланизации в покровных тканях при заражении грибом. Кроме того, в покровах селектированных насекомых происходит активация целого комплекса защитных реакций, таких как синтез ингибитора металлопротеаз, антимикробных

белков и компонентов антиоксидантной системы, которые направлены на уничтожение прорастающих гифальных тел гриба, инактивацию его ферментов и токсинов. Проведено изучение эпигенетических механизмов наследования на линии вощинной огнёвки, селективной на устойчивость к грибам. Впервые установлено, что селекция насекомых на устойчивость к грибам влияет на метилирование ДНК и ацетилирование гистонов, а также на уровень экспрессии микроРНК в различных тканях личинок.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №16-14-10067.

## ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ *Aegilops tauschii* И ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Дудников А. Ю.

Институт цитологии и генетики СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: dudnikov@bionet.nsc.ru

Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. — аллогексаплоид, геном AABBDD, произошла в результате объединения геномов *T. turgidum* subsp. *dicoccum* (AABB) и *Aegilops tauschii* subsp. *strangulata* (DD). Принято считать, что это произошло около 10 000 лет назад, в районе «восточного крыла» Плодородного Полумесяца (Северо-Западный Иран), и донором генома DD был *Ae. tauschii* с «восковым» фенотипом.

В данной работе изучены географические паттерны аллозимного полиморфизма гена *Got2* среди 308 образцов *Ae. tauschii*, представляющих весь ареал вида. У 60-ти из этих образцов просеквенирована последовательность гена *Got2*, и построено филогенетическое дерево. Полученные данные показали, что внутривидовая дивергенция *Ae. tauschii* в значительной степени имела адаптивный характер. Изначально *Ae. tauschii* был представлен подвидом *strangulata*, в основном населяющим прикаспийскую область ареала вида. Подвид *tauschii*, встречающийся в основном в континентальной области ареала *Ae. tauschii*, является относительно «молодым». Показано, что расселение *Ae. tauschii* по ареалу — это результат целого ряда «волн миграции», в ходе которых «молодые» и более «успешные»

филогенетические линии часто практически полностью вытесняли более древние из мест их распространения. Возможность эффективной конкуренции между линиями связана с низким уровнем перекрёстного опыления у *Ae. tauschii*. При «встрече» разных линий в одном местообитании они не образуют «гибридную» популяцию — как правило, более приспособленная к данным экологическим условиям линия вытесняет остальные.

Филогенетический анализ показал, что донором генома D мягкой пшеницы была линия «k-109» подвида *stragulata*. Растения *Ae. tauschii*, принадлежащие к этой линии населяют узкую полосу прикаспийского Ирана, захватывающую также юго-восточный прикаспийский Азербайджан, и имеют безвосковый фенотип.

## АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ *Phylloscopus trochilus* В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ ГНЕЗДОВОГО АРЕАЛА

Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Симонов С. А.,  
Матанцева М. В., Рендаков Н. Л.

Институт биологии Карельского научного центра РАН,  
Россия, Петрозаводск, 185910

E-mail: MariaMatantseva@gmail.com

Исследования параметров генетического разнообразия популяций, особенно у трансконтинентальных мигрантов, обладающих обширными ареалами, высоко актуальны. Данные характеристики являются ключевыми аспектами экологии вида, т. к. позволяют понять механизмы, посредством которых вид адаптируется к разным условиям и может осваивать новые территории. Целью работы было исследование генетического разнообразия популяций пеночки-веснички подвида *Phylloscopus trochilus acredula* (дальнего трансконтинентального мигранта с обширным ареалом) в европейской части России, в регионах, охватывающих разные зоны гнездового ареала — от южных до северных периферийных. В 2015–2016 гг. было обработано 68 образцов ДНК, собранных прижизненными методами у взрослых птиц: 26 образцов в Мурманской обл. (67°06'N,

32°42'E); 26 — в Ленинградской обл. (60°40'N, 32°56'E); 16 — в Мордовии (51°37'N, 39°33'E). В Мурманской обл. и Мордовии пробы биоматериала брали у местных территориальных и гнездящихся особей, отлавливаемых индивидуально. В Ленинградской обл. образцы для исследований брали у птиц, отловленных с помощью больших ловушек «рыбачинского» типа и идентифицированных в качестве местных особей на основании оценки их физиологического состояния и линьки.

Для исследования генетического разнообразия использовали микросателлитные локусы РОСС1, РОСС2, РОСС6 и РОСС8 (Bensch et al., 1997). Оценивали аллельное разнообразие, наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготность, показатель инбридинга (FIS), генетическую дифференциацию популяций (FST) и величину генного потока (Nem). Величину генного потока между выборками вычисляли из соотношения  $Nem = (1/FST - 1)/4$  (Slatkin, 1985), другие параметры рассчитывали в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer 2010). Дифференциацию выборок из разных районов оценивали с помощью F-статистики Райта.

Минимальное аллельное разнообразие выявлено в центральном районе исследований (Ленинградская обл.). Среднее число аллелей здесь составило  $5,50 \pm 1,50$ , тогда как этот показатель на юге (Мордовия) равен  $6,00 \pm 2,12$ , а на севере (Мурманская обл.) —  $8,50 \pm 1,80$ . В Ленинградской обл. также отмечено минимальное число уникальных аллелей (1 по сравнению с 3 уникальными аллелями в Мордовии и 6 — в Мурманской обл.) и наименьшая частота их встречаемости по отношению к общему числу аллелей (всего 2,5% по сравнению с 5,2% в Мордовии и 10,9% в Мурманской области). Ожидаемая гетерозиготность составила  $0,723 \pm 0,055$ ,  $0,589 \pm 0,056$  и  $0,726 \pm 0,080$ , наблюдаемая гетерозиготность —  $0,48 \pm 0,160$ ,  $0,365 \pm 0,058$  и  $0,480 \pm 0,150$  для выборок из Мурманской обл., Ленинградской обл. и Мордовии соответственно.

Мурманская область находится в северной части гнездового ареала изучаемого подвида. Район исследований в Мордовии можно рассматривать как зону экологического субоптимума:

1) он лежит в южной части гнездового ареала, которую можно условно отнести к южной периферии;

2) исследованные биотопы не являлись оптимальными для пеньки-веснички. Таким образом, наибольшие показатели аллельного

разнообразие и гетерозиготности отмечены в зоне экологического субоптимума, вне центральной области гнездового ареала.

При этом во всех выборках ожидаемая гетерозиготность превышала наблюдаемую, что свидетельствует о дефиците гетерозигот. Одной из причин последнего называют инбридинг (Хедрик, 2003). Действительно, рассчитанные значения FIS указывают на небольшую степень инбридинга в исследованных выборках (0,349, 0,384 и 0,353 для Мурманской обл., Ленинградской обл. и Мордовии соответственно). При этом, приняв допущение, что анализируемые выборки представляют разные популяции, мы рассчитали общие уровни внутрипопуляционного и межпопуляционного генетического разнообразия и обнаружили, что они соответствовали типичным для панмиктических популяций:  $FIS=0,355$ ,  $FST=0,028$ . Таким образом, отмеченный уровень инбридинга не достаточно велик для того, чтобы параметры исследуемых выборок значительно отличались от панмиктических.

Степень дифференциации выборок из Ленинградской обл. и Мордовии оказалась высокой ( $FST=0,0610$ ,  $p=0,018$ ). Выборки из Мордовии и Мурманской обл., а также Мурманской и Ленинградской областей также характеризовали сравнительно высокие показатели подразделённости, однако значения  $FST$  статистически не различались ( $FST=0,0219$ ,  $p=0,126$  и  $FST=0,0299$ ,  $p=0,063$  соответственно). При этом величина генного потока между тремя исследованными выборками составила 8,7; между выборками из Мурманской обл. и Мордовии — 11,17; из Ленинградской обл. и Мордовии — 3,85; из Ленинградской обл. и Мурманской обл. — 8,11. По-видимому, наличие генного потока между исследованными популяциями (или субпопуляциями) способствует компенсации негативных эффектов случайного дрейфа генов и инбридинга.

В целом, полученные результаты показали, что в исследованных природных популяциях пеночки-веснички поддерживается уровень генетического разнообразия, достаточный для сохранения популяционно-генетической структуры вида с оптимальным соотношением внутри- и межпопуляционных компонент генного разнообразия и минимальными отклонениями от панмиксии. Максимальные показатели генетической гетерогенности популяций изучаемого подвида отмечены в условиях экологического субоптимума, на северной и южной периферии зоны

регулярного гнездования. Эти данные свидетельствуют в поддержку гипотезы о росте генетического разнообразия на периферии ареала (Lewontin, 1974). Высокая степень генетического разнообразия краевых популяций может обеспечить экологическую пластичность и устойчивость вида (подвида) к нестабильным условиям среды в зонах экологического пессимума и субоптимума и, вероятно, является основой для освоения новых территорий.

Выражаем благодарность к.б.н., с.н.с. лаб. генетики ИБ КарНЦ РАН О. М. Федоренко за помощь при обсуждении полученных результатов.

Работа проведена в рамках Программы Президиума РАН № г.р. 0221-2015-0004, при поддержке РФФИ (проект №15-05-03493-а), на оборудовании ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

## **ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГЛУХОЙ КУКУШКИ *Cuculus optatus* (Cuculidae) НА ОСНОВЕ РАЗЛИЧИЙ МЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЯИЦ**

**Мещерягина С. Г.<sup>1</sup>, Бачурин Г. Н.<sup>2</sup>, Mashanova A.<sup>3</sup>,  
Головатин М. Г.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144

<sup>2</sup>Научно-практический центр биоразнообразия,  
Россия, Ирбит, 623850

<sup>3</sup>University of Hertfordshire, Hatfield, United Kingdom AL10 9AB  
E-mail: mesheryagina.sweta@yandex.ru

Глухая кукушка *Cuculus optatus* (Gould, 1845) — облигатный гнездовой паразит, ко-эволюционно связанный с представителями рода *Phylloscopus*. На территории России обнаружено 4 морфы окраски скорлупы яиц этого вида, соответствующие яйцам *Ph. borealis* (PB), *Ph. collybita tristis* (PC), *Ph. inornatus* (PI) и *Ph. proregulus* (PP). Указанные виды пеночек различаются по массе тела и, соответственно, по размерам яиц. Нас заинтересовало, существует ли специализация гнездового паразита к видам-хозяевам по оомерическим характеристикам. Современные

представления о внутривидовом разнообразии, основанные на размере яиц, способны помочь пониманию адаптационных механизмов глухой кукушки к паразитированию на мелких видах пеночек.

В исследовании сравнили диаметр, длину, объем яиц кукушки и соответствующих хозяев из трёх регионов (Урал, Сибирь и Дальний Восток), включающих 23 области России и сопредельную территорию Казахстана.

В результате выявили, что рассматриваемые виды пеночек по длине и объёму яиц значительно различаются. При этом значения этих метрических показателей уменьшаются в ряду РВ, РС, РР и РІ. По диаметру яиц РР и РІ не имели значимых различий. Регион (ни сам по себе, ни через взаимодействие с видом) не оказывает значительного влияния. Мы показываем, что у глухих кукушек, паразитирующих на разных видах пеночек, размеры яиц различаются, но в иных соотношениях. Яйца кукушки с окраской скорлупы морфы РВ по всем метрическим характеристикам значимо не различаются от яиц морфы РС. Яйца морфы РР значимо различаются от всех других морф по длине и диаметру, тогда как имеют такой же объём как яйца морф РВ и РС. Яйца морфы РІ по всем трём размерным показателям имеют наименьшие значения, отличающиеся значимо от других.

Сравнение оомерических показателей в отдельных парах гнездовой паразит — хозяин показывает, что существует значимая зависимость диаметра яиц кукушки от диаметра и в меньшей степени длины яиц соответствующих пеночек. Кукушки имеют уменьшенный диаметр в соответствии с маленьким диаметром и длиной яиц хозяина у РР и РІ, но не имеют увеличенный диаметр в соответствии с наибольшим диаметром и длиной яиц у РВ и РС. Зависимости между длинами яиц гнездового паразита и хозяина не выявлено. Объём яиц кукушки относительно объёма яиц соответствующих пеночек у морфы РР слишком большой, а у морфы РВ слишком маленький.

Таким образом, по нашему мнению, выделяется два направления развития адаптаций по размеру яиц глухой кукушки, позволяющих успешно паразитировать на мелких видах пеночек. Во-первых, уменьшение диаметра яиц. Во-вторых, сохранение оптимального объёма содержимого яйца, необходимого для развития кукушонка. Взаимное влияние



этих адаптаций приводит к различиям в форме яиц кукушки: у морф РВ и РС — укороченные эллипсовидные, у морфы РІ — эллипсовидные, а у морфы РР — удлинённые эллипсовидные.

Мы предполагаем, что наблюдаемые адаптации глухой кукушки могли быть вызваны ко-эволюционным стремлением к выравниванию наседной поверхности кладки. Естественно, прежде всего, это зависит от сходства диаметров яиц хозяина и гнездового паразита. Однако может быть также значима степень рыхлости внутренней поверхности лотка. Она, в свою очередь, зависит от материала выстилки (РВ использует тонкие травинки и корешки; РІ — опавшую хвою, ножки спорофитов мха или шерсть; РС и РР — перья) или твердости субстрата под основанием гнезда (РВ и РІ — почва; РС и РР — сплетения ветвей). В целом мы не исключаем влияния и другого фактора — доли участия родителей в выкармливании птенцов (РВ и РІ — участвуют оба; РС — иногда оба, но чаще только самка; РР — всегда только одна самка). В первые сутки после вылупления, когда самка продолжает обогревать гнездо, участие самца должно определять интенсивность кормления, и как следствие, скорость роста птенцов. Для кукушонка, приступающего к манипуляции выбрасывания конкурентов (птенцов или яиц хозяина) из гнезда на 2-3 сутки после вылупления, это может быть весьма значимым.

Таким образом, наши результаты поддерживают идею присутствия эволюционных адаптаций различных групп гнездового паразита к их соответствующим хозяевам не только с точки зрения окраски яиц, но и оомерических характеристик. На основе этого мы приходим к заключению, что глухая кукушка разделена на расы по видам-хозяевам (*gentes*).

## **РОЛЬ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ БАРЬЕРОВ В ИЗМЕНЧИВОСТИ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

**Никольский А. А.**

*Российский университет дружбы народов,  
кафедра системной экологии,  
Россия, Москва, 113093  
E-mail: bobak@list.ru*

В полевых условиях собрана коллекция и проведён анализ изменчивости звуковых сигналов млекопитающих. В популяциях, разделённых эколого-географическими барьерами, обнаружена внутри- и межвидовая дивергенция издаваемых животными звуков. Как можно предположить, в этих случаях основным механизмом дивергенции является дрейф генов (Wright, 1931), или по другой терминологии, генетико-автоматические процессы (Дубинин, Ромашов, 1932). Дивергенцию сигналов в популяциях, разделённых географическими барьерами, я отношу к генетически-детерминированной изменчивости, условно противопоставляя её экологически-детерминированной, контролируемой отбором. «Условно» — так как процессом отбора так же управляют генетические механизмы. При этом дрейф генов и отбор не исключают друг друга. Они возможны одновременно в одних и тех же популяциях. Генетически-детерминированная изменчивость звуковых сигналов косвенно подтверждает влияние пространственной изоляции на процесс географического (аллопатрического) видообразования. Генетически-детерминированные признаки сигналов, как и коммуникативное поведение в целом, играют особую роль в процессе видообразования. Вовлечённые в биокоммуникацию, они маркируют генофонд популяций. Естественно предположить, что внутри генетически однородных популяций связь более надёжна, чем между генетически разнородными популяциями. Генетически-детерминированные признаки звуковых сигналов повышают центристремительные тенденции в генетически однородных (конспецифических) популяциях. Адекватная реакция животных на сигналы конспецификов более вероятна, чем на сигналы гетероспецифических особей, но, как показали полевые эксперименты, эти различия зависят от уровня дивергенции структуры сигналов (Ни-

кольский, Нестерова, 1988, 1989, 1990). Более высокая вероятность успешной коммуникации внутри конспецифических популяций становится фактором изоляции между гетероспецифическими популяциями. В процессе изменчивости популяций, изолированных географическими барьерами, сигналы брачного поведения не обладают селективными преимуществами перед любыми другими сигналами (Никольский, 1984). Важнейшим результатом анализа изменчивости звуковых сигналов является то, что **генетически-детерминированная изменчивость структуры сигналов не влияет на их экологически-детерминированную функцию**. Например, функция экологически детерминированного предупреждающего об опасности сигнала, характерная для жизненной формы обитателей открытых пространств, остаётся неизменной, несмотря на широчайшую внутри- и межвидовую дивергенцию различных признаков сигнала. Крайним выражением этого феномена являются абсолютные межвидовые различия структуры функционально идентичных сигналов. На фоне дивергенции генетически-детерминированных признаков экологически-детерминированным признакам сигналов, ответственным за помехозащищённость передаваемых сообщений, свойственны межвидовые параллелизмы, как например, амплитудная модуляция и низкочастотный компонент в предупреждающем об опасности сигнале сурков. Оба эти параметра повышают помехозащищённость сигнала при его распространении в норах (Никольский и др., 2015). Генетически- и экологически-детерминированная изменчивость — два относительно самостоятельных направления эволюционного процесса: генетически-детерминированные признаки принимают участие в реализации генофонда популяций, экологически-детерминированные акустические параметры сигналов и экологически-детерминированная функция — способствуют реализации популяциями экологической ниши видов. Во многих случаях изменчивость сигнала в популяциях, разделённых эколого-географическими барьерами, включая видовую специфику, отражает палеогеографические события верхнего плейстоцена. Изложенные выше результаты получены в основном (но не только) на примере изменчивости модельного объекта — предупреждающего об опасности сигнала сусликов и сурков (*Marmotinae*). Ниже я привожу несколько характерных примеров изменчивости звуковых сигналов в популяциях млекопитающих, разделённых эколого-географическими барьерами.

Географическая изменчивость рёва оленей (*Cervus elaphus*) подтвердила традиционное деление вида на две группы подвидов: элафоидную и маралоидную (Гептнер, 1961). Принимая во внимание, что в недавнем прошлом олени были более широко распространены, можно предположить, что граница между группами подвидов проходит по Волге, где за время плейстоцена оледенения Русской равнины и трансгрессии Каспийского моря неоднократно создавали труднопреодолимые для оленей преграды (Никольский, 1984). Различия между параметрами предупреждающего об опасности сигнала среди популяций арктического суслика (*Spermophilus parryi*), населяющих материковую часть Чукотки, меньше, чем между ними и популяцией, населяющей о. Аракамчечен в Беринговом проливе (Никольский, 1984). Предупреждающий об опасности сигнал красных сурков (*Marmota caudata*), обитающих в Восточном Памире, сильно отличается от сигнала популяций, обитающих на Заалайском хребте, в Алайской долине, на Алайском хребте и в Таласе (Никольский, Орленев, 1980). Граница между популяциями проходит по рекам Бартанг, Мургаб и Аксу. Наиболее вероятной преградой, длительно изолирующей популяции, был сплошной ледниковый покров, закрывавший в позднем плейстоцене Памирское нагорье (Никольский и др., 1999). Суслики группы тајог распространены от Волги до Гобийского Алтая и Синьцзяна. Проведя анализ изменчивости сигнала, мы выделили 4 группы популяций (кластеров). Границы между ними проходят по эколого-географическим барьерам, непреодолимым (или почти непреодолимым) для сусликов. Разрывы между группами популяций отчётливо обозначают 4 таких барьера: Тургайский, Балхаш-Алакольский, Иртыш-Зайсанский и Тарбагатайский (Никольский, Румянцев, 2004).

## АНТРОПОГЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ СИЗОГО ГОЛУБЯ (*Columba livia* Gm.)

Обухова Н. Ю.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
кафедра биологической эволюции,  
Россия, Москва, 119992  
E-mail: n.obukhova@mail.ru*

Синантропные сизые голуби, обитающие на всех континентах вне зоны предкового распространения дикой формы (*Columba livia*), ведут своё происхождение от одичавших домашних голубей. В настоящее время дикие популяции немногочисленны, они сохранились мозаично в удаленных от человеческих поселений местах. На Европейской части России городские стаи одичавших голубей стали возникать во второй половине XVI века. Это было связано с бурным ростом любительского голубеводства в Ярославле, Новгороде, Москве. В Западной Европе этот процесс происходил гораздо раньше. Изначально достаточно гетерогенный генетический состав птиц послужил основой для формирования современных полиморфных популяций. Поскольку голуби обитают в среде, созданной человеком, то соответственно, эта среда, с одной стороны, нивелирована условиями городов, с другой стороны, подразделена на множество субниш, создаваемых традициями различных стран и народов.

Исследование ДНК сизого голубя, секвенирование полной геномной последовательности проведенное в 2013 году, для которого были взяты геномы 2 диких видов и 36 декоративных пород голубей из разных регионов США, подтвердило генетическое сходство между всеми особями.

Дикий тип сизого голубя строго консервативен по окраске, сохраняется мономорфная сизая окраска оперения. У городских голубей встречаются самые разнообразные фенотипы. Существует полный спектр переходных форм от сизых птиц с небольшим количеством чёрных пятен до абсолютно чёрных особей. Встречаются птицы, имеющие белое оперение на любых частях тела. И, наконец, птицы, имеющие красноватое, сиреневатое или коричневое оперение. Географическая изменчивость морфологических признаков существует, и, возможно, она велика, но не было проведено морфометрических исследований птиц, обитающих на

разных континентах. Единообразие окраски имеет огромное значение в диких популяциях голубей, они держатся и перелетают стаями, кормятся на открытых пространствах. Любая, резко отличающаяся по окраске особь становится первой мишенью для пернатого хищника.

Одновременно с увеличением численности голубей в городах формировался меланистический тип окраски. Явление меланизации носит адаптивный характер, тёмные особи оказались более приспособленными к обитанию в переуплотненной среде. Главное, что отличает популяции голубей, связанные с человеческим жильём, от диких, — более высокая плотность и возможность совместного гнездования большого количества птиц. В этом случае меланистические особи оказываются более толерантными к плотности. Окраска определяет только изменение порогов реакций, которые в сочетаниях с другими признаками обуславливают достижения оптимального поведенческого стереотипа.

Существуют популяции (всего исследовано более 600), в которых частота одного фенотипа носит подавляющий характер, каждый такой случай имеет конкретные причины и должен рассматриваться индивидуально (Венеция, Барселона, Толедо, Севилья, Дели, Буэнос-Айрес, Токио). Распределение частот фенотипов в Западной Европе подчиняется широтному градиенту, доля сизой морфы в популяциях увеличивается к области исторического ареала распространения дикого вида. В городах Англии, Франции, на Балканах — произошло вселение вяхиря в экологическую нишу синантропного сизого голубя. Однако никаких признаков изменения окраски у вяхирей не наблюдается. Вяхиря не одомашнивали, не разводили в неволе, не создавали множество пород. Вяхирь оказался в городской среде, не претерпев генетических изменений. Это служит ещё одним подтверждением вывода о том, что возникновение полиморфизма окраски у сизых голубей произошло вследствие разрушения наследственной основы дикого типа окраски в процессе одомашнивания и создания множества пород и породных групп.

Сизая окраска оказывается более адаптивной в естественных местообитаниях и поэтому чаще, чем меланистическая встречается в сельских ландшафтах. Возникновение новых возможностей для установления и поддержания полиморфизма происходит в тех случаях, когда одновременно с ростом плотности в популяциях изменяются поведенческие сте-

реотипы особей. Способность осваивать появляющиеся субниши ведёт к экологической сегрегации вида, повышает его устойчивость к внезапным флуктуациям среды. Так, в колониях сизых голубей на основе механизмов поведенческой адаптации возникает структурированное сообщество, в котором обеспечивается некоторый уровень генетического обмена между группировками и сохраняется генофонд популяции в целом.

Способность некоторых видов наземных позвоночных существовать в состояниях с различной внешней формой (полиморфизм) до настоящего времени у ряда объектов не имеет точной расшифровки природы возникновения и механизмов поддержания. У высших позвоночных животных, таких как городские голуби, одичавшие кошки и собаки — полиморфизм окраски оперения шерсти возник на основе вторичного одичания в прошлом домашних животных и их приспособлению к жизни в антропогенной среде, когда факторы отбора перестают контролировать единообразную окраску дикого типа. Полиморфизм окраски оперения сформировавшийся в популяциях синантропных голубей, — один из ярких примеров такого типа. Механизмы его поддержания зависят от времени основания популяции, генофонда птиц основателей и внутривидовой структуры колоний.

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ  
ОТНОШЕНИЯ ЧЁРНОГО ПАЛТУСА *Reinhardtius*  
*hippoglossoides* МОРЯ ЛАПТЕВЫХ, СЕВЕРНОЙ  
АТЛАНТИКИ И СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ**

Орлова С. Ю.<sup>1</sup>, Волков А. А.<sup>1</sup>, Мазникова О. А.<sup>1</sup>,  
Чернова Н. В.<sup>2</sup>, Глебов И. И.<sup>3</sup>, Орлов А. М.<sup>1,4,5,6</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Россия, Москва, 107140

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН, Россия, Санкт-Петербург, 199034

<sup>3</sup>Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
Россия, Владивосток, 690091

<sup>4</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071

<sup>5</sup>Дагестанский государственный университет,  
Россия, Махачкала, 367000

<sup>6</sup>Томский государственный университет, Россия, Томск, 634050  
E-mail: orlov@vniro.ru

Чёрный палтус *Reinhardtius hippoglossoides* среди представителей камбалообразных обладает наиболее широким ареалом, занимающим обширные пространства в северных частях Атлантического и Тихого океана, а также в арктических морях.

До сих пор отсутствует единая точка зрения на его таксономический статус. В прошлом в составе рода *Reinhardtius* выделяли два самостоятельных вида — атлантического *R. hippoglossoides* (Walbaum, 1793) и тихоокеанского *R. matsuii* (Jordan et Snyder, 1901) чёрного палтуса или подвида *R. h. hippoglossoides* и *R. h. matsuii*. Сегодня большинство исследователей склоняются к мнению о существовании в северных частях Атлантического и Тихого океана и в Арктике единственного вида *R. hippoglossoides*.

Нет единого мнения по поводу ареала рассматриваемого вида. Различные авторы относят его к бореальному, амфибореальному, широкобореально-арктическому прерванному, аркто-бореальному или к амфиаркто-бореальному типу. Подобные различия обусловлены получением



в последние годы новых сведений о его распространении в связи с недавними изменениями климата и расширением исследований в Арктике. До недавних пор считалось, что массовое распространение чёрного палтуса в западном секторе российской Арктики ограничивается желобами Воронина и Св. Анны на западной окраине Карского моря. На континентальном склоне моря Лаптевых палтус был известен по единственной поимке в 1993 г., но недавно обнаружен в заметных количествах на северной кромке шельфа моря Лаптевых.

Цель представленной работы — определение популяционной принадлежности чёрного палтуса моря Лаптевых на основе сравнительного анализа выборок из Северного Ледовитого, Атлантического и Тихого океанов с использованием 8 микросателлитных маркеров.

Ткани от 324 особей чёрного палтуса собраны в 2013—2015 годах в четырёх различных районах: в водах Западной и Восточной Гренландии, море Лаптевых и в западной части Берингова моря. В качестве сестринских групп использовали ткани тихоокеанского белокорого *Hippoglossus stenolepis* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов из западной части Берингова моря. Все молекулярно-генетические исследования выполняли по стандартным методикам.

Подобраны флуоресцентно-меченные универсальные праймеры к 8 микросателлитным локусам, которые амплифицируются на всех трех видах палтусов (Nhi5, Nhip1, Nhi1, NhiA44, Vemos211, Nhi105, Nhi52, Nhi13). Исследованные микросателлитные локусы показали достаточный полиморфизм для оценки эволюционных дистанций между популяциями чёрного палтуса, а также между всеми тремя изучаемыми видами. Лocus Nhip1 был мономорфен для чёрного палтуса, но полиморфен для стрелозубого и белокорого палтусов, locus Nhi52 мономорфен для белокорого палтуса, а Nhi13 мономорфен для стрелозубого палтуса, что положительно для оценки различий видового или подвидового уровня.

Значения  $F_{st}$  по данным микросателлитного анализа варьировало от 0.001 между выборками чёрного палтуса Берингова моря в пределах одного бассейна до 0.553 между чёрным и белокорым палтусами. Наибольшие достоверные значения дифференциации обнаружены между чёрным палтусом и белокорым, и чёрным палтусом и стрелозубым. Наименьшие  $F_{st}$  обнаружены между группировками чёрного палтуса

из северо-западной Атлантики и моря Лаптевых, при этом обнаружены высокие достоверные значения  $F_{st}$  между выборками чёрного палтуса из Берингова моря и моря Лаптевых. Достоверных отличий между тремя выборками чёрного палтуса из Берингова моря не обнаружено.

Результаты анализа, проведенного в программе Structure, показали чёткое разделение всех трёх исследуемых видов палтусов на четыре кластера: белокорого палтуса, азиатского стрелозубого палтуса, чёрного палтуса бассейна Тихого океана и чёрного палтуса бассейна северо-западной Атлантики и моря Лаптевых.

Полученные данные однозначно свидетельствуют в пользу популяционной принадлежности чёрного палтуса моря Лаптевых к группировкам бассейна Атлантического океана. В то же время можно с уверенностью констатировать достоверные различия выборок чёрного палтуса моря Лаптевых и бассейна Тихого океана.

Результаты анализа подтверждают выдвинутые ранее предположения о близости чёрного палтуса морей западного и восточно-сибирского сектора российской Арктики к группировкам бассейна Атлантического океана. По всей видимости, это зависимая популяция, пополнение которой обеспечивается дрейфом молоди с баренцевоморских нерестилищ в потоке атлантических трансформированных вод вдоль континентального склона Ледовитого океана, по крайней мере, до кромки шельфа морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. Молодь, вероятно, может расселяться и далее на восток. Частично пополнение арктической популяции может осуществляться также за счёт размножения палтуса на местных нерестилищах, о чем свидетельствуют поимки отдельных пред- и посленерестовых особей.

Несмотря на регулярные находки чёрного палтуса в Карском море, в восточно-сибирском секторе Арктики, в морях Чукотском и Бофорта, репродуктивный ареал атлантичеко-арктической и тихоокеанской группировок остается широко разобщён. Если и существует небольшой вынос молоди чёрного палтуса течениями с беринговоморских нерестилищ в Чукотское море, то возвратные нерестовые миграции половозрелых особей из Арктики в Берингово море невозможны вследствие характера течений и мелководности обширного чукотско-беринговоморского шельфа. Таким образом, сохраняется репродуктивная изоляция чёрного палтуса бассейна Тихого океана.

Результаты проведенных ранее исследований морфологии и раннего онтогенеза особей чёрного палтуса из Тихого и Атлантического океанов показали наличие определённых различий между ними. Результаты предшествующих генетических исследований с использованием белковых маркеров свидетельствуют о наличии существенных различий между особями чёрного палтуса из Северной Атлантики и Северной Пацифики, которым придавался подвидовой статус, а время расхождения оценивалось, как минимум, в 500 тыс. лет. Наши данные также свидетельствуют в пользу существования значительных генетических различий между группировками чёрного палтуса бассейнов Атлантического и Тихого океанов, которые, судя по величине  $F_{st}$ , могут рассматриваться как видовые. Анализ попарных генетических расстояний в пространстве главных компонент показал, что выборки чёрного палтуса из бассейнов Тихого и Атлантического океанов друг от друга расположены дальше, чем выборки белокорого и стрелозубого палтусов. Между тем, представители родов *Atheresthes* и *Hippoglossus*, к которым относятся последние два вида, в большинстве филогенетических построений, основанных на результатах молекулярных исследований, занимают довольно удаленное друг от друга положение. Учитывая полученные нами генетические данные, необходимо восстановить статус тихоокеанского палтуса, по крайней мере, до подвида *R. h. matsuurae* Jordan et Snyder.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕРОГО ХОМЯЧКА *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773)

Поплавская Н. С.<sup>1</sup>, Лебедев В. С.<sup>2</sup>, Рюриков Г. Б.<sup>1</sup>,  
Банникова А. А.<sup>3</sup>, Суров А. В.<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Зоологический музей МГУ, Россия, Москва, 125009

<sup>3</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных,  
Россия, Москва, 119234  
E-mail: nata.poplavskaja@gmail.com

Серый хомячок — широкоареальный вид, населяющий открытые ландшафты на территориях от Южной и Юго-Восточной Европы, Малой и Передней Азии до Афганистана, Синьцзяна и Монголии в широком диапазоне высот от равнин до высокогорья (до 4000 м над уровнем моря). Вид экологически пластичен, на севере ареала часто встречается на залежах и полужакреплённых песках, в некоторых местах может быть синантропным, а в пустынной части ареала привязан в основном к оазисам. В питании серый хомячок неспециализирован, по большей части зернояден, но охотно использует и другие виды кормов. С помощью методов повторных отловов и радиотелеметрии ранее было установлено, что серый хомячок использует индивидуальные участки диаметром порядка сотен метров; взрослые особи обычно не выходят далеко за пределы этих участков, молодые, расселяясь, могут, вероятно, перемещаться на несколько большие расстояния.

На основе морфологических данных в разное время описывались до 12-15 подвидов серого хомячка. Имеющиеся на сегодняшний день данные по краниометрической и аллозимной изменчивости выявляют существование по крайней мере двух аллопатрических форм («западная» и «восточная»), статус которых заслуживает внимательного рассмотрения. Граница между их ареалами протекает по р. Волга, которая в нижнем течении представляет собой серьёзный изолирующий барьер для этого вида. Здесь преградой оказывается не только сама река, но и пойма (шириной до 20 км), непригодная для обитания серого хомячка. По правому берегу Волги на территориях Украины, южной и центральной России распрост-

ранена «западная» форма, объединяющая несколько морфологических подвидов (старшее название *phaeus* Pallas, 1779). Анализ кариотипов выявил также хромосомную изменчивость между некоторыми западными популяциями. К «восточной» форме (старшее название *migratorius* Pallas, 1773), согласно аллозимным данным, относятся популяции с левого берега Волги и западного Казахстана, что подтверждается и результатами краниометрического анализа. Последний также относит к восточной форме хомячков Монголии, Центрального и Восточного Казахстана, равнинной части Средней Азии и Ирана. Кариотипы серых хомячков «восточной» формы также имеют некоторые различия от таковых «западной» формы. В настоящем исследовании был проведен анализ последовательности генов *cytb* и *cox1* серых хомячков из западной части ареала, включая выборки с обоих берегов Волги, а также из восточного Казахстана и Монголии. Полученные результаты выявляют существование двух хорошо обособленных кластеров, соответствующих «западной» и «восточной» формам. Дистанции между гаплотипами восточного и западного кластера колеблются в пределах 2-3%, что для грызунов может соответствовать внутривидовым, либо, реже, межвидовым различиям. Также следует отметить, что гаплотипы в составе западной формы достаточно сильно отличаются друг от друга, в то время как восточная дифференцирована слабее. В этом кластере заметно отделяются от остальных гаплотипы хомячков из горной части Средней Азии, в то время как выборка с территории от восточного берега Волги до Монголии не демонстрирует выраженной структуры. Так, предварительные данные генетического анализа согласуются с ранее полученными результатами, согласно которым серого хомячка следует рассматривать как комплекс *Cricetulus migratorius sensu lato*, объединяющий по крайней мере два хорошо обособленных таксона с неопределённым подвидовым/видовым статусом.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-60086 мол\_a\_дк.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЁВКИ *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) НЕКОТОРЫХ ОСТРОВОВ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

Примак А. А., Переверзева В. В.

Институт биологических проблем Севера  
Дальневосточного отделения РАН,  
Россия, Магадан, 685000  
E-mail: primak@ibpn.ru

Красная полёвка *M. rutilus* (Pallas, 1779) — важный компонент северных экосистем (Чернявский, 1984). В Северном Приохотье вид обитает на о-вах Талан, Спафарьева, Недоразумения и Матыкиль (Кондратьев и др., 1992; Докучаев и др., 2002; Докучаев, Примак, 2009). Эти острова отделились от материка 6-13 тыс. лет назад (Велижанин, 1976). Ширина проливов между островами и материком от двух и более километров (Хорева, 2003), что исключает возможность миграции полёвок. Микроэволюционные процессы в длительно существующих изолированных группах особей должны приводить к формированию уникальных генофондов популяций. Целью данной работы является выявление особенностей генетической изменчивости и дифференциации островных популяций красной полёвки Северного Приохотья.

Методами биохимической и молекулярной генетики исследованы выборки красной полёвки с о-вов Талан, Спафарьева, Недоразумения и Матыкиль. Получены данные о состоянии 13 аллозимных локусов, 6 из которых оказались полиморфными. Основные аллели локусов в выборках идентичны по подвижности и соответствуют наиболее распространенным аллозимам континентальных популяций (Курышев, 1988; Примак, Засыпкин, 2001; Засыпкин, Примак, 2003). Только у полёвки о. Недоразумения обнаружено в локусе LDH-2 несоответствие наблюдаемых численностей генотипов ожидаемым. Для всех остальных полиморфных маркеров генов распределение генотипов соответствует соотношению Харди-Вайнберга. Для выборок были рассчитаны средняя наблюдаемая гетерозиготность и среднее число аллелей на локус. Данные параметры для выборок с о-вов Недоразумения, Спафарьева и Талан имеют близкие

значения. В выборке особей с о. Матыкиль в каждом из 13 локусов фиксирован наиболее распространенный аллель. Тест на гетерогенность между всеми выборками показывает достоверные ( $P < 0,05$ ) различия по локусу PGD и достоверные различия на высоком уровне значимости ( $P < 0,001$ ) по локусам LDH-2, PGM, EST-D и EST-M3. Суммарное значение критерия Пирсона для оценки гетерогенности выборок высоко достоверно. При попарных тестах на гетерогенность между выборками по частотам аллелей в полиморфных локусах суммарное значение критерия  $\chi^2$  во всех случаях достоверно на высоком уровне значимости.

У особей из островных выборок определена нуклеотидная последовательность 800 пар нуклеотидов участка гена цитохрома *b* (*cytb*) митохондриального генома. В каждой выборке полёвок обнаружено 2-3 уникальных *cytb*-гаплотипа (GenBank, №№: HQ608514-HQ608517, HQ840372, GU251073-GU251075, GU251085-GU251087).

Варианты *cytb* экземпляров с о-вов Спафарьева, Недоразумения и Талан отличаются от наиболее распространённого у полёвок континентальной части Северного Приохотья *cytb*-гаплотипа B1 (GenBank № GQ301890) 2-5 заменами. Нуклеотидные последовательности участка *cytb* полёвок о. Матыкиль отличаются от B1 15-17 сайтами замен. Проведённый филогенетический анализ с использованием данных из GenBank позволил отнести полёвок с о-вов Талан, Спафарьева и Недоразумения к восточно-сибирской (восточной) гаплогруппе, а особей о. Матыкиль — к аляскинско-камчатско-сахалинской (берингийской) кладе этого вида. У полёвок о-вов Спафарьева и Матыкиль преобладает один уникальный для каждого о-ва вариант, а два других *cytb*-гаплотипа, отличных от него 1-2 заменами, встречаются у единичных экземпляров. По-видимому, это результат эффекта основателя, мутаций и дрейфа генов.

О-ва Талан и Недоразумения населены особями, относящимися к различным генетическим субкладам. Это можно объяснить присутствием на отделившейся от континента островной территории полёвок различных материнских сублиний.

Генетические дистанции между исследованными популяциями, найденные методом попарной дифференциации, показали высоко достоверные различия ( $P = 0,0000 \pm 0,0000$ ) между островными популяциями.

Закключение: Впервые на основе комплексного анализа маркеров митохондриального (участок гена *cytb*) и ядерного (аллозимные локусы) геномов исследованы изолированные островные популяции красной полёвки Северного Приохотья. Найдено, что генофонды островных популяций уникальны. Филогенетический анализ показал происхождение популяции красной полёвки о. Матыкиль от особей этого вида первой волны заселения Берингии. Первичная колонизация о. Сахалина, п-ова Камчатки и Аляски прошла 55 тыс. лет назад (Iwasa et al., 2002). Последующее оледенение способствовало исчезновению полёвок берингийской генетической клады в Северном Приохотье, её представители сохранились только в рефугиуме на о. Матыкиль.

Вторая волна восточной клады красной полёвки заселила Северное Приохотье 25 тыс. лет назад (Iwasa et al., 2002). В то время территории о-вов Спафарьева, Талан и Недоразумения были частью континента (Велижанин, 1976). Впоследствии, уровень моря после таяния ледников повысился, острова обособились от континента и популяции красной полёвки этих территорий были изолированы. Микроэволюционные процессы в островных популяциях красной полёвки протекали в дальнейшем независимо, что привело к высокой степени генетических различий между их генофондами.

Красная полёвка о. Матыкиль обладает наибольшими отличиями, как самая древняя среди изученных островных популяций Северного Приохотья. Представители этой группы имеют и морфологические особенности (Докучаев и др., 2002). Длительное, порядка 10 тыс. лет, изолированное существование красной полёвки на остальных островах оказалось достаточным для формирования уникальных генофондов этих популяций.

*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 09-04-00035-а, 12-04-00018а и ДВО РАН № 03-3-А-06-060, № 04-3-А-06-027, № 06-3-В-06-219.*



## ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛЕВОЙ МЫШИ ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ: СРАВНЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО РАЗОБЩЕННЫХ МАТЕРИКОВЫХ И ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Фрисман Л. В.<sup>1</sup>, Шереметьева И. Н.<sup>2</sup>, Богданов А. С.<sup>3</sup>,  
Картавцева И. В.<sup>2</sup>, Павленко М. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,  
Россия, Биробиджан, 679000

<sup>2</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии ДВО РАН, Россия, Владивосток, 690022

<sup>3</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: l.frisman@mail.ru

Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) заселяет обширную территорию от Центральной Европы до Тихоокеанского побережья Азии. Материковая часть ареала подразделена на два изолированных фрагмента; зона их дизъюнкции проходит по Забайкалью. Западный изолят объединяет европейские, казахстанские и западно-сибирские популяции, а восточный изолят — популяции Дальнего Востока России, Кореи и восточного Китая. Обитает полевая мышь и на ряде Тихоокеанских островов, в том числе, на островах залива Петра Великого в Японском море. Обширность ареала и его фрагментарность предполагают возможность дифференциации изолятов. Исследование генетической изменчивости и дифференциации данного вида было целью настоящей работы. В качестве маркеров генетической дифференциации мы использовали пять микросателлитных локусов: GTTDS8, GATAE10A, CAA2A, GTTF9A и GSADT7S. Условия амплификации и праймеры взяты из работы Маковой с соавторами (Макова et al., 1998). Аллельный состав локусов определяли методом фрагментного анализа денатурированных ампликонов на генетическом анализаторе AB-3500. В работе рассматриваются аллели, различающиеся только числом повторов. Задачи исследования:

1) определение аллельного разнообразия по рассматриваемым генетическим маркерам;

2) сравнение генетической дифференциации западного и восточного материковых изолятов;

3) сравнение уровня генетической дифференциации островных и материковых изолятов.

Общее число исследованных особей равно 291 (западный изолят — 60; материковая часть восточного изолята — 171, острова — 60 экз.). Выборки в пределах западного изолята собраны на территории шести регионов Европейской части России (Белгородская, Самарская, Курская, Рязанская области, Краснодарский край, Кабардино-Балкария; суммарно 30 экз.), четырёх западно-сибирских регионов (Омская, Новосибирская области, Алтайский край, Республика Алтай — 23 экз.) и двух регионов Казахстана (Восточно-Казахстанская и Алма-Атинская области — 7 экз.). Восточный изолят представлен тремя локалитетами территории Среднего Приамурья — суммарно 68 экз. и четырьмя локалитетами в материковой части Приморского края — 103 экз. Кроме того, рассматриваются популяции двух островов залива Петра Великого — 60 экз.).

Внутривидовая изменчивость. В общей выборке 291 экз. для пяти микросателлитных локусов было обнаружено 63 аллеля, 32 из которых представлены в обоих изолятах. Локус GTTDS8 оказался мономорфным во всех популяциях кроме локалитета «Хасан», где с частотой 0,04 обнаружен второй аллель. Оставшиеся четыре локуса оказались высоко полиморфными с более чем 10 аллелей для каждого из них. Полиморфизм по этим локусам выявлен во всех локалитетах.

Сравнение западного и восточного материковых изолятов. Высокая полиморфность четырёх из пяти указанных маркеров не позволяет получить объективную информацию при сравнении малочисленных локальных выборок, поэтому они были объединены в четыре географические группы: «Восточная Европа», «Западная Сибирь+ Казахстан» для западного изолята и «Приамурье», «Приморье» для восточного изолята. Каждая географическая группа включала по 30 особей. Аллельное разнообразие в западном изоляте ниже, чем в восточном. В выборках западного изолята было обнаружено 36 аллелей, а в выборках восточного изолята — 50. Уникальными для западного изолята оказались 4 аллеля, а для восточного — 18. Полученные результаты подтверждают направленность экспансии полевой мыши с востока на запад, которая, согласно палеон-

тологическим данным, могла произойти в конце последнего ледникового периода (Aguilar et al., 2008) и согласуются с гипотезами, обсуждаемыми в работах по анализу изменчивости митохондриального генома (Suzuki et al., 2008; Sakka et al., 2010; Koh et al., 2014). Произошедшая впоследствии изоляция западной и восточной популяционных группировок лишь слегка обозначила их генетическую дифференциацию по рассматриваемым микросателлитным маркерам. Показана высокая близость объединенных выборок внутри каждого материкового изолята ( $D_{Nei1978} < 0,06$ ) и несколько больший уровень генетической дифференциации между западным и восточным изолятами ( $D_{Nei1978} 0,094—0,131$ ).

Сравнение материковых и островных популяций. В анализ включены 5 материковых популяций (две из Приамурья — «Известковый» и «Зея», три из Приморья — «Ханка», «Кневичи» и «Хасан») и 2 островные (с о-ва «Большой Пелес» и о-ва «Русский»). Во всех популяциях (кроме «Хасан») исследовано по 30 экз. Число аллелей в материковых популяциях оказалось выше, чем в островных. Для четырёх высокополиморфных локусов в материковых популяциях было обнаружено от 8 до 11 (в среднем 9,6) аллелей на локус. В островных популяциях — от 3 до 8, (в среднем 4,9) аллелей на локус. Наименьшее количество аллелей обнаружено в популяции острова «Большой Пелес» (3–7, в среднем 4,2). Наибольшее генетическое сходство установлено внутри групп популяций «Приамурье» и «Приморье» ( $D_{Nei1978} < 0,06$ ). Несколько ниже сходство между популяциями этих групп ( $D_{Nei1978} 0,074—0,092$ ). Островные популяции более значительно различаются как между собой, так и с континентальными ( $D_{Nei1978} 0,109—0,382$ ).

Итак, анализ микросателлитов полевой мыши показал сходство географически близких популяций, умеренные различия между популяциями материковых изолятов и более высокое отличие островных изолятов, что предполагает значимость дрейфа генов при формировании их генетической структуры.

*Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 15-04-04871 и гранта № 15-I-6-049 программы фундаментальных научных исследований «Дальний Восток».*

Секция  
ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
И АДАПТАЦИЯ

Стеновые доклады

ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ КСЕРОФИЛЬНОГО  
МОЛЛЮСКА *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836)  
ЗА ПРЕДЕЛАМИ НАТИВНОГО АРЕАЛА

Адамова В. В.

Белгородский государственный национальный  
исследовательский университет,  
Россия, Белгород, 308015  
E-mail: vla3140@yandex.ru

Наземный моллюск *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1836) населяет открытые степные биотопы Крыма, Кавказа и Малой Азии. В последние годы довольно часто встречаются новые находки *X. derbentina* за пределами естественного ареала. Наиболее вероятно, занос и непреднамеренная интродукция моллюска обусловлены транспортными потоками, связывающими указанные регионы с северными и западными областями. На территории юга Среднерусской возвышенности изучаемый вид обнаружен в черте г. Белгорода, в промышленной зоне. С 2014 г. ведётся мониторинг колонии, локализованной в окрестностях мелового карьера. Отмечена довольно высокая плотность популяции (148,8 особей на 1 м<sup>2</sup>) и преобладание молодых особей. Также в последние два года обнаружены две новые колонии моллюска, в радиусе 2 км от первичной инвазивной популяции. Генетическая структура адвентивной популяции *X. derbentina* изучена на основе данных, полученных методом гель-электрофореза аллозимов. Для сопоставления результатов использовались выборки из естественного ареала (п-ов Крым). Было выделено девять зон активности неспецифических эстераз, из которых полиморфными оказались два мономерных локуса: EST3 (с тремя аллелями) и EST9 (с тремя аллелями). Также выделены два полиморфных локуса димерной супероксиддисмутазы SOD7 и

SOD8 с двумя аллелями и димерный локус малатдегидрогеназы MDH2 с тремя аллелями. Белгородская популяция характеризуется крайне низким полиморфизмом — из всех используемых локусов лишь два (EST9 и MDH2) оказались полиморфными. При этом у крымских популяций не обнаружено ни одного мономорфного локуса. Подобное смещение аллельного разнообразия в адвентивной популяции может быть проявлением эффекта основателя.

Во всех исследуемых группах значения коэффициента инбридинга ( $F$ ) оказались не высокими. В то же время значения данного показателя варьировали для различных локусов. Так, максимальное значение отмечено у белгородской популяции в локусе EST3 ( $F=1,00$ ), в то время как коэффициент инбридинга принимал отрицательные значения в локусах EST9 ( $-0,181$ ) и MDH2 ( $-0,818$ ) ввиду избытка гетерозигот.

Согласно результатам кластерного анализа, проведенного с помощью невзвешенного парно-группового метода (UPGMA) на основе матрицы генетических расстояний по Ней, исследованные группы распределяются по двум кластерам. Белгородская группа оказалась удалена от крымских популяций. Однако небольшое количество выборок не позволяет проверить происхождение инвазивной колонии. Наиболее вероятным представляется относительно близкое родство исследуемых крымских популяций.

Таким образом, высокая численность и преобладание молодых особей служат показателем успешного освоения новой территории адвентивным видом. В то же время генетическая мономорфность инвазивной колонии, не характерная для популяций из естественного ареала, не позволяет однозначно судить об инвазивном потенциале *X. derbentina* в условиях юга Среднерусской возвышенности.

## ХАРАКТЕРИСТИКА АЛЛЕЛОФОНДА СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ (*Rangifer tarandus*) ПО ЛОКУСАМ мтДНК

Бардуков Н. В.<sup>1</sup>, Костюнина О. В.<sup>1</sup>, Харзинова В. Р.<sup>1</sup>,  
Охлопков И. М.<sup>2</sup>, Брем Г.<sup>3</sup>, Зиновьева Н. А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт животноводства  
имени академика Л. К. Эрнста, Россия, Дубровицы, 142132

<sup>2</sup>Институт биологических проблем криолитозоны  
Сибирского отделения РАН, Россия, Якутск, 677891

<sup>3</sup>Исследовательский институт биотехнологии, Австрия, г. Тульн  
E-mail: bardukv-nikolajj@mail.ru

Северный олень (*Rangifer tarandus*) является важным промысловым и сельскохозяйственным видом животных на территории Крайнего Севера России. С XX века динамика численности диких популяций этого вида неустойчива вследствие сильного антропогенного воздействия, что создаёт риск потери генетического разнообразия — необходимого фактора для нормального существования диких популяций, а также резерва ценных редких аллелей генов, которые могут быть использованы для улучшения продуктивных или адаптивных качеств той или иной породы северного оленя при скрещивании её представителей с дикими животными. Для предотвращения снижения уровня генетического разнообразия необходимо проводить мониторинг генетической структуры существующих пород северного оленя и диких популяций этого вида. В этой связи нами был выполнен анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b и локуса D-петли более 100 представителей вида *Rangifer tarandus*, относящихся к разным породам и диким популяциям, обитающим в различных районах Якутии. Всего в секвенированных последовательностях гипервариабельного локуса D-петли было найдено 48 нуклеотидных замен, в последовательностях гена цитохрома b — 20. По данным нуклеотидного полиморфизма локусов D-петли и гена цитохрома b были выстроены филогенетические взаимоотношения между дикими и одомашненными представителями вида *Rangifer tarandus*. Полученные результаты секвенирования двух локусов митохондриальной ДНК свидетельствуют о выра-

женных отличиях генетической структуры и наличии уникальных гаплогрупп у пород и диких популяций северного оленя.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРЁХ ИЗОЛЯТОВ МУЙСКОЙ ПОЛЁВКИ

Васильева Т. В.<sup>1</sup>, Шереметьева И. Н.<sup>1</sup>, Картавцева И. В.<sup>1</sup>,  
Голенищев Ф. Н.<sup>2</sup>, Моролдоев И. В.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия  
наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Россия, Владивосток, 690022

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН,  
Россия, Санкт-Петербург, 1990343

<sup>3</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091  
E-mail: tatjana\_4891@mail.ru

В 1978 году описан новый вид — муйская полёвка (*Alexandromys* (= *Microtus*) *tujanensis* Orlov et Kovalskaya, 1978) и до недавнего времени он был известен только из места первоописания: окрестностей с. Муя Баунтовского р-на (Муйская котловина) респ. Бурятия. Муйская полёвка входит в группу видов *taximowiczii* наряду с эворонской полёвкой (*A. evoronensis*) и полёвкой Максимовича (*A. taximowiczii*). На основании морфологических признаков данные виды не отличаются, что затрудняет видовую диагностику в полевых условиях. Для установления таксономического положения наиболее эффективными в таких случаях являются кариотипический метод и анализ ДНК. Тем не менее, следует отметить, что муйская полёвка является хромосомно полиморфным видом (Мейер и др., 1996).

В 2015 г. опубликованы данные, согласно которым в Бурятии *A. tujanensis* обнаружена также в Джергинском заповеднике (Баргузинская котловина) и в окрестностях оз. Баунт (Баунтовская котловина). По количеству хромосом и последовательности *cytb* мтДНК отловленные муйские полёвки из Баунтовской котловины соответствовали

первоописанию (Муйская котловина), тогда как полёвки Джергинского заповедника отличались, по крайней мере, по семи сайтам (Голенищев и др., 2015).

Нами был исследован другой участок мтДНК — контрольный регион (55 образцов тканей муйской полёвки, включая тех, для которых ранее был проанализирован ген *cytb* мтДНК) из трёх указанных местобитаний. Для сравнения использованы зарегистрированные в ГенБанке последовательности контрольного региона мтДНК полёвки Максимовича, полёвки-экономки и дальневосточной полёвки. По результатам исследования нуклеотидных последовательностей проведён филогенетический анализ. Все образцы разделились на три кластера, соответствующие местам обитания трёх популяций: Муйская, Баргузинская и Баунтовская котловины. Генетические дистанции между изолятами составили от  $0,0166 \pm 0,0041$  до  $0,0183 \pm 0,0041$ . При этом между географически близкими популяциями из окрестностей оз. Баунт и из Джергинского заповедника дистанции были ниже, а популяция из окрестностей пос. Таксимо (близ места первоописания) характеризовалась большими дистанциями по отношению к двум другим кластерам. Кроме того, данная клада (Таксимо) отличалась более высоким внутривидовым разнообразием (парные генетические дистанции в среднем составили  $0,0059 \pm 0,0015$ , что превышало значения для изолятов из Баргузинской и Баунтовской котловин:  $0,0017 \pm 0,0006$  и  $0,0017 \pm 0,0008$  соответственно).

Таким образом, при помощи исследования контрольного региона мтДНК показана дифференциация трёх географических популяций муйской полёвки. Возможные пути заселения этих территорий обсуждаются.

*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ: 12-04-00662а и 15-04-03871.*



**ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКОГО  
РАЗНООБРАЗИЯ В ПОПУЛЯЦИИ ОДНОПОЛЫХ  
(ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ) ЯЩЕРИЦ  
*Darevskia armeniaca*, ПЕРЕСЕЛЕННЫХ  
ИЗ АРМЕНИИ В УКРАИНУ**

Гирнык А. Е.<sup>1</sup>, Вергун А. А.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии гена РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup> Московский педагогический государственный университет,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: nasstenochka@mail.ru

Изменение фенотипических и генотипических характеристик животных под воздействием новых условий существования представляет большой научный интерес, в частности, для понимания начальных этапов дивергенции и видообразования. Преднамеренная интродукция животных с известным началом эксперимента позволяет соотнести во времени любые изменения, происходящие в популяции. В этом отношении особенно перспективно изучение земноводных и пресмыкающихся, которые имеют повышенную реакцию на многие факторы среды, относительно малоподвижны и привязаны к местам своего обитания. Таким уникальным объектом являются партеногенетические виды животных с клональным типом наследования, поскольку у них легче детектировать возможные генетические изменения при воздействии новых факторов внешней среды. Эксперимент по ассимиляции партеногенетического вида ящериц *D. armeniaca* в новых условиях обитания был поставлен в 1963 году И. С. Даревским и Н. Н. Щербаком, которые интродуцировали 129 особей из популяции Семёновский перевал Армении в Житомирскую область Украины, в каньон реки Тетерев. Несмотря на гибель большей части переселенцев в период первой зимовки, к 1998 году популяция успешно восстановилась в численности, и ареал перемещённой популяции увеличился примерно в 10 раз. В данной работе представлены данные по генотипированию ящериц *D. armeniaca* исходной популяции (Семёновский перевал, Армения,  $n = 8$ ) и переселённой в Украину популяции ( $n = 16$ ), используя клониро-

ванные локусы, содержащие микросателлитные ДНК. С помощью монолокусной ПЦР (с последующим клонированием и секвенированием продуктов амплификации) было выявлено 12 аллельных вариантов четырех локусов, которые отличаются по структуре микросателлитов и по однонуклеотидным вариациям — SNVs (single nucleotide variations), расположенным на фиксированных расстояниях от микросателлитного кластера и образующих различные сочетания — гаплотипы, характерные для определенных аллелей. Украинская популяция отражает более высокое аллельное разнообразие, в частности, появление аллелей Du215-1 у трех особей, Du323-1 у двух особей и Du47G-1 у одной особи. По сочетанию аллелей четырех микросателлитных локусов были установлены индивидуальные генотипы для всех особей обеих популяций. Всего было детектировано 7 генотипов. Особи с идентичными генотипами формируют отдельные клональные линии. Генотипы 1 и 2 были выявлены как в исходной популяции Семёновский перевал, так и в перемещённой украинской популяции, но в разных соотношениях. Генотипы 3-5 и 7 встречаются только в интродуцированной популяции, что, видимо, является отражением процесса, приводящего к возникновению *de novo* мутантных аллелей. Генотип 6 встречается только в популяции Семёновский перевал, что может быть связано с эффектом «горлышка бутылки», которое испытала интродуцированная популяция. Таким образом, украинская популяция демонстрирует выраженные процессы генетической дифференциации, заключающиеся в появлении новых генотипов и изменении соотношения генотипов, унаследованных от исходной армянской популяции. Полученные результаты свидетельствуют о наличии генотипических различий между исходной и интродуцированной популяциями. Такие изменения в генотипической (клональной) структуре интродуцентов, по-видимому, связаны со специфическими условиями развития этой популяции, в частности, погодных факторов, особенностей зимовки и различных факторов воздействия человека. Однако необходимы новые исследования с использованием более многочисленных выборок популяций и привлечением новых микросателлитсодержащих локусов.

*Работа по определению полиморфизма локусов поддержана грантом РНФ № 14-14-00832; характеристика генотипов выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00396.*

## АМФИБИИ И РЕПТИЛИИ В УСЛОВИЯХ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОГО ОРБИТАЛЬНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

Гулимова В. И.<sup>1</sup>, Барабанов В. М.<sup>1</sup>, Прощина А. Е.<sup>1</sup>, Харламова А. С.<sup>1</sup>,  
Бердиев Р. К.<sup>2</sup>, Бесова Н. В.<sup>1</sup>, Макаров А. Н.<sup>1</sup>, Савельев С. В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт морфологии человека РАМН,  
Россия, Москва, 117209

<sup>2</sup>Учебно-научный центр по реабилитации диких животных  
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119899  
E-mail: gulimova@yandex.ru

Исследования низших и высших позвоночных в качестве модельных объектов для продолжительных орбитальных экспериментов на непилотируемых космических аппаратах (НКА) проводятся нами с 1987 года. Основное внимание уделялось влиянию факторов космического полёта на нервную систему (НС), периферические анализаторы (ПА), минеральный обмен, кости скелета, развитие и поведение животных. Объектами наших исследований были личинки шпорцевых лягушек (*Xenopus laevis*, Daudin, 1802), взрослые иглистые (ребристые) тритоны (*Pleurodeles waltl*, Michahelles, 1830), хрящепалые гекконы (*Chondrodactylus turneri*, Gray, 1864) (ХГ) и фельзумы украшенные (*Phelsuma ornata*, Gray, 1825). Продолжительность экспериментов на НКА составляла от 11,5 до 44,5 суток. Установлено, что при развитии амфибий в невесомости стимулируется формирование отростков нейронов, увеличивается площадь поверхности сосудистого сплетения и замедляется развитие ПА. Доказан эндогенный контроль симметрии развития головного мозга, не зависящий от гравитации. У взрослых иглистых тритонов из полётной группы выявлена гипертрофия ультимобранхиальной железы (УБЖ) и активная секреция кальцитонина — при том, что в ряде случаев происходит кальцификация УБЖ, препятствующая транспорту кальцитонина к органам-мишеням. Также у взрослых тритонов после 2-недельного полёта найдена деминерализация, наиболее выраженная в хрящах висцерального скелета и скелете конечностей, тогда как у ХГ не обнаружено зна-

чимых изменений скелета по сравнению с контролем даже после 30-суточного космического эксперимента. Большую часть времени полёта ХГ сохраняли прикреплённое положение, демонстрировали нормальную локомоцию, линьку, социальное, пищевое и исследовательское поведение. Разработанный нами способ маркировки гекконов, сохраняющейся при линьке, позволил проследить индивидуальную вариабельность поведения ХГ в орбитальном эксперименте. Одним из признаков успешной адаптации ХГ к невесомости является впервые описанное нами объектное игровое поведение (Varabanov et al., 2015). Видеозаписи позволили проанализировать реакцию ХГ на флотации и обнаружить рефлекс вентрального выброса лап. При гистологическом и иммуногистохимическом исследовании головного мозга ХГ выявлены неспецифические изменения клеток Пуркиньи, свидетельствующие об усилении функциональной нагрузки на эти клетки в состоянии невесомости, которые могут быть вызваны как адаптацией вестибулярной системы, так и обучением гекконов в непривычных условиях. В целом способности адаптироваться к невесомости у ХГ были выражены лучше, чем у фельзум украшенных. Полученные результаты подтверждают, что адаптивные реакции на невесомость у животных разных видов во многом определяются их экологическими и филогенетическими особенностями (Wassersug et al., 2005). Не все эволюционные приобретения оказываются эффективными в длительных полётных экспериментах, однако такие исследования позволяют обнаружить закономерности, которые крайне трудно или невозможно выявить в обычных условиях, а также оценить роль гравитации в эволюции наземных позвоночных.

*Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-00815).*

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗАЙЦА-РУСАКА ЮЖНЫХ РЕГИОНОВ РФ

Ерофеева Е. В.<sup>1</sup>, Артеменков Д. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Российский государственный аграрный университет МСХА  
им. К. А. Тимирязева,  
Россия, Москва, 127550

<sup>2</sup>МСОО Московское общество охотников и рыболовов,  
Россия, Москва, 119311  
E-mail: *canis92@mail.ru*

Заяц-русак (*Lepus europaeus*) — широко распространённый ресурсный вид, объект спортивной и любительской охоты, с обширным ареалом в РФ, но современные данные о нём крайне ограничены. Использовали пробы (n=127) зайцев-русаков из двух разделённых популяций Юга России, добытых двумя разными способами (ружейный отстрел и отлов борзыми). Проведён анализ фенотипической изменчивости (размерной, половозрастной, морфометрической) и физиологического состояния особей с применением стандартных (индексы величин почечной капсулы, селезёнки) и инновационных методов (количество элементов поверхностной микробиоты), и описание гельминтофауны. Установлены различия изменчивости между выборками зайцев, добытых разными способами. Они включают массу тела, половозрастной состав, некоторые особенности формы черепа, физиологическое состояние. Сформулирована гипотеза о необходимости использования двух методов изъятия для характеристики популяционной изменчивости зайца-русака. Полученные результаты имеют значение для фундаментальных исследований по популяционной изменчивости.

## **ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТАБИЛЬНОСТИ И ПРОЦЕССОВ АДАПТАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ ПОЛЕССКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО РАДИАЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

**Кадукова Е. М., Сушко С. Н.**

*Институт радиобиологии НАН Беларуси, Гомель, 246007*

*E-mail: helena.kad@mail.ru*

Принявшие глобальные масштабы радиоактивное и химическое загрязнения, и увеличение природного радиационного фона признаны одними из важнейших негативных изменений современной биосферы. Радиоактивные элементы вовлекаются в биогеохимические циклы с формированием техногенных биогеохимических провинций, одной из которых является территория Полесского государственного радиационно-экологического заповедника (ПГРЭЗ), созданного в Беларуси после аварии на Чернобыльской АЭС.

Важнейшим звеном в определении изменений природной среды является наблюдение за её состоянием, которое охватывает не только контроль источников загрязнений, но и исследования реакции биологических систем на эти воздействия. При оценке состояния природной среды определенная роль отводится биоиндикации. Одним из универсальных объектов её является многовидовая группа мышевидных грызунов, играющих важную ценотическую роль в экосистемах и отличающихся чувствительностью к изменениям среды. Биологические особенности *Micro mammalia* (широкое распространение, высокое видовое разнообразие, интенсивный обмен веществ, значительная удельная биомасса, экстенсивный тип освоения территории и ресурсов) соответствуют требованиям мониторинга загрязнений, в том числе и радиоактивных.

Изучение особенностей биологии популяций позвоночных в измененных экосистемах представляет несомненный интерес с позиций выяснения их адаптационных возможностей в условиях изменяющейся под воздействием антропогенной деятельности среды обитания.

Данная работа проводится по заданию «Оценить уровень цитогенетических и биохимических нарушений у животных в условиях

радиоактивного загрязнения» Государственной программы по преодолению последствий катастрофы на Чернобыльской АЭС на 2011—2015 годы и на период до 2020 года. Её целью является оценка состояния популяций мышевидных грызунов видов *Clethrionomys glareolus* (рыжая полёвка), *Sylviaemus flavicollis* (желтогорлая мышь), *Apodemus agraris* (мышь полевая), обитающих в условиях повышенной радиоактивности на территории ПГРЭЗ, через 30 лет после аварии на ЧАЭС. Отлов животных проводился на участках ПГРЭЗ, характеризующихся различной плотностью загрязнения изотопами  $^{137}\text{Cs}$ , а также  $^{239,240}\text{Pu}$  и  $^{241}\text{Am}$ , средние значения мощности экспозиционной дозы по  $^{137}\text{Cs}$  на которых составили от 3,23 до 5,32 мкЗв/ч. Всех животных взвешивали, проводили измерения активности  $^{137}\text{Cs}$  во всем теле на гамма-спектрометрическом комплексе ORTEC GEM 40200B. Проводился комплекс морфофизиологических (исследование интерьерных и экстерьерных параметров), гематологических показателей и цитогенетических (определение частоты полихроматофильных эритроцитов (ПХЭ) с микроядрами в костном мозге грызунов) исследований. В качестве групп сравнения использовали мышевидных грызунов аналогичных видов, отловленных в Гомельском районе на территориях с уровнем экспозиционной дозы в пределах нормы.

По нашим данным, через 30 лет после аварии на ЧАЭС по степени убывания удельной активности  $^{137}\text{Cs}$  в теле виды исследованных грызунов располагаются в следующей последовательности: полевая мышь — желтогорлая мышь — рыжая полёвка.

Считается, что морфофункциональные адаптации мелких млекопитающих к техногенному прессу носят сложный характер, а косвенным свидетельством изменения и нарушения физиологических процессов при этом является относительная масса внутренних органов, функции которых связаны с обменом веществ и энергии в организме, таких как надпочечники, печень, селезенка, почки, сердце, семенники. В нормальных естественных условиях животные затрачивают минимальные ресурсы организма для обеспечения энергетического баланса. В условиях же техногенного пресса индексы ряда органов, как правило, имеют более высокие значения, что указывает на более интенсивный уровень метаболизма и мобилизацию внутренних резервов. По нашим данным, у полевых мышей, обитающих на территории ПГРЭЗ, по сравнению с уровнем контроля

индекс сердца снижался от 21,5 ( $p < 0,0011$ ) до 22,7 % ( $p < 0,000853$ ) на участках с разным уровнем загрязненности. У рыжих полевок с аналогичных территорий индекс почек повышался на 39,3 % ( $p < 0,0031$ ), а индекс печени — от 19,9 ( $p < 0,038$ ) до 38,3 % по сравнению с уровнем контроля.

Исследования медико-биологических аспектов действия повышенных уровней радиоактивности в природной среде на мелких млекопитающих, проведенные коллективами ученых в зоне Ухтинского радиоэкологического полигона, на территории Восточно-Уральского радиационного следа, в 30-километровой зоне аварии на ЧАЭС, показало, что наиболее распространенным типом функционального ответа видов на изменения реакции среды является изменение размеров тела. Для оценки состояния грызунов использовался стандартный для экологии набор экстерьерных признаков (масса и длина тела, а также длина хвоста, ступни, высота уха). Через 30 лет после аварии на ЧАЭС у полевых мышей и у рыжих полёвок отмечалось статистически достоверное снижение длины стопы, у последних также наблюдалась тенденция к снижению размеров тела.

При анализе параметров системы крови мышевидных грызунов не было установлено достоверных различий в количестве клеток белой крови, в то же время претерпевали изменения соотношения клеток белой крови, т. е. её качественный состав.

Определение средних величин количества микроядер в ПХЭ костного мозга показало: у желтогорлых мышей количество микроядер повысилось в 4,85 раз, у рыжих полёвок – 4,3 раза по сравнению с уровнями нарушений у контрольных животных.

Изучение последствий хронического облучения природных популяций животных показывает, что мелкие млекопитающие, обитающие в условиях повышенного радиационного фона, обладают большей радиорезистентностью, чем популяции того же вида из мест с нормальным гамма-фоном.



## **ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ДОМЕСТИЦИРОВАННЫХ ВИДОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ SNP ГЕНОВ-КАНДИДАТОВ НА ПРИМЕРЕ ВИДА *Bos taurus***

**Лазебная И. В.**

*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,*

*Россия, Москва, 119991*

*E-mail: Lazebnaya@mail.ru*

Одомашнивание крупного рогатого скота вида *Bos taurus* L. произошло около 10 тысяч лет назад (Edwards et al. 2007; Bollongino et al. 2012). Селекция, начавшаяся с отбора не агрессивно настроенных к человеку животных, способных жить в неволе, продолжилась отбором по показателям здоровья, количественным и качественным селекционно и экономически ценным признакам, включающим в себя размер и качество полученных шкур; количество, состав и объём надаиваемого молока; скорость набора веса, а также отбор на устойчивость к копытной гнили, невосприимчивость к вирусу лейкоза крупного рогатого скота, малярийному плазмодию, трипаносомам и т.д. В настоящее время мы имеем дело с результатом длительной работы по созданию специализированных высокопродуктивных пород крупного рогатого скота нескольких направлений использования: молочного, мясо-молочного, молочно-мясного и мясного, и часто менее продуктивных разводимых локально пород, однако хорошо адаптированных к местным условиям: климатическим, обилию паразитических насекомых и кормовой базе. Учитывая многообразие существующих пород, их разное региональное происхождение и принадлежность к одному из подвидов *B. taurus taurus* или *B. taurus indicus*, можно ожидать и значительного внутривидового разнообразия на уровне молекулярных маркеров. Исследование белкового полиморфизма в свое время внесло огромный вклад в получение оценок внутривидовой изменчивости крупного рогатого скота. ДНК-маркеры разного типа позволяют сформировать более глубокое представление об изменчивости генома. Филогенетические связи и происхождение пород крупного рогатого скота из Европы, Азии, Африки, Японии, в том числе и с использованием археологических мате-

риалов, оценены на основе полиморфизма мтДНК (Mannen et al., 2004; Achilli et al. 2008, Stock & Gifford-Gonzalez 2013). Полилокусные ДНК-маркеры, AFLP и ISSR (Моджтаба, 2006, Столповский, 2009) дают информацию об изменчивости относительно однородно покрывающих геном последовательностей. Безусловный интерес представляют и маркеры генов-кандидатов, поскольку могут отражать результат непрямого селекционного давления, сопутствующего отбору по количественным признакам, что важно учитывать для оценки внутривидовой изменчивости и исключения инбридинга. Поскольку влияние аллелей конкретных генов на селекционно-ценные признаки установлено недавно относительно времени применения традиционной селекции, то можно считать, что существующее распределение аллелей генов-кандидатов на данный момент отражает либо результат дрейфа генов, либо является следствием коррелированного ответа на отбор, проводимый традиционными методами. Несмотря на многочисленные статьи (Nanaei et al., 2013, Zambrano et al., 2010), практически отсутствуют данные об изменчивости на разных уровнях внутривидовой организации.

Целью настоящей работы является оценка внутри- и межпородной изменчивости у domesticiрованного вида *Bos taurus* L. на основе SNP генов-кандидатов для выявления характера внутривидовой дифференциации. Нашей задачей являлось проведение масштабного анализа собственных данных, а также данных других авторов, представленных в научной печати по аллельному и генотипическому полиморфизму отдельных SNP генов-кандидатов, таких как гены: гормона роста (*GH*), каппа-казеина (*CSN3*), диацилглицерол-О-аилтрансферазы-1 (*DGAT1*), транскрипционного фактора гипофиза (*Pit1*), гена главного комплекса гистосовместимости у *Bos taurus* L. *DRB3* (*BOLA-DRB3*), используемых для поиска ассоциаций с селекционно-ценными количественными признаками у различных пород крупного рогатого скота. В анализе участвовали аборигенные Европейские, Азиатские, Африканские и Среднеземноморские породы, а также трансграничные породы.

Учитывая неравномерность имеющихся данных по перечисленным маркерам для отдельных пород, численность исследованных образцов использованных для статистического анализа варьировала в зависимости от маркера в пределах 3000—8000 животных, представляющих до 29 пород.

Внутривидовая изменчивость у крупного рогатого скота, оценена на основе индекса фиксации Райта (*Fst*) по отдельным SNP генов-кандидатов, рассчитанного в программе GenAlex 6.501 (AMOVA). Установлено, что для гена *GH* (rs41923484), влияющего на показатели скорости роста и развития, на внутривидовом уровне значения *Fst* находятся в интервале от 0.000 до 0.067, на межвидовом составляет 0.390. Для гена *CSN3* (А и В-аллели, экзон 4), В-аллель которого ассоциированы с технологическими признаками молока, определяющими его пригодность для сыроварения, внутривидовый уровень *Fst* варьирует от 0.009 до 0.145, на межвидовом уровне максимально 0.600 для пары пород итальянской Maremma и бразильской Gyzerat, при этом *Fst* общее равно 0.146. Внутривидовое общее значение *Fst* для гена *DGAT1* (несинонимичная динуклеотидная замена АрА→ГрС в экзоне 8 (K232A)), влияние которого на обмен жиров в организме млекопитающих доказано, составляет в исследованных нами выборках крупного рогатого скота 0.250, межвидовое попарное *Fst* максимально достигает 0.950, общее внутривидовое значение *Fst* равно 0.150. Для гена *BOLA-DRB3*, ассоциированного с устойчивостью к вирусу лейкоза крупного рогатого скота, внутривидовая дифференциация крупного рогатого скота в значениях статистики Райта (*Fst*) составила: попарная — от 0.000 до 0.103, общая 0.045. Межвидовая дифференциация оценивается следующими значениями *Fst*: попарная варьирует от низких 0.021 до высоких 0.188, межвидовая общая 0.111.

Полученные значения общего коэффициента Райта для межвидового уровня отдельных SNP рассматриваемых генов свидетельствует о высоком уровне внутривидовой дифференциации по генам *CSN3*, *DGAT1*, *BOLA-DRB3*, при этом по гену *GH* выявлена наибольшая степень дифференциации.

Уровень внутривидовой дифференциации в целом ниже, чем межвидовой: гена *GH* — до 0.067, гена *CSN3* — до 0.145, гена *DGAT1* — до 0.250, гена *BOLA-DRB3* — 0.045 (общая оценка), однако эти значения свидетельствуют о том, что породы достаточно дифференцированы, чтобы их можно было изучать по одной выборке.

## ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *Fucus vesiculosus* L.: ГИГАНТЫ И КАРЛИКИ БЕЛОГО МОРЯ

Максимова О. В.<sup>1</sup>, Симакова У. В.<sup>1</sup>, Неретина Т. В.<sup>2</sup>,  
Кривова З. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П. П. Шишова РАН,  
Россия, Москва, 117997

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: ovmaximova@mail.ru

В Белом море обитает около 200 видов макроводорослей. Среди них особо значимое положение занимают **фукоиды** — высокоорганизованные многолетние бурые водоросли со сложным строением таллома. Все они промысловые виды, поэтому их изучению уделялось повышенное внимание, и публикации по беломорским фукоидам исчисляются сотнями. Вплоть до конца XX века считалось, что в Белом море обитает 5 видов фукоидов, среди которых самым «главным» был (и остаётся) *Fucus vesiculosus* — абсолютный доминант литоральной растительности и кодоминант сообществ верхней сублиторали. Второй по распространённости фукоид — *Ascophyllum nodosum*, обитатель нижней литорали и верхней сублиторали.

Фукус (Ф) распространён в бассейне Северной Атлантики от Баренцева моря до побережья Испании, от Балтики до Северной Каролины. Обширный ареал обусловлен исключительно высокой толерантностью к широкому спектру абиотических факторов (солёность, температура, иссушение и даже нефтяное загрязнение) и, соответственно, ярко выраженной модификационной изменчивостью. Аскофиллум (АС) более чувствителен к иссушению, солёности и загрязнению, однако и он распространён настолько широко, что во многих странах является одним из главных промысловых морских гидробионтов.

Среди множества внутривидовых таксонов (форм) Ф выделяется группа экологических форм (экад), характерная для солёных маршей: мегэкада *limicola*, ильная. Она была описана в начале XX века из Ирландии

А. Коттоном, и в течение столетия ильные экады разных фукоидов были обнаружены в морях Европы, Северной Америки, в Австралии и Новой Зеландии. И всё это время альгологи бурно дискутировали по поводу таксономического статуса и происхождения этих необычных фукоидов — преимущественно карликовых, лишённых органов прикрепления и полового размножения, активно ветвящихся и размножающихся вегетативно. В России подобные Ф были известны только для Балтики, откуда они были описаны даже раньше, чем ирландские «уродцы». В Белом море ничего подобного не находили, несмотря на более чем 200-летнюю историю изучения местной альгофлоры. Единственными представителями мегэкады были хорошо известные маршевые дериваты АС: *A. nodosum* ecad *maskaii* и ecad *scorpioides*, две бентоплейстонные формы, происхождение которых от «обычного» прикреплённого АС было давно и надёжно прослежено. Части талломов АС отрываются штормами, выносятся в марши, где они в течение нескольких месяцев трансформируются в плоские «лепёшки» тонких перепутанных «веточек», постепенно теряя способность к образованию органов размножения (рецептакул), но зато приобретая способность к размножению вегетативному. Это свойство отделённых от субстрата талломов описано для многих видов бурых и красных водорослей.

В 1996 году в эстуарии реки Чёрная и в прилежащем районе (Чернореченская губа Кандалакшского залива) нами были обнаружены сначала заросли карликовых (до 5 см) мохообразных Ф и АС среди плотных куртин высших водных растений, а также десятки своеобразных, неприкреплённых, лежащих на дне в зарослях морской травы *Zostera marina* талломов, явно принадлежащих к роду *Fucus*. Его размеры достигают 25–30 см, т.е. карликом его не назовёшь, но он много мельче обычного Ф (45–70 см). Мохообразный Ф в западной литературе сначала признавали за вариант или экаду *muscoides* обычного *Fucus vesiculosus*, затем отдельным видом *F. muscoides*, и наконец назвали его *F. cottonii* в честь первооткрывателя. Мохообразный АС никем описан не был. Ф из zostерника по жизненной форме совпадал с некоторыми другими бентоплейстонными фукоидами, однако морфологически сильно от них отличался.

Кроме мелких «ильных» фукусов, в Белом море в сублиторали на глубине до 2,5 м (на отливе) обитает фукус-гигант — до 1,8 м длиной, с шириной таллома до 4 см. Он описан как *F. vesiculosus* f. *giganteus*. Нами

показано, что он отличается от «нормального» и «ильных» фукусов не только морфологически, но и анатомически: размеры клеток эпидермального слоя различны у разных форм. Самые длинные и широкие клетки — у типичной формы, самые короткие — у *ecad vehovianus*, самые узкие — у *f. giganteus*. У всех экад присутствуют основные «тканевые» слои различного назначения и строения: эпидермис; коровый слой — активно делящийся и обеспечивающий вторичный рост; медула — проводящая ткань. Однако у прикрепленных форм (особенно у «гиганта») медулярный слой разделён на центральную и периферическую части, которые отличаются долей межклеточного вещества. У «ильных» экад этого слоя нет.

Генетический анализ (ITS-1) показал, что мохообразный АС, как и местная *ecad scorpioides*, генетически идентичны «нормальному» АС, т.е. являются его несомненными дериватами. С Ф было сложнее: все исследованные образцы относились к кластеру *Fucus vesiculosus*, к которому принадлежит несколько видов рода. Более детальное исследование с привлечением ряда иных генетических маркеров (LSU – D2/D3; rbcL-3p; COI-5p) показало, что все его экады, включая и форму *giganteus*, имеют очень высокий процент сходства — 99%. То есть, все они действительно принадлежат к одному, исключительно пластичному виду, сумевшему занять все возможные экологические ниши в беломорском побережье.

По нашему мнению, нет оснований считать мохообразный Ф самостоятельным видом, но, как и было решено ещё век назад, экадой *F. vesiculosus*. Видимо, и гигантский Ф следует считать именно экадой.

Таким образом, в Белом море по-прежнему обитает 5 видов фукоидов: *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Pelvetia canaliculata*. Для *F. vesiculosus* выявлено несколько экологических форм, резко различающихся морфологически: карликовая литоральная *ecad muscoides* (новая для Белого моря), бентоплейстонная *ecad vehovianus* (новая для науки, названная нами в честь В. Н. Вехова) и гигантская сублиторальная *ecad giganteus*. Для *A. nodosum* описана новая для науки карликовая *ecad muscoides*.

За прошедшие 20 лет «ильные» экады были обнаружены в нескольких других районах Кандалакшского залива. В месте первого нахождения мы наблюдаем расширение зарослей «карликов». Были обнаружены многочисленные и обильно плодоносящие талломы *ecad vehovianus*,

мужские и женские. В 2012 г. мы впервые нашли на о. Великий единичные плодоносящие талломы *esad muscoides* (только мужские), а впоследствии такие же талломы были найдены в эстуарии р. Чёрная и других местах. Мы нашли переходные морфотипы от *esad muscoides* к *esad vehovianus* — и наоборот и проследили *in situ* «превращение» одной экады в другую.

То есть, в Кандалакшском заливе Белого моря на наших глазах происходит активное формообразование внутри вида *F. vesiculosus*. С чем это связано — пока неясно.

## ПИЩЕВЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ И СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ У МИЦЕТОФИЛЬНЫХ ГАЛЛИЦ *Mycodiplosis pucciniae* (Diptera, Cecidomyiidae)

Малеева Ю. В.<sup>1</sup>, Ивницкий С. Б.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет, кафедра молекулярной биологии,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет, кафедра биологической эволюции,  
Россия, Москва, 119991

E-mail: yulya\_maleeva@mail.ru

*Mycodiplosis* sp. — мелкие (до 1 мм) насекомые с коротким жизненным циклом (до недели), представители одного из самых примитивных в отряде двукрылых семейства Cecidomyiidae. Мицетофагия, в целом широко распространенная у насекомых, считается исходным способом питания галлиц, сформировавшихся в околотовдных биотопах с гниющими растительными остатками. Личинки мицетофильных галлиц *Mycodiplosis puccinia* живут на спороношениях различных видов ржавчинных грибов (Basidiomycota, Heterobasidiomycetes, Uredinales), не образуя галлов, и считаются достаточно продвинутыми представителями своего семейства, приспособившимися к достаточно сухим условиям обитания.

Эти насекомые являются активными регуляторами численности фитопатогенных грибов, часто имеющих большое хозяйственное значение. Во-первых, они питаются спорами, снижая численность фитопатогена.

Во-вторых, являясь частью аэропланктона, они переносят споры с зараженного растения на здоровое, способствуя расселению фитопатогена. В-третьих, в процессе спаривания и откладки яиц на спороношения гриба взрослыми насекомыми и при питании спорами личинок эти насекомые посещают пустулы половой стадии гриба разных знаков и, перенося на себе часть спор, способствуют половой рекомбинации фитопатогена. Традиционно считалось, что для возбудителя стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis* Pers. в роли активного переносчика спор на половой стадии гриба выступают тли, привлекаемые медвяной росой, выделяемой грибом. Но наши наблюдения показывают, что даже при резком снижении численности *P. graminis*, произошедшем в Московской области после тепловой аномалии 2010 года, единичные пустулы гриба на листьях барбариса в первую очередь находят галлицы *Mycodiplosis puccinia*. В-четвёртых, обладая внешним пищеварением, личинки галлиц лизируют мицелий и споры ржавчины, обеспечивая в некоторых случаях условия для образования соматических гибридов ржавчины.

Видовой статус *Mycodiplosis* sp. до сих пор не определён. Как для представителей двукрылых, пищевая специализация на личиночной стадии галлиц очень важна для процесса видообразования, т. к. взрослые насекомые, живя всего несколько часов, не питаются. Одни авторы считают, что у них есть пищевая специализация (например, Nelson, 2013). Это важно для формирования сложных коэволюционных взаимоотношений и механизмов дифференциации вида. Другие авторы (например, Мамаев, Кривошеина, 1965) придерживаются другой точки зрения: на разных представителях ржавчинных грибов живёт один политипический вид *Mycodiplosis puccinia*. Вопрос о специализации насекомых из этой малоизученной группы по отношению к растениям-хозяевам и развивающимся на них видам-прокормителям ржавчинных грибов остаётся открытым.

Полевые и лабораторные исследования пищевой избирательности личинок галлиц по отношению к спороношениям ржавчинных грибов разных видов, проведенные в 2015—2016 годах на Звенигородской биостанции МГУ им. С. Н. Скадовского во время самостоятельных работ студентов биологического факультета МГУ 1-го курса, показали следующее.

Обилие личинок галлиц *Mycodiplosis puccinia* на листьях крапивы с *Puccinia caricis* и медуницы с *P. bromine* коррелирует со степенью



заражённости растения-хозяина этим грибом. Личинки, собранные с заражённых *P. caricis* листьев крапивы, при альтернативе выбора *P. caricis* на крапиве или *P. bromine* на медунице в условиях опыта в основном предпочитают именно свой вид гриба. Однако подсыхание листьев, старение пустул и заражение ржавчины вторичной микромицетной инфекцией приводят к выбору личинками другого предложенного вида гриба-прокормителя, находящегося в оптимальном состоянии.

Личинки галлиц в условиях эксперимента выедают бесполоую стадию урединиоспор гриба, оставляя интактными покоящиеся толстостенные телиоспоры.

Получены предварительные данные о том, что одинакова длина амплифицируемых ITS 2 спейсеров у исследованных образцов личинок галлиц с барбариса, заражённого *Puccinia graminis*, крапивы, заражённой *P. caricis*, и медуницы, заражённой *P. bromine*. Это свидетельствует о монотипности исследованных образцов *Mycodiplosis* sp. по этому молекулярному признаку. Периодическое перемешивание группировок галлиц при неблагоприятных условиях может способствовать нивелированию различий между ними.

## **ПЛАСТИЧНОСТЬ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ СЛАВОК И ПЕНОЧЕК КАК ПРЕАДАПТАЦИЯ К ОСВОЕНИЮ НОВЫХ БИОТОПОВ И РАСШИРЕНИЮ АРЕАЛОВ**

**Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В.**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН,  
Россия, Петрозаводск, 185910  
E-mail: MariaMatantseva@gmail.com*

В 2003—2016 гг. изучали территориальное поведение славок (черноголовой *Sylvia atricapilla*, садовой *S. borin*, серой *S. communis* и завирушки *S. curruca*) и пеночек (веснички *Ph. trochilus*, теньковки *Ph. collybita*, трещотки *Ph. sibilatrix* и зелёной *Ph. trochiloides*) в разных частях гнездовых ареалов в европейской части России: в Мурманской обл., Карелии, на Куршской косе Балтийского моря и в Мордовии. Территориальность

изучали методом точечного картирования территорий, маркируемых самцами посредством пения, на основе наблюдений за птицами, мечеными цветными кольцами. Территории определяли как минимальные конвексные полигоны с применением ГИС-технологий. В каждом контролируемом местообитании регистрировали локальную плотность населения птиц. Ежедневно под наблюдением находилось до 7 самцов каждого вида. За сезон контролировали до 19 территориальных и до 18 транзитных самцов каждого вида. В целом, проведено около 20 000 часов наблюдений в природе; отмечено свыше 80 000 точек, маркирующих территории; найдено 522 гнезда.

Величина плотности населения птиц в разных биотопах в местах исследований варьировала от крайне низких значений на северных пределах распространения (не ежегодное заселение) до сравнительно высоких показателей в предпочитаемых биотопах во всей зоне их регулярного гнездования. В ежегодно заселяемых районах плотность населения была максимальна в предпочитаемых биотопах и значительно ниже в менее пригодных местообитаниях. У славков показатели плотности населения при раздельном анализе предпочитаемых и менее благоприятных участков сопоставимы в центральных и северных частях ареалов, исключая их крайнюю периферию, занимаемую не ежегодно. Например, средняя плотность населения садовых славков варьировала от 0,3 до 0,4 ♂/га в предпочитаемых биотопах как в южной Карелии (север видового ареала), так и в Мордовии (центр гнездового ареала), а в менее предпочитаемых биотопах составила около 0,08 ♂/га в Карелии и 0,12 ♂/га в Мордовии. В участках исследований на крайней северной периферии гнездового ареала этого вида, в средней Карелии и на юге Мурманской области, плотность населения садовых славков не превышала 0,01 ♂/га. Максимальные показатели локальной плотности населения этих птиц отмечены в предпочитаемых биотопах Куршской косы Балтийского моря, относительно изолированных от других пригодных для гнездования местообитаний (в среднем 0,72 ♂/га). Пеночки, распределённые по районам исследований сравнительно более равномерно, тоже наиболее многочисленны в оптимальных для их видов местообитаниях.

Различия в характере формируемых территориальных структур оказались наиболее заметными также при их сопоставлении в

наиболее благоприятных (плотно заселяемых) местообитаниях и в менее привлекательных для птиц участках (заселяемых с меньшей плотностью). Для славков (черноголовой, садовой и завирушки) и пеночки-веснички была подтверждена обратная зависимость размеров территорий и среднего расстояния между соседними территориями самцов одного вида от плотности их населения (ранговая корреляция Спирмена:  $p < 0,05$ ). Наиболее компактные структуры были сформированы в самых густонаселенных участках наиболее благоприятных биотопов, имеющих ограниченную площадь (ограничены водными пространствами и нетипичными местообитаниями).

При этом в условиях очень высокой и очень низкой популяционной плотности происходила редукция территориальности: сокращение периода демонстрации территорий посредством пения, снижение активности пения, редукция агрессивности и степени защиты территорий (Лапшин, 1978, 1987, 1995, 2000; Матанцева, Симонов, 2008; 2012; Matantseva et al., 2015; новые данные). Несмотря на внешнее сходство, причины этого были различными. Редукция территориальности и пластичность территориальных структур, наблюдаемые при высокой плотности населения, по-видимому, обуславливают возможность принять участие в репродукции большему числу особей популяции. Действительно, в условиях жестких территориальных структур, несжимаемых контуров территорий и предельно малых расстояний между ними, вселение новых самцов с собственными территориями на участки с уже распределенными территориями «типичных» размеров и на «типичном» расстоянии друг от друга было бы невозможно. Однако мы неоднократно наблюдали вселение новых самцов в биотопы с уже распределёнными территориями в результате смещения этих территорий в пространстве и сокращения их размеров, а также изменения поведения птиц, в т.ч. и за счёт смены типичной территориальности системой иерархических отношений (Матанцева, 2010).

Редукция строгой территориальности в условиях очень низкой плотности населения, наблюдаемая на севере видовых ареалов, по-видимому, допустима в низко насыщенных поселениях, где столкновения и взаимное влияние друг на друга конспецифичных самцов наблюдаются реже в виду их низкой численности. Таким образом, возможная в условиях низкой социальной напряженности в разреженных северных посе-

лениях редукция территориальности, предположительно, направлена на экономию бюджета времени и энергии птиц, обитающих в сравнительно более жёстких условиях.

В итоге, на основании полученных данных можно заключить, что внутривидовые различия в территориальном поведении птиц способствуют максимальной реализации репродуктивного потенциала особей в конкретных условиях обитания, а пластичность территориального поведения является одним из механизмов адаптации птиц к обитанию в различных условиях среды, что позволяет им иметь обширные ареалы.

*Исследования проведены в рамках Программы Президиума РАН «Структура популяций и динамика фауны позвоночных в зонах нормы и пессимума ареалов, оценка состояния и основы управления» (№ г.р. 0221-2015-0004) и при поддержке РФФИ (проекты №№ 06-05-64368\_а, 12-04-31872\_мол\_а и 15-05-03493\_а).*

## **ПОЛИМОРФИЗМ ГЕНА COI МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Antimora* (Moridae, Gadiformes)**

**Орлов А. М.<sup>1,2,3,4</sup>, Орлова С. Ю.<sup>1</sup>, Волков А. А.<sup>1</sup>,  
Гордеев И. И.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии,  
Россия, Москва, 107140*

<sup>2</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071*

<sup>3</sup>*Дагестанский государственный университет,  
Россия, Махачкала, 367000*

<sup>4</sup>*Томский государственный университет,  
Россия, Томск, 634050  
E-mail: orlov@vniro.ru*

Род *Antimora* (Moridae, Gadiformes) в соответствии с современными представлениями (Small, 1981; Cohen et al., 1990) включает в себя два вида антимор — мелкочешуйную *A. microlepis* Bean, 1890 и клюворылую *A. rostrata*

(Günther, 1878). Представители рода практически повсеместно распространены в умеренных и холодных водах, отсутствуя в большей части тропических областей (исключение составляют Гвинейский залив, о-ва Зелёного мыса и северо-западное побережье Южной Америки), а также в Северном Ледовитом океане и полузамкнутых морях — Японском и Средиземном (Small, 1981; Cohen et al., 1990; Gonzalez et al., 2010). *A. microlepis* обитает в северной части Тихого океана, а *A. rostrata* населяет остальные районы Мирового океана. Оба вида ведут придонно-пелагический глубоководный образ жизни, могут формировать повышенные концентрации, вылавливаются в качестве прилова на различных промыслах донными тралами и ярусами (Iwamoto, 1975; Kulka et al., 2003; Fossen, Bergstad, 2006; Horn, Sutton, 2015) и рассматриваются в качестве перспективных промысловых объектов (Новиков, Тимохин, 2009; Новиков и др., 2010).

Таксономический состав рода *Antimora* в прошлом неоднократно подвергался пересмотру. Первоначально Гюнтером (Günther, 1878) клюворылая антимора была описана в составе подрода *Antimora* рода *Haloporphyrus* как *H. rostratus* из вод между м. Доброй Надежды и о. Кергелен. Годом позже (Goode, Bean, 1879) из северо-западной Атлантики был описан вид *Haloporphyrus viola*. В конце 1890-х гг. из вод Панамского залива Гарманом (Garman, 1899) была описана *Antimora rhina*, в первой четверти прошлого века Барнардом (Barnard, 1925) из южно-африканских вод — *Antimora australis*, а из вод Чили Пекуэньо (Pequeño, 1970) относительно недавно описал *Antimora meadi*. Все указанные выше виды в настоящее время (Eschmeyer et al., 2017) признаны младшими синонимами *A. rostrata*. Мелкочешуйная антимора *A. microlepis* была описана Бином (Bean, 1890) из вод Британской Колумбии и её валидность никогда не подвергалась сомнению.

Тем не менее, единственным морфологическим отличием обоих представителей рода *Antimora* являются число и относительная длина жаберных лепестков (Small, 1981), хотя некоторые исследователи (Kulka et al., 2003) отмечают, что по данным признакам у них отсутствует хиатус.

С развитием молекулярно-генетических методов интерес к исследованию макро- и микроэволюционных процессов у рыб значительно возрос, включая и такие глубоководные виды, как антиморы (Oyarzun et al., 1995; Roa-Varon, Orti, 2009; Smith et al., 2011; White et al., 2011). Тем не менее, единственным на сегодня результатом баркодирования обоих видов антимор с

использованием первой субъединицы гена цитохром оксидазы COI является выявление слабой межвидовой генетической дивергенции (Smith et al., 2011).

Целью данной работы является исследование полиморфизма гена COI митохондриальной ДНК двух представителей рода *Antimora* (Moridae, Gadiformes) — мелкочешуйной *A. microlepis* и клюворылой *A. rostrata* антимор на основании сборов из различных районов Мирового океана.

В качестве образцов тканей для анализа ДНК (всего 72 экз.) использовали фрагменты грудных плавников *A. microlepis* из зал. Аляска (северо-восточная часть Тихого океана, 17 экз.) и *A. rostrata* из вод юго-западной Гренландии (северо-западная Атлантика, 24 экз.), вод Австралии (юго-западная Пацифика, 6 экз.) и морей Росса, Уэдделла, Амундсена и Скоша (Антарктика, 25 экз.). Все молекулярно-генетические исследования выполняли в соответствии со стандартными методиками.

Максимальным гаплотипическим разнообразием характеризовались выборка клюворылой антиморы из вод юго-западной Гренландии (17 гаплотипов), а минимальным — её же — из австралийских вод (4 гаплотипа). В выборке клюворылой антиморы из антарктических вод обнаружено 14 гаплотипов, проба мелкочешуйной антиморы из северо-восточной Пацифики содержала 9 гаплотипов.

Следует отметить, что все четыре проанализированные выборки по составу гаплотипов существенно отличались друг от друга. В выборке *A. microlepis* массовыми гаплотипами были H4 (41 %), H5 и H7 (по 12 %). В выборках *A. rostrata* массовыми гаплотипами были H1 (13 %), H2 (17 %) и H3 (13 %) в северо-западной Атлантике, H6 и H8 (по 33 %) в водах Австралии и H1 (32 %) и H2 (20 %) в водах Антарктики. При этом в выборке *A. microlepis* выявлено 6 уникальных гаплотипов (H28, H30, H32-H35), а в выборках *A. rostrata* уникальными оказались 14 гаплотипов (H9-H19, H31, H36, P39) в северо-западной Атлантике, 2 гаплотипа (H37, H38) в австралийских водах и 11 гаплотипов в антарктических водах (H20-H27, H29, H40, H41).

Общих для выборок обеих атимор гаплотипов не выявлено. Наибольшее гаплотипическое сходство обнаружено между выборками клюворылой антиморы из северо-западной Атлантики и вод Антарктики (гаплотипы H1 и H2 — 13 % и 32 % и 17 % и 20 % соответственно). Гаплотип H6 оказался общим для выборок из вод Австралии и Антарктики (33 % и 4 % соответственно).

На основании полученных результатов можно сделать некоторые предварительные выводы. Полученные нами данные по полиморфизму гена COI свидетельствуют о наличии заметных различий между двумя видами антимор, которые не были обнаружены нашими предшественниками (Smith et al., 2011), что, вероятно, может быть связано с разными длиной или топологией исследованного участка гена COI. Максимальное галотипическое разнообразие выборки из вод юго-западной Гренландии может указывать на то, что центром возникновения вида *A. rostrata* является северная часть Атлантического океана, откуда она широко расселилась в Мировом океане. Возникновение *A. microlepis* в северной части Тихого океана может быть связано с её изоляцией, начавшейся 3,5 млн лет назад после закрытия Панамского канала и последующей смены системы течений. Большие число и относительная длина жаберных лучей у *A. microlepis*, вероятнее всего, являются следствием приспособления вида к существованию в условиях крайне низкого содержания растворённого кислорода на больших глубинах в северной Пацифики, которое на порядок ниже в сравнении с северной Атлантикой (Karstensen et al., 2008). Т.е. описанные морфологические различия можно рассматривать как внутривидовую изменчивость. Однако отсутствие общих гаплотипов у *A. rostrata* и *A. microlepis* может свидетельствовать о достаточной генетической дифференциации данных видов, которую предварительно можно рассматривать как различия подвидового уровня.

Дальнейший генетический анализ будет проведен с использованием гена COI, а также других митохондриальных и ядерных маркеров с расширением числа выборок и числа образцов в каждой выборке с целью изучения меж- и внутривидовых отношений антимор в различных частях Мирового океана.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00516.*

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ  
И ВОЗМОЖНЫЕ ИСТОЧНИКИ ФОРМИРОВАНИЯ  
АНКЛАВА ПОЛЕВОЙ МЫШИ *Apodemus agrarius*  
(Pallas, 1771) В СЕВЕРНОМ ПРИОХОТЬЕ  
(МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

**Павленко М. В.<sup>1</sup>, Переверзева В. В.<sup>2</sup>, Примаков А. А.<sup>2</sup>,  
Докучаев Н. Е.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН,  
Россия, Владивосток, 690022

<sup>2</sup>Институт биологических проблем Севера  
Дальневосточного отделения РАН,  
Россия, Магадан, 685000  
E-mail: mv\_pavlenko@mail.ru

Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), один из наиболее массовых и широко распространённых грызунов Палеарктики относится к видам, которые могут рассматриваться как модельные для анализа генетической изменчивости, дифференциации, филогеографии. Популяции юга Дальнего Востока России демонстрируют очень высокий уровень изменчивости митохондриального генома (Sakka et al., 2010; Переверзева, Павленко, 2014) и могут являться источником диверсификации разнообразия для этого вида.

Современный ареал полевой мыши представлен двумя обширными изолированными массивами (европейско-сибирско-казахстанским и дальневосточно-китайским) с классической евроазиатской дизъюнкцией, приуроченной к аридным и горным районам Внутренней Азии. В последние десятилетия отмечено расширение границ ареала на востоке: они динамичны и формируются в значительной мере под влиянием деятельности человека (Волков и др., 1979; Карасева и др., 1992; Костенко, 2000; Баженов и др. 2015). Полевую мышь рассматривают как инвазивный саморасселяющийся вид группы грызунов агрофилов (Тупикова и др., 2000; Хляп и др., 2011).

В конце прошлого столетия сформировались устойчивые интродуцированные популяции на материковой части Северо-Востока России



(Магаданская обл.), на значительном удалении от основного ареала вида, поддерживающие относительно высокое генетическое разнообразие (Примаков и др., 2004; Засыпкин и др., 2007; Докучаев и др., 2008).

Целью настоящей работы является выявление донорских популяций для полевой мыши Магаданской обл. и определение уровня генетической изменчивости этого вида в Северном Приохотье.

Полевая мышь — новый для Магаданской области вид-вселенец, успешно адаптировавшийся к условиям Северного Приохотья. Данный анклав полевой мыши, по-видимому, сформировался в конце XX столетия в результате случайного завоза. Полагаем, что полевая мышь попала в Магаданскую область, удалённую более чем на 1300 км от нативного ареала вида, с завозимыми по морю кормами для животных или иной сельскохозяйственной продукцией. Основная часть грузооборота области приходится на перевозки морским транспортом, железнодорожное сообщение отсутствует. Регулярные морские перевозки установились с начала 1930-х гг. Главным корреспондирующим направлением Магаданского морского торгового порта являются порты юга Дальнего Востока России. В настоящее время полевая мышь в Магаданской области обитает в нескольких изолированных друг от друга локальных поселениях, расположенных на разном удалении друг от друга (от 5 до 130 км) и приуроченных к населённым пунктам и их окрестностям.

У полевых мышей из 4 локальных поселений региона (Снежная Долина, Снежный, Солнечный, Талон) определена полная нуклеотидная последовательность гена цитохром *b* (*cytb*) митохондриального генома (мтДНК). У этого вида *cytb* включает 1143 пары нуклеотидов (пн) и расположен с 14127-й по 15270-ю пн мтДНК. У 80 обследованных особей в нуклеотидной последовательности *cytb* найдены в общей сложности 22 нуклеотидные замены, определяющие наличие 5 гаплотипов гена *cytb*. Полученные нуклеотидные последовательности M1–M5 депонированы в GenBank (№№ KR338982–KR338986). Для проведения филогенетического анализа, помимо собственных данных, из GenBank были взяты сведения о строении полной или частичной (880 пн нуклеотидной последовательности гена *cytb*) у 191 экземпляра полевой мыши из различных локалитетов (Serizawa et al., 2000; Liu et al., 2004; Sakka et al., 2010; Oh et al., 2013; Перверзева, Павленко, 2014; Koh et al., 2014; Kim, Park, 2015). Были отобраны

только образцы экземпляров из Приморского и Хабаровского краёв, Сибири, Китая, Казахстана и Кореи — территорий, откуда завоз полевых мышей в Магаданскую обл. наиболее вероятен.

Филогенетический анализ показал сходство строения нуклеотидных последовательностей *cytb*-гаплотипов полевых мышей из Северного Приохотья с гаплотипами особей этого вида из дальневосточно-китайской части ареала. Наиболее вероятно, что инвазия *A. agrarius* в пос. Талон произошла из Приморского края; в пос. Снежная Долина из Приморского края и Китая; в пос. Снежный и м/р-н Солнечный — из Китая. Полевые мыши, населяющие пос. Снежный и м/р-н Солнечный, имеют единое монофилетическое происхождение. Мыши, обитающие в пос. Снежная Долина, по-видимому, имеют полифилетическое происхождение. Полевые мыши из пос. Талон имеют отличное от трёх остальных поселений северо-приохотского анклава, монофилетическое происхождение. Аллозимный анализ, включающий исследование у 122 особей из трёх выборок 16 аллозимных локусов и выявивший 7 полиморфных ферментных систем, также показал, что исследованные локальные поселения *A. agrarius* Магаданской области на настоящий момент представляют собой небольшие изолированные субпопуляции.

Заключение: На основе комплексного генетического анализа маркеров митохондриального (полная последовательность гена *cytb*) и ядерного (аллозимный анализ) геномов исследована изолированная популяция (анклав) полевой мыши *Apodemus agrarius* из Северного Приохотья, сформировавшаяся в конце XX столетия в результате случайного завоза. Филогенетический анализ выявил сходство нуклеотидных последовательностей *cytb* полевых мышей из Северного Приохотья и *cytb*-гаплотипов особей этого вида из юга Дальнего Востока России и Китая как наиболее вероятных регионов-доноров. Предполагается полифилетическое происхождение отдельных локальных поселений и их принадлежность к небольшим изолированным субпопуляциям.

Юг Дальнего Востока России является уникальным регионом, который можно рассматривать как “hotspot” — горячую точку в исследовании биологического разнообразия на восточной окраине Азиатского континента. Здесь обнаружены высокий уровень генетического полиморфизма среди позвоночных животных и обширный спектр форм, представляющих

интерес для исследования генетической дифференциации, филогеографии, систематики и эволюции (Kryukov, 2010). Данная работа является еще одним свидетельством ключевого значения юга ДВ России как источника поддержания генетического разнообразия на всей обширной территории Дальневосточного региона, включая Северное Приохотье.

*Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 15-04-02668, 15-04-01418, 15-04-03871, ДВО РАН № 05-III-Г-06-107, № 15-I-6-0150*

## **АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ СИСТЕМЫ КРОВИ АМФИБИЙ К РАЗНЫМ ГИДРОХИМИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ВОДНОЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ**

**Романова Е. Б., Шаповалова К. В., Рябинина Е. С.**

*Национальный исследовательский Нижегородский  
государственный университет им. Н. И. Лобачевского,  
Россия, Нижний Новгород, 603950  
E-mail: romanova@ibbm.unn.ru*

Закономерное преобразование имеющихся адаптационных приспособлений у различных организмов (адаптациогенез), обеспечивает выживание и существование животных в условиях антропогенного стресса. Исследование иммуногематологических ответов животных на территориях, подвергающихся антропогенной нагрузке, позволяет получить информацию о конкретных путях и формах их адаптивного потенциала и входит в область исследования экологической иммунологии.

Крупный класс позвоночных — амфибии (*Amphibia*), включает три отряда: хвостатые (*Urodela*), безногие (*Apoda*), бесхвостые (*Anura*) и является объектом широкого спектра экологических исследований. Иммунная система амфибий также стала предметом растущего интереса, во-первых, с филогенетической точки зрения, в связи с познанием эволюционного становления иммунитета и, во-вторых, с сокращением в последнее время численности таксонов этих животных. Наибольшим эволюционным прогрессом в развитии иммунной системы характеризуются бесхвостые амфибии. У хвостатых имеются: тимус, костный мозг, селезенка, лимфоидная ткань кишечника, печени, почек. Лимфомиелодные

органы и ткани безногих амфибий представлены тимусом, селезенкой, лимфоидной тканью печени и почек. У бесхвостых лимфоидная система включает: тимус, костный мозг, печень, югулярные, прокоракоидные, проперикардialные, эпителиальные тела, селезенку, миндалины, почки. К настоящему времени многое известно о функционировании иммунной системы млекопитающих, гораздо менее изучены другие группы позвоночных, включая амфибий. Амфибии делают определенный прорыв в совершенствовании системы адаптивного иммунитета, что связано с их переходом от водного образа жизни к наземному и необходимости иметь защиту от новых чужеродных агентов окружающей среды. Довольно продолжительная индивидуальная жизнь амфибий, высокая численность (в том числе в нарушенных экосистемах) и привязанность к водной среде обитания делает эту группу животных одним из самых удобных объектов среди позвоночных животных в исследованиях по изучению механизмов адаптации животного мира к постоянно меняющимся условиям окружающей среды и урбанизации.

Целью работы являлось аутоэкологическое исследование иммуногематологических характеристик зелёных лягушек рода *Pelophylax*, обитающих в водоёмах Нижегородской области условно-фоновых и урбанизированных территорий.

В качестве объектов исследования использовались бесхвостые амфибии: озёрные лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и прудовые лягушки *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), обитающие в шести водоемах Нижегородской области разного гидрохимического состава. В водоемах в прибрежной зоне были отобраны пробы воды и выполнен количественный химический анализ методом спектрофотометрии. У всех особей был проведён забор крови, с последующим определением количественного содержания форменных элементов и приготовлены мазки крови для анализа доли эритроцитов с микроядрами. Анализ полученных данных проводили методами непараметрической статистики в пакете прикладных программ Statistica. За величину уровня статистической значимости принимали  $p=0,05$ .

Химический анализ воды с последующим расчётом коэффициента комплексности загрязнённости выявил различия между шести исследованными водоёмами. Большое число определённых ингредиентов

являлось загрязняющими: соединения железа, меди, марганца, хрома и нефтепродукты. Размах варьирования коэффициента комплексности составил 30,77 %. Минимальное значение коэффициента комплексности получено для торфокарьера Ситниковского заказчика (7,69 %), три водоёма урбанизированной территории (болото Круглое Дальнее, оз. Силикатное, оз. Жилново) имели одинаковое значение коэффициента комплексности загрязнённости воды равное 30,77 %. Наиболее высокое значение коэффициента получено для оз. Вторчермет (38,46 %).

При анализе цитогематологических показателей у озёрных лягушек, обитающих в более загрязнённых водоёмах, выявлено возрастание количества эритроцитов в крови по сравнению с особями условно-фоновых, менее загрязнённых водоёмов. Увеличение кислородной ёмкости крови за счёт увеличения количества эритроцитов являлось реакцией организма озёрных лягушек на постоянное существование в условиях загрязнения. Отметим, что у прудовых лягушек, обитающих в водоёмах с максимальным уровнем загрязнённости, выявлено снижение доли эритроцитов в периферической крови, что свидетельствовало об угнетении процессов кроветворения.

Общее содержание лейкоцитов в крови озёрных и прудовых лягушек возрастало с повышением уровня загрязнения среды обитания многими загрязнителями (медью, хромом, железом) и носило адаптивный характер. Анализ лейкоцитарной системы выявил качественно-количественные изменения в иммунологических показателях крови, что выражалось в снижении индекса сдвига лейкоцитов. При этом интенсифицировались специфические реакции организма (содержание лимфоцитов), на фоне достаточной активации неспецифической защитной системы крови (содержание нейтрофильных гранулоцитов и отсутствие изменений в показателе индекса ядерного сдвига между выборками).

Частота встречаемости микроядер в эритроцитах периферической крови была высокой, как у амфибий, обитающих на условно-фоновых так и урбанизированных территориях Нижегородской области. Появление микроядер могло быть следствием патологий митоза, связанных с фрагментацией хромосом в профазе и метафазе, с задержкой клеточного цикла на стадиях мета- и анафазы, вызванных ингибирующим действием на ферменты репарации ДНК или блокировка тубулина микротрубочек

веретена деления тяжелыми металлами и другими загрязнителями водной среды. Ранговый анализ вариаций исследованных показателей по Краскелу-Уоллису ( $N=30.72$ ,  $p<0.001$ ) и парное сравнение групп с использованием непараметрического критерия Дана, выявил различающиеся по степени генотоксического (мутagenного) действия выборки.

Суммируя полученные данные можно заключить, что адаптация озёрных и прудовых лягушек к постоянному существованию в условиях загрязнения, осуществляются на тканевом уровне, отражаются на показателях системы крови и имеют видоспецифическую реакцию.

## В-ХРОМОСОМЫ ВОСТОЧНОАЗИАТСКОЙ МЫШИ *Apodemus peninsulae* (Rodentia) ПРИАМУРЬЯ

Рослик Г. В., Картавцева И. В.

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты  
Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН,  
Россия, Владивосток, 690022  
E-mail: roslik\_g@mail.ru*

Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae* (Thomas, 1906) широко распространена на территории России к востоку от р. Обь в Сибири до побережья Тихого океана на Дальнем Востоке (ДВ), а также севере Монголии, Китае, Корее, о. Хоккайдо Японии (Громов, Ербаева, 1995). Исследования вида на Дальнем Востоке вызывают затруднения из-за его спорной подвидовой таксономии — разными исследователями на материковой части ДВ признается либо один подвид — *A. p. praetor*, либо два — *A. p. praetor* и *A. p. peninsulae*. Распределение частот аллелей трансферрина (TF), исследованное ранее, позволило разделить популяции мышей на две группы. Первая, с полным набором аллелей TF (*A. p. peninsulae*), занимает правобережное Приамурье и Приморье; вторая, с утратой одного из дополнительных аллелей TF (*A. p. praetor*), — левобережное Приамурье, Забайкалье, Туву, Алтай (Павленко, 1997). Кроме того, для вида характерен широкий хромосомный полиморфизм, связанный с наличием, помимо хромосом основного набора, добавочных (В-) хромосом различных размеров и морфологии.

Однако не ясно, является ли река Амур границей, также разделяющей мышей на подвиды по хромосомным характеристикам?

Имеющиеся у нас данные о кариотипах мышей юга Дальнего Востока (Еврейской АО, Хабаровского, Приморского краев, Амурской области) показали, что полиморфизм по числу и морфотипам В-хромосом *A. peninsulae* имеет лишь частотные отличия в разных дальневосточных выборках и популяциях, как с правого, так и с левого берега реки Амур. (Рослик, Картавцева, 2009; 2012).

Используя новый параметр — изменчивость редких морфотипов В-хромосом, мы провели сравнительный анализ разных географических популяций *A. peninsulae* в Приамурье (Верхнем, Среднем и Нижнем) и Приморье. Были выделены как часто встречающиеся морфотипы В-хромосом, так и редкие. Превалирующими были мелкие и средние В-хромосомы метацентрической морфологии. Все остальные морфотипы, а именно: крупные мета-, субмета-, субтелоцентрические; средние и мелкие субмета-, субтелоцентрические и мини В-хромосомы отнесены к редким (Рослик и др., 2016; Рослик, Картавцева, 2017). Причём, по частоте редких морфотипов В-хромосом выявлена клинальная изменчивость с востока на северо-запад ареала. Согласно картине этой изменчивости, с востока (юг и восток Приморского края), где имеется максимальное разнообразие морфотипов В-хромосом, на северо-запад (→ центр → запад Приморского края → Хабаровский край → Еврейская автономная обл. → Амурская обл.) наблюдается постепенная утрата некоторых редких морфотипов В-хромосом. В популяциях мышей Еврейской автономной и Амурской областей сохраняются только крупные морфотипы и/или очень мелкие мини В-хромосомы. По еще одной характеристике – наличию особей без В-хромосом, также обнаружены отличия между популяциями. Если в материковых популяциях Приморского и Хабаровского краев такие животные отмечены, то в Среднем, Верхнем Приамурье и далее на запад к Сибири находки особей без В-хромосом крайне редки (Kartavtseva, Roslik, 2004 и др.).

Итак, наши данные по изменчивости В-хромосом лишь частично совпадают с биохимической картиной распределения ТФ, но чётких подвидовых характеристик кариотипа мышей Приамурья на данном этапе исследования мы не обнаружили.

## СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЖУЖЕЛИЦ (*Coleoptera*, *Carabidae*) ПРИ РАЗНОМ АНТРОПОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Суходольская Р. А.

*Институт проблем экологии и недропользования Академии наук*

*Республики Татарстан, лаборатория биомониторинга,*

*Россия, Казань, 420087*

*E-mail: ra5suh@rambler.ru*

Жужелицы — одно из наиболее крупных и распространённых семейств жуков. Архетип семейства относительно однороден, что сказывается на простоте измерения морфологических особенностей. Виды семейства, присутствующие в количестве, позволяющем собрать статистически значимое их число классическими методами, называются массовыми, занимая, в большинстве своём, экологическую нишу почвенных хищников. Однако рацион, состоящий из разнообразной добычи, определил значительное распространение некоторых видов семейства, позволяя населять сходные, но географически отдалённые сообщества, тем самым способствуя полиморфизму. Распространённые по биотопам, отличающимся условиями более чем представлена наследственная изменчивость вида, особи могут различаться из-за влияния условий онтогенеза. Исходя из этого, мы можем заключить, что знания о закономерностях развития и формирования изменчивости представителей в выборке, отражающей популяцию, могут служить как индикатором состояния среды (с поправкой на срок выполнения причинно-следственной связи), так и индикатором состояния сообщества, действующих в нём факторов (Мухаметнабиев и др., 2017). В нашем исследовании задействованы морфометрические признаки жужелиц, поскольку размер тела непосредственно влияет на важные признаки приспособленности (Sheparada et al., 2008). Цель работы — выявить значение определенных морфометрических параметров в разных условиях среды. В качестве модельных объектов были выбраны два массовых вида жужелиц — *Pseudofonus rufipes* (Dej., 1828) и *Pterostichus melanarius* (Ill., 1798). Жуки были отловлены стандартным методом почвенных ловушек в градиенте антропогенного воздействия:



1. Крупный город с развитой инфраструктурой и промышленностью — г. Казань (55° с.ш. 49° в.д.) (липовая посадка в центре города, участок в его пригороде (липовый лес) и участок на территории Волжско-Камского государственного заповедника (липняк).

2. Небольшой город — г. Нефтекамск (56° с.ш. 54° в.д. (парк в центре города), лесопосадка на окраине города, а также пригород Нефтекамска — садоводческое общество «Белая поляна» (поле, огород).

Отловленных жуков промеряли индивидуально по шести мерным признакам согласно методике, принятой ранее (Гринько, 2002). Материал по морфометрической изменчивости заносили в базу, на основании которой проводили анализ главных компонент (PCA) (R development team..., 2016).

Сравнительный анализ выборок *Ps. rufipes*, обитающих в небольшом городе и его пригородах, показал следующее. Во всех случаях большая факторная нагрузка приходится на признаки ширины — как надкрылий, так и переднеспинки и головы. Это говорит о том, что, несмотря на разницу в характере биотопа, в этих популяциях идет отбор по плодовитости, локомоторной функции и приспособленности к характеру освещения биотопа. Учитывая, что нагрузки по этому фактору идентичны во всех исследованных популяциях *Ps. rufipes*, можно предполагать, что условия обитания в небольшом городе существенно не влияют на характер морфометрической изменчивости. Это может объясняться как генетическим потоком между популяциями центра города и пригорода, так и тем, что изучаемый вид обладает жесткой системой онтогенетической регуляции. Этот факт отмечают некоторые авторы (Bažok et al., 2007; Brygadyrenko et al., 2014). В то же время по второму фактору нагрузка в выборке из центра города падает на длину переднеспинки, а из пригородного поля — на длину головы. Последний пример демонстрирует, что в пригородных популяциях важна также поисковая активность особей.

Сравнительный анализ результатов PCA в популяциях *Pt. melanarius*, обитающих уже в крупном городе и его пригородах, также показал важность отмеченных признаков ширины надкрылий, переднеспинки. Однако у этого вида по первому фактору выделяется также признак длины переднеспинки. По всей видимости, это свидетельствует о видоспецифичности фенотипического проявления некоторых признаков. При этом

в популяции из города по второму фактору выделяется признак ширины головы, а в пригородных и естественных биотопах все признаки несут малую нагрузку. Учитывая степень эврибионтности обсуждаемого вида, можно предполагать, городские биотопы Казани, где проводились исследования, имеют разнящуюся степень освещённости, что объясняется фрагментацией мест обитания и отсутствием обмена генов в силу наличия широких автомагистралей и плотной застройкой территории. В этом отношении наши данные согласуются с результатами других исследователей, изучавших морфометрическую изменчивость у *Pt. melanarius* (Тимофеева, 2009; Brygadyrenko, Korolev, 2015).

Таким образом, можно заключить, что эврибионтные виды, традиционно считающиеся индикаторами в силу своей толерантности, не всегда дают достоверную картину антропогенного воздействия. На наш взгляд, это можно объяснить тем, что активные гомеостатические и компенсаторные реакции генома адаптируют виды к условиям урбанизации.

Секция  
ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

Устные доклады

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕТЕРМИНАЦИИ  
ПОЛА И ГАМЕТОГЕНЕЗА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ,  
УТРАТИВШИХ Y-ХРОМОСОМУ

Баклушинская И. Ю.<sup>1</sup>, Богданов А. С.<sup>1</sup>, Микаелян А. С.<sup>1</sup>,  
Тамбовцева В. Г.<sup>1</sup>, Матвеевский С. Н.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334*

<sup>2</sup>*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119333*

*E-mail: irina.bakl@gmail.com*

Детерминация пола — это процесс с точным временным и пространственным расписанием активации и контроля экспрессии каскада генов. Эмбриональные гонады млекопитающих являются бипотенциальными, то есть представляют собой смешанную популяцию первичных половых и соматических клеток (предшественников поддерживающих и стероидогенных клеток, а также мезенхимных клеток). Процесс формирования гонад инициируется в очень небольшой группе клеток полспецифичными транскрипционными факторами, а затем этот процесс распространяется на окружающие клетки (Wilhelm et al., 2007, 2015). Как показали современные исследования, генетические программы развития по женскому или мужскому пути не являются абсолютно разными, напротив, множество генов вовлечены в оба пути развития. Предполагается, что закрепление мутации, обусловившей появление фактора детерминации пола (“testis determining factor”, TDF) в proto-Y хромосоме предка млекопитающих, сопровождалась нарушением рекомбинации, что привело к возникновению половых гетерохромосом (Ohno, 1967) и постепенному вырождению Y хромосомы (Graves, 2000). Считается, что в качестве TDF

у плацентарных используется транскрипционный фактор SRY (Sex-determining Region Y) (Sinclair et al., 1990). Наличие продукта гена *Sry* является необходимым, но не достаточным условием для формирования семенников у подавляющего большинства изученных видов млекопитающих (Windley, Wilhelm, 2016). При отсутствии экспрессии гена *Sry* в эмбриональных гонадах особей с XX хромосомами должна быть подавлена экспрессия гена *Sox9* и активирована программа дифференцировки соматических поддерживающих клеток в гранулезные клетки, т.е. программа развития яичников (Wilhelm et al., 2007). В двух группах грызунов — у *Tokudaia* (Soullier et al., 1998; Kuroiwa et al., 2010) и у слепушонок *Ellobius* (Matthey, 1953; Just et al., 1995; Romanenko et al., 2007) — Y-хромосома деградировала вплоть до своего исчезновения вместе с геном *Sry*. У видов слепушонок с двумя X хромосомами у самцов и самок морфологическая идентичность половых хромосом маскирует функциональный гетероморфизм, который удастся выявить только в мейозе (Kolomiets et al., 2010; Matveevsky et al., 2016). У четырёх изученных видов слепушонок, включая афганскую слепушонку *E. fuscicapillus* (вид, сохранивший Y хромосому и ген *Sry*), обнаружена делеция в консервативной структуре TESCO (testis-specific enhancer of *Sox9* core) гена *Sox9*, которая, согласно проведённому моделированию, может вести к нарушению регуляции экспрессии этого гена (Bagheri-Fam et al., 2012). Существование самцов и самок при отсутствии *Sry* и возможном нарушении экспрессии гена *Sox9* у слепушонок *Ellobius* до сих пор не получило объяснения. Анализ полного генома *E. lutescens* и *E. talpinus* (Mulugeta et al., 2016) не дал ответа на вопрос, какой ген инициирует детерминацию пола у этих видов, но было показано, что хотя Y хромосома отсутствует, в геноме сохранились несколько генов, обычно локализованных на ней; среди них — ген *Eif2s3y*, экспрессия которого необходима и достаточна для начала сперматогенеза у мышей (Yamauchi et al., 2016).

В отличие от раннего развития самцов, когда дифференцировка семенников оказывается заметна вскоре после экспрессии гена *Sry*, у самок характерные морфологические структуры в гонадах выявляются ближе к моменту рождения, при этом на ранних стадиях развития показана экспрессия генов *Wnt4*, *Fst*, *Foxl2* (Vainio et al., 1999; Schmidt et al., 2004). По-видимому, ключевым геном женского пути развития является

ген *Rspo1*, что обусловлено его ролью в регуляции каскада *Wnt-4* (Parma et al., 2006; Tomizuka et al., 2008; Tevosian, 2012). Известно также, что у взрослых самок мышей возможно трансформирование яичников в семенники при блокировке гена *Foxl2* — вечная борьба самок с «внутренним» самцом (Uhlenhaut et al., 2009). Наличие гонад смешанного типа (т. н. ovotestes) или отдельных аномалий, обнаруженных у ряда групп млекопитающих, убеждает в том, что существуют разные пути развития событий при формировании гонад в раннем онтогенезе. Известны виды млекопитающих (например, у некоторых видов семейства кротовых *Talpidae*), у которых в норме, у всех самок, имеющих половые хромосомы XX и, соответственно, не имеющих гена *Sry*, формируются гонады, в которых яичник окружен тестикулярной структурой. У самцов этих видов (половые хромосомы XY, показано наличие гена *Sry*) формируются семенники, характерные для млекопитающих (Carmona et al., 2009). Предполагается, что формирование ovotestes у кротовых может быть связано с изменениями сигнального пути *Wnt-4*, ключевого для формирования женских гонад.

К настоящему времени, несмотря на очевидный прогресс в изучении генетических механизмов детерминации пола, остается неясным, насколько изменчивыми могут быть каскад генов, вовлеченных в этот процесс, и система регуляции их экспрессии. Исследование видов с различными отклонениями в структуре генома (XX или XO у самок и самцов, полная или частичная потеря Y хромосомы), а также в строении гонад (формирование гонад смешанного типа, сочетающих структуры семенников и яичников, т.н. ovotestes), может оказаться ключевым для понимания эволюции генетических механизмов детерминации пола.

*Исследование поддержано РФФИ, проект 17-04-00618.*

## МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ МЕЙОЗА

Богданов Ю. Ф., Гришаева Т. М.

*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова, РАН,*

*Россия, Москва, 119991*

*E-mail: yuri.bogdanov34@mail.ru*

В ходе становления первичных эукариот мейоз сформировался на основе более древних механизмов репарации и гомологичной рекомбинации ДНК, которые существовали у бактерий и археобактерий, и на основе возникшего позднее механизма митоза. Схема мейоза консервативна у одноклеточных и многоклеточных эукариот. Гипотетическая реконструкция событий, которые привели к эволюционному закреплению этой схемы, основывается на весьма неполном материале: молекулярной структуре мейоз-специфичных генов и белков, отличающихся от генов и белков митоза. Экспериментально они изучены не более чем у десятка «модельных» организмов из числа растений, грибов и животных. Однако существенную помощь в изучении путей эволюции мейоза оказывают базы компьютерных данных, позволяющих виртуально изучать структуру аналогичных или гомологичных белков у большего числа организмов, геномы и протеомы которых секвенированы и аннотированы. Это расширяет основу для эволюционных построений до сотен видов из всех царств эукариот.

Мейоз-специфичные белки транслируются в компетентных клетках после инициации программы мейоза в ходе споруляции или гаметогенеза. Это мейоз-специфичные ферменты и медиаторы рекомбинации, мейотические когезины и шугошины, белки осевых элементов хромосом и синаптонемных комплексов и другие. Эти белки гомологичны только в пределах таксономических классов и различаются у растений, грибов и животных. Как правило, они имеют частично гомологичные функциональные домены или домены с одинаковой вторичной и третичной структурой, и это позволяет им формировать структурно сходные и одинаково функционирующие вспомогательные структуры хромосом: синаптонемные комплексы, специфичную для мейоза структуру кинетохоров хромосом и функционировать сходным образом у эволюционно далёких организмов.

Примеры таких случаев параллельных явлений консерватизма и изменчивости мейоз-специфичных белков были установлены нами (в том числе впервые) в результате 15-летних исследований, выполненных методами биоинформатики. Это позволило нам доказать независимость эволюции молекулярных и клеточных механизмов мейоза в разных филогенетических линиях эукариот, которая произошла после эволюционного закрепления единой для всех эукариот общей схемы мейоза. Мы сформулировали принцип достаточности сходства вторичной и третичной структуры негомологичных белков для построения сходных клеточных органелл и формирования одинаково функционирующих ферментов и модуляторов кроссинговера, и «манёвров» хромосом в ходе мейоза в разных филогенетических линиях. Оказалось, что этот принцип применим и к некоторым внутриклеточным структурам не только в зародышевой линии клеток, но и в разных соматических клетках.

## **ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ, ГИБРИДИЗАЦИЯ И КЛОНЫ У ОСЕТРОВЫХ (Acipenseridae)**

**Васильев В. П.<sup>1</sup>, Рачек Е. И.<sup>2</sup>, Мюге Н. С.<sup>3</sup>,  
Барминцева А. Е.<sup>3</sup>, Васильева Е. Д.<sup>4</sup>**

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

<sup>2</sup>*ТИНРО-Центр, Россия, Владивосток, 690091*

<sup>3</sup>*Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии,  
Россия, Москва, 107140*

<sup>4</sup>*Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет, Зоологический музей,  
Россия, Москва, 125009  
E-mail: vas\_katerina@mail.ru*

Осетровые рыбы (Acipenseridae) по числу хромосом делятся на три дискретные группы: первая включает виды с числами хромосом около 120, вторая — виды с числами хромосом около 250-270 и третья — вид

с числом хромосом около 370. К числу дискуссионных проблем, связанных с эволюцией этих рыб, относятся уровни пloidности и способы полиплоидизации. Трудность решения первой проблемы связана с древностью первой полиплоидизации, которая произошла на уровне предков всех современных осетрообразных: целый ряд данных свидетельствует в пользу тетраплоидного происхождения 120-хромосомных видов, которые по многим локусам достигли функциональной диплоидизации (Carlson et al., 1982; Ludwig et al., 2001). В связи с этим было предложено использовать две шкалы уровней пloidности осетровых (Vasil'ev, 2009): современная шкала ( $2n - 4n - 6n$ ) и эволюционная шкала ( $4n - 8n - 12n$ ), в соответствии с которой 120-хромосомные виды являются эволюционно тетраплоидными. Недавно были получены убедительные данные, согласно которым стерлядь ( $2n=120$ ) является сегментным тетраплоидом (Romanenko et al., 2016). Число актов полиплоидизации у осетровых оценивается по-разному: Ludwig et al., 2001 — 5 актов, Birstein 2005 — 7 актов, Vasil'ev et al., 2012 — три акта. В тоже время ряд многохромосомных (250–270 хромосом) видов имеют независимое полиплоидное происхождение благодаря параллельным актам полиплоидизации.

Ранее была предложена гипотеза, согласно которой полиплоидия у осетровых возникла путём ретикулярной эволюции, а полиплоидные виды, соответственно, имеют гибридное происхождение (Vasil'ev, 1999). В основе сетчатого видообразования у позвоночных животных лежат три взаимосвязанных явления: гибридизация, однополое размножение и полиплоидия. Полный цикл сетчатого видообразования включает несколько этапов:

- 1) межвидовая гибридизация диплоидных бисексуальных видов и возникновение новых клональных (гиногенетических у рыб) или полуклональных (гибридогенетических) видов;

- 2) возвратная гибридизация клональных или полуклональных видов с одним из исходных или с третьим диплоидным бисексуальным видом, в результате чего возникают триплоидные клональные виды;

- 3) гибридизация триплоидных клональных видов с одним из исходных бисексуальных видов и образование тетраплоидных клональных и/или, что более важно, восстановление бисексуальности и возникновение тетраплоидных бисексуальных видов.



К настоящему времени общепринято, что полиплоидные виды осетровых имеют аллополиплоидное происхождение, т.е. возникли в результате гибридизации видов с меньшим уровнем плоидности.

Действительно, многие виды осетровых обладают исключительно высокой способностью к образованию жизнеспособных и более или менее плодовитых гибридов при искусственных скрещиваниях. Это свойство широко используется для получения гибридов с хозяйственно ценными признаками, из которых наиболее удачными оказались гибриды: белуга *Acipenser huso* x стерлядь *A. ruthenus* (бестер) и калуга *A. dauricus* x амурский осетр *A. schrenckii*. В настоящее время продолжается поиск других хозяйственно ценных гибридов. Уже первые кариологические исследования показали, что результаты межвидовой гибридизации осетровых зависят от кариотипов родительских видов: виды с одинаковым уровнем плоидности часто дают фертильных гибридов, способных успешно размножаться, тогда как размножение гибридов от видов с разным уровнем плоидности невозможно. Связано это со стерильностью или обоих полов, как, например, у гибридов белуги с русским осетром, или со стерильностью самок. Однако, известно, что в ряде случаев гибридные самки рыб могут быть плодовитыми не только при сходных кариотипах родительских видов, но и при существенных их различиях. Плодовитость гибридных самок обусловлена тем, что они продуцируют нередуцированные яйцеклетки, благодаря премейотической эндоредупликацией хромосом, и затем в первом делении мейоза конъюгируют не гомологичные, а возникшие сестринские хромосомы. В результате потомство таких самок генетически идентично матери, т. е. является клоном. В дальнейшем было обнаружено, что продуцирование искусственными гибридами рыб нередуцированных яйцеклеток — явление достаточно обычное, хотя и не частое. К настоящему времени известно, что искусственные межвидовые гибриды из различных групп рыб (Salmonidae, Cyprinidae, Cyprinodontidae, Oryziatidae, Centrarchidae) могут продуцировать нередуцированные яйцеклетки. Что касается осетровых, то продуцирование нередуцированных гамет их гибридами до наших исследований не было известно. Однако анализ происхождения гексаплоидии у осетровых дает основания полагать, что гексаплоидный вид *A. brevirostrum* (370 хромосом) возник в результате гибридизации видов с разными уровнями плоидности,

приведшей к образованию гибридов, продуцировавших нередуцированные яйцеклетки (Vasil'ev, 2009).

В наших экспериментальных исследованиях по получению клонального потомства осетровых мы использовали самок искусственных гибридов ряда видов с различными уровнями пloidности. В результате нами впервые были получены клональные потомства осетровых рыб (Васильев и др., 2016). Необходимо отметить, что клональные потомства в данном случае одновременно являются однополо-женскими, что имеет большое значение для осетроводства.

## **ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (Hymenoptera) В СВЕТЕ СОВРЕМЕННЫХ ДАННЫХ**

**Гохман В. Е.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,*

*Ботанический сад, Россия, Москва, 119234*

*E-mail: vegokhman@hotmail.com*

Паразитические перепончатокрылые, или наездники — весьма обширная, таксономически сложная и практически важная группа насекомых. Хотя к настоящему времени изучены хромосомные наборы около 500 видов наездников (т. е. всего порядка 0,05% от потенциального числа последних), современные представления об эволюции кариотипа паразитических Hymenoptera начали формироваться еще в середине 90-х годов XX века. Эти представления впоследствии были существенно уточнены и дополнены, однако вплоть до середины 2000-х годов они, за редкими исключениями, основывались на результатах обычной окраски хромосом. Более того, такие построения, как правило, отражали общие тенденции изменения хромосомных наборов в относительно крупных таксонах, тогда как эволюция кариотипа на уровне близких видов с трудом поддавалась анализу, прежде всего, из-за отсутствия надёжных филогенетических реконструкций. Эта ситуация стала существенно меняться только в последние годы, с появлением филогенетических схем, основанных на молекулярно-генетических данных. В частности, полногеномное

секвенирование представителей нескольких групп видов наездников надсемейства Chalcidoidea, относящихся к роду *Aphelinus* (Aphelinidae), позволило реконструировать филогению указанных групп и затем, основываясь на этой филогении, определить основные направления эволюции кариоти-па. Кроме того, дополнительную информацию о возможных хромосомных перестройках у представителей *Aphelinus* предоставили впервые полученные данные о размерах генома, также рассмотренные в филогенетическом контексте. В частности, исходным для указанного рода оказался гаплоидный набор хромосом, включающий пять близких по длине метацентриков ( $n = 5$ ) и характерный для групп видов *A. daucicola* Kurdjumov, 1913 и *A. mali* (Haldeman, 1851). У представителей последней из этих групп также, очевидно, произошло существенное увеличение размеров генома без заметного изменения структуры кариотипа. Далее, у видов группы *A. varipes* (Förster, 1841) имели место как хромосомное слияние, так и по крайней мере две перичентрические инверсии, за счет которых образовался хромосомный набор с  $n = 4$ . В данном наборе, кроме метацентрической хромосомы средних размеров, также появился длинный метацентрик и два сравнительно коротких акроцентрика. Более того, в одной из филогенетических ветвей этой группы, объединяющей два вида, *A. hordei* Kurdjumov, 1913 и *A. kurdjumovi* Mercet, 1930, судя по всему, произошли еще две последовательные перичентрические инверсии, в результате которых одна из метацентрических хромосом в кариотипе последнего вида превратилась в акроцентрическую. Аналогично этому, изучение филогенетического дерева некоторых представителей паразитических орехотворок семейства Figitidae, построенного на основании молекулярно-генетического исследования, позволяет предположить, что исходным для указанной группы было  $n = 10$ , и притом независимые хромосомные слияния произошли по крайней мере у двух видов данного семейства с  $n = 9$ , *Leptopilina boulardi* (Barbotin, Carton et Keiner-Pillault, 1979) и *Ganaspis xanthopoda* (Ashmead, 1896).

Справедливости ради следует отметить, что в некоторых случаях природу хромосомных перестроек у близких видов наездников удаётся достаточно надёжно определить и без филогенетического исследования, основанного на результатах стороннего анализа, поскольку иногда топология филогенетического дерева может непосредственно базироваться на хромосомных признаках. Это, прежде всего, происходит в тех случаях,

когда исходный для группы кариотип преимущественно представлен акроцентриками или субтелоцентриками. Указанные хромосомы зачастую вовлекаются в центрические слияния, которые по своей сути являются синапоморфиями, маркирующими те или иные филогенетические ветви. Такая ситуация, в частности, обнаружена при исследовании хромосомных наборов некоторых хальцид рода *Eurytoma* (Eurytomidae). В этой группе исходным, очевидно, является  $n = 10$ , встречающееся у большинства представителей данного рода, а кариотипы видов с  $n = 7$ , 6 и 5, судя по всему, образовались в результате последовательных попарных слияний акроцентрических хромосом и появления крупных метацентриков. Аналогичная хромосомная синапоморфия, возможно, также маркирует филогенетическую ветвь, куда относятся два представителя *Metaphycus*, ещё одного рода хальцид из семейства Encyrtidae, а именно *M. angustifrons* Compere, 1957 и *M. stanleyi* Compere, 1940 с  $n = 9$  и 5 соответственно, в противоположность двум другим видам *Metaphycus*, *M. flavus* (Howard, 1881) и *M. luteolus* (Timberlake, 1916) с  $n = 10$ .

В ещё более редких случаях, те или иные хромосомные перестройки можно идентифицировать, основываясь на непосредственном изучении кариотипов пар близких видов наездников. Так, морфометрический анализ хромосомных наборов показал, что кариотип одного из двух представителей хальцид комплекса *Lariophagus distinguendus* (Förster, 1841) (семейство Pteromalidae) с  $n = 6$ , видимо, произошел от хромосомного набора близкого вида с  $n = 5$  за счет двух последовательных перестроек — центрического разделения и перичентрической инверсии в одном из образовавшихся акроцентриков, превратившей его в метацентрик. Вообще говоря, основной трудностью, возникающей при таких сопоставлениях, очевидно, является проблема определения полярности изменения хромосомных признаков, т.е. собственно направления эволюции кариотипа. Подобные проблемы, однако, во многих случаях успешно решаются путём т. н. внегруппового сравнения, широко применяемого для традиционных филогенетических реконструкций.

Ныне возможности исследования направлений эволюции кариотипа наездников существенно возрастают за счёт использования методов молекулярной генетики. Так, данные флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) показывают, что число кластеров рибосомной ДНК (рДНК),

или ядрышковых организаторов (NOR), у наездников обычно изменяется от одного до шести на гаплоидный кариотип и в целом коррелирует с числом хромосом. Тем не менее, данная зависимость не является строгой, и, в частности, межвидовая изменчивость по этому показателю выявлена в пределах двух родов хальцид — *Eurytoma* и *Trichogramma* (семейство Trichogrammatidae). Действительно, у представителей обеих групп отмечены как один, так и два кластера рДНК, причем последнее из этих состояний рассматриваемого признака, очевидно, является плезиоморфным. Исследования с помощью метода FISH также показали, что паразитические Нуменоптера, вероятно, полностью утратили теломерные повторы типа TTAGG, встречающиеся у многих других насекомых, в том числе у большинства жалящих перепончатокрылых (Aculeata).

## НОВЫЕ ДАННЫЕ В ФИЛОГЕОГРАФИИ ЛЕСНОЙ СОНИ *Dryomys nitedula* (Gliridae, Rodentia)

Григорьева О. О.<sup>1</sup>, Стахеев, В. В.<sup>2</sup>, Балакирев А. Е.<sup>1</sup>, Орлов В. Н.<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Институт аридных зон ЮНЦ РАН,  
Россия, Ростов-на-Дону, 344006  
E-mail: grig\_forever@mail.ru

Изучен полиморфизм изолированных популяций лесной сони *Dryomys nitedula* Русской равнины и Кавказа на основании двух митохондриальных и трёх ядерных генов.

На юге Русской равнины ареал лесной сони прерывается степной областью между Нижним Доном и Кубанью. Самые южные находки лесной сони на Русской равнине сделаны в долине Нижнего Дона и Северского Донца. На Западном Кавказе ареал вида ограничен областью широколиственных лесов низкогорий и высокогорий (Лихачев, 1972; Шидловский, 1976; Россолимо и др., 2001). В настоящей работе мы изучили полиморфизм популяций лесной сони Русской равнины и Кавказа, выявили новые филогеографические и таксономические особенности вида.

Филогенетический анализ основывался на методах NJ, MP, ML и BI. Для обработки данных использовали программное обеспечение MEGA, PHYML, JMODELTEST, MRBAYES, FIGTREE, MRBAYES. Анализ проводился на основании данных митохондриальных генов *cytb*, *12S* и ядерных *IRBP*, *SPTBN* и *LCAT*.

По результатам филогенетического анализа выделяются филогруппы Восточной Европы и сонь Кавказа. Внутри последней различимы три линии с высокими уровнями поддержки. Это внешняя для кавказских сонь группа Западного Кавказа и сестринские Восточного Кавказа и Грузии. Высокие генетические дистанции между группой кавказских сонь и сонями Русской равнины (9,3% по *cytb*) и обнаруженные отличия в краниометрии позволяют выделения лесной сони Кавказа в отдельный вид с группой подвидов или же выделения нескольких видов сонь Кавказа. Генетические дистанции между Западной и Восточной филогруппами лесной сони оказались также высоки (5,7% по *cytb*) и соответствуют видовым. Пункты находок лесной сони гаплогрупп Западного и Восточного Кавказа находятся на расстоянии 60 км без признаков гибридизации. Вероятно, поток генов между этими гаплогруппами прерван вследствие географической или репродуктивной изоляции.

В последней ревизии географической изменчивости и таксономии лесной сони к номинативному подвиду отнесены все сони Русской равнины и Западного Кавказа приблизительно до 42 в.д. Предположительно, по этой долготе на Кавказе проходит граница распространения номинативного подвида и *D. n. ognevi* Heptner et Formosov, 1928 (тип подвида из южного Дагестана, syn. *D. n. caucasicus*). При этом известно, что различия по отдельным краниометрическим признакам не достигают уровня, при котором можно было бы говорить о подвидовой дифференцировке вида.

Граница гаплогрупп совпадает с границей номинативного подвида и *D. n. ognevi*. Также здесь проходит граница ландшафтных выделов — «Западнокавказского» и «Восточнокавказского». Известно, что по Теберде верхнечетвертичные ледники достигали до 40 километров длины, что, разумеется, сильно отразилось на флоре и фауне Кавказа.

Мы попытались оценить возраст дивергенции с использованием молекулярных часов. Расчёты проводили в программе BEAST с

использованием логнормальной модели нестрогих часов и модели дерева calibrated yule. Для калибровки использовали точку расхождения *Dryomys* и *Eliomys* — 16 млн л. н., соответствующую самой ранней находке *Eliomys*. Вторая калибровочная точка — это дивергенция садовой сони и *E. melanurus*,  $7 \pm 0.9$  млн. л. н. По нашим данным, сони Европы отделились в верхнем миоцене и в конце миоцена — начале плиоцена произошло разделение восточной и западной филогрупп. Это время на Кавказе характеризовалось сильной тектоникой, постоянным поднятием Большого Кавказа и формированием обширных ледников. Выявляемый филогеографический паттерн указывает на расселение этого вида в Восточной Европе из одного западного рефугиума, в то время как Кавказ заселялся из нескольких рефугиумов.

Что касается таксономии. Старший синоним в «Восточноевропейской» филогруппе — *D. nitedula* (Pallas, 1779). Видовым названием популяций Западного Кавказа может быть *D. n. heptneri* Orlov, Balakirev, Stakheev, 2014 (место типа — Адыгея, верховья р. Белой) (Григорьева и др., 2014). В качестве видового названия популяций Восточного Кавказа можно использовать *D. n. caucasicus* Ogn. et Turov, 1935 (место типа — Владикавказ) или *D. n. ognevi* Heptner et Formosov, 1928 (место типа, долина реки Самур, не исследовано). Для популяций Закавказья пригоден старший синоним *D. n. tichomirovi* Sat., 1920 (место типа — Тбилиси).

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-04-00710.*

## НОРМА РЕАКЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА И АНТРОПОИДОВ: СРАВНИТЕЛЬНО-ГЕНОМНЫЙ АНАЛИЗ ПРОКСИМАЛЬНЫХ ПРОМОТОРОВ

Гунбин К. В., Пономаренко М. П., Суслов В. В.

*Институт цитологии и генетики СО РАН,*

*Россия, Новосибирск, 630090*

*E-mail: genkvg@bionet.nsc.ru*

Геномы человека, шимпанзе и гориллы сходны на  $\approx 98\%$ , у всех ускорено эволюционировали гены сперматогенеза, рецепторов, иммунитета, передачи сигналов и эмбриогенеза. Паттерны дифференциальной экспрессии префронтальной коры (ПК) мозга шимпанзе и человека

консервативнее паттернов семенника, печени, почек и сердца, с чем согласуется и сравнение большой выборки промоторов шимпанзе и человека — максимум различий у нутритивных генов (включая печень). Т.е. *чётко интерпретируемый Ното-специфический тренд отбора не выявлен.*

Широкая норма реакции (НР) поведения позволяет человеку жить в разных биотопах. Такая пластичность может вызвать замедление Гудмана — снижение темпа молекулярной эволюции от антропоидов к человеку. По словам Добжанского, человек специализирован на неспециализацию. Действительно, по данным палеонтологии линия человека с момента появления до кроманьонца на порядок эврибионтнее самого эврибионтного антропоида — орангутана. В отличие от антропоидов, уже анцестральные гоминоиды (ардиопитек, оррорин и др.) найдены в разных районах и экологических обстановках Африки. Экологическая пластичность анцестральных гоминоидов сочетается с морфологической протоморфностью: они сравнимо далеки от человека и шимпанзе, ряд посткраниальных признаков сближает их с орангутаном. Т.е. *Ното-специфичный тренд мог быть отбором на НР — возможность варьировать уровень экспрессии генов.*

В геномах антропоидов и человека нами проведен поиск отбора на НР для –600-промоторов (–600, –1 п.о.) и –200-промоторов (–200, –1 п.о.) у генов-убиквитов с экспрессией в нейральных и ненейральных клетках и у нейроспецифичных генов. Методами биоинформатики изучена эволюция СрГостровов, ТВР/ТАТА-сродства и нуклеосомного потенциала (НП). Все три сигнала связаны с НР: выраженные СрГострова — высокая экспрессия гена, много стартов транскрипции; высокий НП — наоборот, низкие транскрипция и её НР, т.к. промотор закрыт от белков транскрипции; ТАТА-бокс, определяя сродство белка ТВР к коровому промотору, задаёт НР транскрипции гена, определяет базальный уровень транскрипции и мажорный старт. Промоторы позиционированы по двум независимым источникам экспериментальных данных: SAGE-анализ и H3K4me3 ChIP-seq-данные, полученные от группы проф. Е. И. Рогаева (ИОГен РАН). Это также исключало промоторы рутинной экспрессии. ТВР/ТАТА-сродство и НП оценены оригинальными методами ИЦИГ СО РАН. Эволюция изучена на каждой ветви консенсусного филогенетического древа гоминоид, для узлов A1 (общий предок челове-



ка и антропоидов), A2 (общий предок человека, шимпанзе, гориллы) A3 (общий предок человека и шимпанзе) последовательности промоторов реконструированы.

У –600-промоторов наименьшая скорость накопления мутаций у A1\_орангутан (ор.), далее — сравнимые ветви A1\_A2 и A2\_горилла (гор.), затем — сравнимые ветви A3\_человек (чел.) и A3\_шимпанзе (шп.), наибольшая скорость — у A2\_A3 (i). Скорости накопления мутаций –200-промоторов несколько отличны ( $A1_{ор.} < A2_{A3} < A2_{гор.} \approx A1_{A2} < A3_{чел.} \approx A3_{шп.}$ ) и, кроме A1\_ор., вдвое ниже чем у –600-промоторов (ii). У нейроспецифичных генов доля высокоизмененных –600-промоторов для A2\_A3 и A3\_чел. ниже, чем для A2\_гор. и A3\_шп.; та же доля у промоторов-убиквинов для A3\_чел. ниже, чем A2\_гор. и A3\_шп. (iii).

Темп замен на промотор, нормированный на его длину и время эволюции на ветвях A1\_A2, A2\_A3, A3\_чел. в среднем в два раз ниже, чем на A1\_ор., A2\_гор., A3\_шп., в которых промоторы нейроспецифичных генов и промоторы генов-убиквинов также демонстрировали значимое неравенство темпа замен (iv).

Анализ эволюции CpG островов показал, что их потеря и появление равновероятны у A2\_A3 и A3\_чел., а у остальных, особенно A2\_гор., A3\_шп., темп утраты выше формирования (v). Выборки 1000 генов с наибольшими темпами потери и приобретения для A3\_чел. показали: CpG-приобретение — нейроспецифичные гены обогащены ПК-специфичными, убиквины — ольфакторно-специфичными генами; CpG-потеря — нейроспецифичные гены обогащены генами, связанными с работой и формированием глаза, убиквины — уха (vi).

Выявлен рост НП и TBP/TATA-сродства у всех промоторов генов-убиквинов на всех ветвях. У нейроспецифичных генов доли промоторов с низкой и высокой скоростями накопления мутаций сравнимы (vii). Темп замен на промотор говорит о тренде формирования TATA-боксов и/или росте TBP/TATA-сродства на всех ветвях кроме A2\_A3 (viii). Среди нейроспецифичных генов ветви A3\_чел. с наибольшим изменением TBP/TATA-сродства высока доля АК-специфичных и окципитал-специфичных (ix). Хотя тренд роста доли промоторов с уменьшенным НП выявлен на всех ветвях, исключая A3\_чел. и в меньшей степени A1\_A2, этот тренд слабее тренда формирования TATA-боксов (x).

Итого, выявлен резкий рост фиксации замен в промоторах (а значит и изменение силы отбора) у африканских гоминид, начиная с A2\_A3 (i). Палеонтологически A2\_A3 ложится на смену климата в Африке: линия человека — вышла, а антропоиды ушли вглубь леса. Дивергенция образа жизни, во-первых, изменила давление отбора на –600-промоторы и –200-промоторы (ii), во-вторых, в линии человека эволюция регуляции НР замедлилась сперва для нейроспецифичных, а потом для прочих генов (iii). В-третьих, хотя во всех линиях шел отбор на рост НР (iv, v, vii, viii), но лишь линия A1 → чел. поддерживала предковый характер этого роста в целом (iv) и в частном (v, viii, x). Так, сублиния A2 → чел. сохраняла предковую ТАТА-регуляцию НР на критическом отрезке A2\_A3 (viii), а предковую СрG-регуляцию НР — до конца (v). Лишь в финале A3\_чел. существенные изменения СрG-регуляции НР затронули гены ПК-нейронов и гены рецепции (vi), но зато была законсервирована НП-регуляция НР (x). A2\_гор., A3\_шп. и существенно слабее A1\_ор. связаны с утратой предковой НР (iv) и механизмов ее регуляции (v, viii, x). *Итак, хотя тренд отбора на расширение НР экспрессии генов впервые выявлен для всех гоминид и прослеживается, начиная с их общего предка для широкого круга генов, но в антропоидных линиях, особенно шимпанзе и гориллы, он связан преимущественно с усилением ТАТА-регуляции НР и компенсаторным снижением НП-регуляции НР (vii, viii, x) на фоне резкого преобразования СрG-регуляции (v). Люди же продолжили консервативный тренд эволюции регуляции НР, намеченный еще у орангутана. Отклонения от тренда «рост ТАТА-регуляции НР+снижение НП-регуляции НР+сохранение СрG-регуляции НР» связаны у человека лишь со специализированными генами когнитивики и рецепции (vi, ix). Т.о., на древе гоминид тренды поддержки НР и её консервативного — предкового — характера эволюции чаще связаны с путем A1→человек, а тренды изменения НР и характера её эволюции суммарно — с линиями антропоидов.*

## РЕКОМБИНАЦИЯ ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИИ *Wolbachia* И КОНЦЕПЦИЯ ВИДА У ПРОКАРИОТ

Илинский Ю. Ю.<sup>1,2</sup>, Суслов В. В.<sup>1</sup>, Быков Р. А.<sup>1</sup>,  
Юдина М. А.<sup>1,2</sup>, Юрлова Г. В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт цитологии и генетики СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630128*

<sup>2</sup>*Новосибирский национальный исследовательский  
государственный университет,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: paulee@bionet.nsc.ru*

Дискуссионным вопросом со времён открытия прокариот является применимость для них концепции вида. Наиболее обще вид можно определить как генетическую общность организмов, самоподдерживающую внутри себя уровень генетических обменов выше, нежели с другими общностями. Типологически виды прокариот определялись сначала на основе устойчивости комплекса признаков (морфологические, биохимические и т. д.), а затем и с использованием филетической кладистики. В результате сформировалась фило-фенетическая концепция (ФФК), которая зачастую была внутренне противоречива и неустойчива. Выявление широкого распространения горизонтального переноса генов (ГПГ) между разными бактериями объяснил неустойчивость результатов применения ФФК и поставил под сомнения саму применимость концепции вида к прокариотам. Геномные исследования бактерий позволили сформулировать идею пангенома бактерий, гипотезу коровых и дополнительных генов и это, в свою очередь, воскресило бактериальную концепцию вида (БКВ). Ключевые положения БКВ:

- 1) бактериальный вид содержит определенный кластер генов, представленный у всех особей — кор-геном;
- 2) особи одного вида могут активно обмениваться генами, а вероятность обмена генами с другими видами бактерий значительно ограничена;
- 3) особи одного вида имеют общие экологические особенности и, как следствие, общие эволюционные тенденции. Таким образом, БКВ примирило противоречия типологической и филетической концепции вида, и оказалась близка даже к традиционной майровской концепции эукариот.

Мы обращаемся к бактериям рода *Wolbachia*, которые относятся к группе симбиотических наследуемых бактерий (СНБ). СНБ — группа неродственных микроорганизмов, обнаруживаемых преимущественно у членистоногих. Особенность эволюции СНБ — редукционная эволюция генома, а именно сокращение размера генома, потеря генов и метаболических путей; снижение возможности горизонтального переноса (перенос СНБ между разными материнскими родословными). Перечисленные особенности связаны с изолированностью СНБ и генетическим дрейфом, поскольку популяция СНБ ограничена одной особью хозяина, и малая доля этой популяции задействована в основании новой популяции в следующем поколении хозяина. В целом, можно сказать, что СНБ находятся на пути оргanelлогенеза.

Среди СНБ *Wolbachia* занимает исключительное положение. С одной стороны, она относится к группе репродуктивных паразитов, с другой стороны, известны факты метаболической комплементации, патоген-протекторного действия и супрессии мутаций хозяина. Формально род *Wolbachia* монотипичен — один вид *W. pipientis* Hertig 1936, однако генетическое разнообразие рода *Wolbachia* подразделяется на более чем полтора десятка филетических линий, две из которых (супергруппа А и В) крайне широко распространены. Такое распространение связано с горизонтальным переносом *Wolbachia* между хозяевами. Известны для *Wolbachia* и факты рекомбинации генов, хотя механизмы перемещения, как штаммов, так и генов остаются неизвестными. Разнообразие изолирующих и объединяющих механизмов делают *Wolbachia* крайне интересным объектом эволюционных исследований.

Приводятся оригинальные данные, полученные в ходе исследования эволюции гаплотипов *Wolbachia* на основе мультилокусного генотипирования. Мы демонстрируем, что рекомбинация коровых генов между штаммами, принадлежащими отдельно взятой филетической линии, по сравнению с рекомбинацией между штаммами разных филетических линий, идет интенсивно. Обсуждаются свидетельства за и против выделения отдельных филетических линий *Wolbachia* в ранг бактериальных видов в рамках БКВ.

Поддержано РФФИ № 16-04-00980 и БП № 0324-2016-0002.

## ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ РАЙОНОВ ПОЗДНЕЙ РЕПЛИКАЦИИ В ГЕНОМЕ ДРОЗОФИЛЫ

Колесникова Т. Д., Андрееenkova Н. В., Макунин И. В.,  
Жимулев И. Ф.

Институт Молекулярной и Клеточной Биологии СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: trotsenko@mcb.nsc.ru

Хромосомы дрозофилы можно разделить на отдельные домены по составу хроматина, времени репликации, а также по признаку эволюционной консервативности. В работе фон Гроттуса с соавторами были выделены синтенные блоки (СБ или orthologous landmarks, как они названы в первоисточнике), сохраняющие порядок генов у девяти видов рода *Drosophila*: *D. melanogaster*, *D. erecta*, *D. yakuba*, *D. ananassae*, *D. pseudoobscura*, *D. willistoni*, *D. virilis*, *D. mojavensis* и *D. grimshawi*. Для построения СБ в данной работе были использованы не гены напрямую, а «независимые генные якоря» (independent gene anchors или IGA), которые не учитывают размеры гена. Каждый из якорей соответствует одному гену либо группе физически связанных (перекрывающихся) генов и считается при этом одной эволюционной единицей (von Grotthuss et al., 2010). Такой подход облегчает сравнение далеких видов и позволяет избежать некоторых затруднений при компьютерном анализе. 13733 кодирующих белки генов *D. melanogaster* (release 4.1) вошли в 11636 IGA, из которых 1603 включают более чем один ген. Используя данные цитированной работы мы показали, что группы генов, порядок в которых сохранился без изменений у девяти видов рода *Drosophila*, характеризуются поздним временем репликации и часто располагаются в районах репрессивного хроматина. Это позволило нам предположить существование в геноме дрозофилы крупных доменов репрессивного хроматина с очень поздней репликацией и консервативным порядком генов. На роль таких доменов мы предложили районы репрессивного хроматина, которые вследствие чрезвычайно поздней репликации демонстрируют недорепликацию ДНК в политенных хромосомах слюнных желез *D. melanogaster* — районы интеркалярного гетерохроматина (ИГХ). Благодаря свойству недорепликации эти районы были локализованы на геномной карте дрозофилы (Belyakin et al., 2005, Belyaeva et

al., 2012) и детально охарактеризованы. Показано, что для них характерны очень поздняя репликация и молчащие типы хроматина в разных типах клеток дрозофилы. Гены, лежащие в этих районах, экспрессируются преимущественно на низком уровне и в очень небольшом количестве тканей. Также для этих районов характерна пониженная плотность генов и высокая доля генов, экспрессирующихся в семенниках (Belyaeva et al., 2012).

Мы исследовали консервативность 60 районов ИГХ, описанных в статье Е.С. Беляевой с коллегами (Belyaeva et al., 2012), и показали, что эти районы являются зонами с консервативным порядком генов и характеризуются низким уровнем разрывов синтении. Оказалось, что синтенные блоки, соответствующие районам недорепликации, лежат среди наиболее протяженных блоков и в геноме *D. melanogaster*, и у других видов. В то же время протяжённость соответствующих синтенных блоков у разных видов не одинакова: у видов, характеризующихся большим размером эухроматиновой части генома размер синтенных блоков пропорционально больше. Также было показано, что свойство низкой плотности генов в районах ИГХ *D. melanogaster* является эволюционно консервативным. Это позволяет предполагать, что данные блоки сохраняют в эволюции не только порядок генов, но и репрессивный статус хроматина, оставаясь такими же молчащими, поздно реплицирующимися доменами и у других видов рода *Drosophila* (Andreyenkova et al., 2013).

Далее мы исследовали консервативность генов, лежащих в геноме дрозофилы в районах ИГХ, анализируя гомологи этих генов в геномах комара и человека при помощи интернет-ресурса UCSC Genome Browser. Анализ показал, что доля генов, для которых удастся выявить гомологи у отдаленных видов, в районах ИГХ значительно ниже, чем в среднем по геному. Скорость эволюции генов, не имеющих гомологов в геноме человека, в районах ИГХ выше, чем в соседних районах. Районы ИГХ обогащены быстро эволюционирующими генами, кодирующими короткие белки. В то же время, гены, имеющие гомологи у отдаленных видов, кодируют более длинные белки, чем соответствующие гены в прилежащих районах. Районы ИГХ обогащены высоко консервативными некодирующими последовательностями, что позволяет сформулировать гипотезу о наличии в этих районах сложной сети регуляторных элементов, определяющей высокую консервативность порядка генов в этих районах (Makunin et al., 2014).

На данном этапе невозможно определить является ли эволюционная стабильность отражением значимости этих районов для организма или последствиями нейтральных эволюционных процессов в геноме. Наше исследование — начальный шаг к выяснению причин консервативности крупных молчащих доменов, что может стать весьма важным этапом в понимании многих вопросов организации и функционирования генома в целом.

*Работа поддержана грантом РФФИ №14-14-00934*

## **ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СИНАНТРОПНЫХ ФОРМ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ *Mus musculus***

**Мальцев А. Н.<sup>1</sup>, Богданов А. С.<sup>2</sup>**

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

<sup>2</sup>*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
e-mail: aleks.maltcev@gmail.com*

Домовая мышь является важным объектом для демографических и эволюционных исследований ввиду широкого распространения и связи с человеком. К синантропному образу жизни домовые мыши перешли около 10 тыс. лет назад, как только человек стал осваивать земледелие и стал хранить запасы зерновых культур. В настоящее время точно не установлено время расселения домовых мышей по ряду регионов Евразии. Существует лишь датировка времени заселения некоторых территорий по археологическим данным, в частности, Закавказья (Cucchi et al., 2013), Западной, Южной Европы (Cucchi et al., 2005; 2012) и Ближнего Востока (Cucchi et al., 2005; 2012). Огромная часть территории России и ближайших стран остаются неизвестными, за исключением северных территорий, куда домовые мыши проникли лишь в 40-х гг. XX века (Кучерук, 1994; Хляп, Варшавский, 2010). До сих пор о путях заселения домовыми мышами территории европейской части России судили преимущественно на основании путей миграций и перемещений человека, созданных и используемых им

дорог (Кучерук, 1994), поскольку настоящие синантропные виды расселяются с людьми. Это, однако, не позволяет точно выявить, какие именно эволюционные линии заселяли эту территорию, определить пути расселения этих линий из центра происхождения синантропных видов домовых мышей (Северная Индия, по данным Boursot et al., 1996). Основываясь на ранних исследованиях по изучению филогеографии *M. musculus*, целью нашей работы являлся анализ путей расселения форм разного таксономического статуса (подвидов и разных форм *M. musculus*) по территории России и ближнего зарубежья, а также оценка демографической истории. Материалом для генетического анализа было 153 последовательности контрольного региона Д-петли мтДНК. Оценка времени демографической экспансии оценивалась по формуле  $t = \tau/2 \mu$ , где  $t$  есть время расхождения и  $\mu$  является скоростью нуклеотидных мутаций, умноженной на длину последовательности. Значение  $\tau$  (Tau) подсчитывалось с помощью анализа Mismatch distribution (MMD) (Изменение размеров популяции) в программе Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier et al., 2005). Скорость мутаций была использована ранее (Gündüz et al. 2005, Rajabi-Maham et al., 2008) и оценивалась в 10 % на сайт за миллион лет.

На основании проведённого филогенетического анализа было выделено 7 филогрупп, населяющих Евразию, из них: в Европе — 4, в Азии — 2, в Закавказье — 1. Филогенетическая сеть в значительной степени была сходна по составу входящих в них гаплотипов с филогруппами байесовского дерева. Представители домовых мышей *M. musculus* не образовали единых филогенетических групп, включающих весь регион, а разделились по разным частям ареала. Это характеризует разные пути расселения и периоды изоляции на территории материка. Для анализа демографической истории популяций домовых мышей *M. musculus* из Восточной Европы была проанализирована выборка из Польши, наиболее однородная по составу среди др. выборок из этого региона и образовавшая филогруппу Европа 2. Исходя из модели случайной экспансии, время с начала расселения равнялось в среднем 1710 лет. Возможно, заселение этой территории происходило намного позже, чем в других районах восточной Европы. Данные демографической истории популяции показывают, что существовало два пика размножения с промежутком при полной депрессии численности. Возможно, время в 1700 лет приходится на второй пик при вторичном за-



селении домовых мышей из Восточной Европы. Закавказье по нашим данным было заселено около 15 тыс. лет назад (11-17000). По археологическим данным известно: в этот регион мыши проникли около 8 тыс. лет назад из Ближнего Востока. (Cucci et al, 2013). Несогласованность с археологическими данными может объясняться разным возрастом популяций домовых мышей в Закавказье. В отличие от Европы азиатский континент был более однородным по составу филогрупп. Так, в первую азиатскую группу объединились особи домовых мышей из Японии, Кореи и севера-востока Китая. Известно, что на территории Японии и Кореи в недавнем времени авторы (Terashima et.al., 2006) выделили новый подвид домовых мышей *M. m. molossinus*, образовавшийся путём гибридизации *M. musculus* и *M. castaneus* и последующей изоляции. Время экспансии оценивается в среднем в 3000 (5340-409) лет, что в целом может согласовываться с более поздним заселением этой территории, чем другие регионы азиатского континента. Более современная иммиграция людей на японские острова произошла около 2300 лет назад (Kitagawa, 2000). График демографической истории показывает один пик численности популяции, и возможно, учитывая островной характер, было однократное заселение территории. Во вторую азиатскую группу кластеризовались домовые мыши из Сибири (Тюменская область, Алтай, Иркутская область, Хабаровский край) и провинций северного Китая. Аналогичную филогруппу внутри *M. musculus* обнаружили в своей работе и японские авторы (Suzuki et al., 2013). «Сибирская» группа уникальна в своём роде. Она соответствует заселению человеком Сибири и прокладке транссибирской и байкало-амурской магистрали. Не исключено, что домовые мыши могли продвигаться на восток по главной железной дороге России. Гистограмма Mismatch distribution для выборок *M. m. musculus* из Западной Сибири отражает классическое представление об эффективной численности популяций. Это показывает равномерное изменение численности в истории популяции с одним пиком. По данным демографической экспансии, время заселения равнялось 10970 (14920–7019) лет. Возможно, это завышенная оценка, так как Сибирь заселялась позднее, чем Восточно-Европейская часть России. Несогласованность может быть связана с проникновением сюда предковых форм *M. musculus*, расселявшихся из Средней Азии, далее в Европу и Сибирь.

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПАЗАРИТОВ И ИХ ХОЗЯЕВ НА ПРИМЕРЕ ТРЕМАТОД РОДА *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) ВОДОЁМОВ БЕЛАРУСИ

Можаровская Л. В.<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии гена РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup> Московский педагогический государственный университет,  
Россия, Москва, 119435  
E-mail: milamozh@yandex.ru

Трематоды — один из многочисленных и широко представленных классов паразитических плоских червей, инфицируют беспозвоночных и позвоночных животных, являются возбудителями тяжёлых заболеваний человека и сельскохозяйственных животных. В экосистемах паразиты часто выступают в качестве природных регуляторов динамики численности популяций своих хозяев, влияют на уровень их генетической изменчивости и микроэволюцию. Предполагают, что для трематод первоначален диксенный жизненный цикл: промежуточный хозяин — моллюск, дефинитивный — рыба. В ходе эволюции и освоения паразитами различных экосистем, у некоторых групп появились адаптации, как на уровне отдельных фаз, так и жизненного цикла в целом. Формируется партеногенетическая фаза цикла, которая позволяет достигнуть максимально возможной плодовитости паразита и обеспечивает его дальнейшую передачу к следующему хозяину, появляются дополнительные хозяева и образуются три- и тетраксенные жизненные циклы. При этом в различных филетических линиях трематод могут формироваться сходные морфофункциональные адаптации, что может осложнять видовую идентификацию и в настоящее время для идентификации трематод, на разных стадиях жизненного цикла, используют полиморфные ДНК-маркеры.

Трематоды рода *Diplostomum* (Nordmann, 1832) относятся к представителям палеарктических паразитов с триксенным циклом (промежуточный хозяин — пресноводные моллюски, дополнительный — рыбы и круглоротые, дефинитивный — рыбоядные птицы) с чередованием

партеногенетического и гермафродитного поколений. На территории Центральной и Северной Европы с помощью молекулярно-генетических маркеров идентифицированы более 20 видов и линий диплостом. В настоящем сообщении мы обсуждаем генетическое разнообразие нескольких видов рода *Diplostomum*, обнаруженных в водоёмах Беларуси и проводим сравнительный анализ внутривидовой структуры в зависимости от их гостальной и тканевой специфичности, а также особенностей географического распределения на территории Евразии. Для этих целей генотипированы 48 изолятов диплостом из водоёмов Беларуси, паразитирующих на моллюсках родов *Lymnaea* и *Radix*, инфицирующих 8 видов рыб сем. Cyprinidae и трехиглую колюшку сем. Gasterosteidae, а также рыбоядных птиц сем. Laridae и Anatidae. Видовой статус паразита определялся на основании полиморфизма митохондриального гена *cox1* и участка ITS-5,8S-ITS2 ядерной рДНК. Для выявления внутривидовой филогеографической структуры использованы 277 известных последовательностей изучаемых генов у изолятов диплостом Евразии.

На исследуемой части ареала нами обнаружено 6 видов/линий диплостом (*D. spathaceum*, *D. pseudospathaceum*, *D. mergi* 2, *D. baeri* 2, *D. sp.* LIN2, *D. sp.* LIN6). Для диплостом, как и для большинства трематод, характерна узкая специфичность к первому промежуточному хозяину — моллюскам. Для исследуемых нами видов/линий *D. Spathaceum* и *D. baeri* 2 на территории Центральной и Северной Европы промежуточными хозяевами выступали *R. Auricularia* (*D. spathaceum*) и *R. peregra* (*D. spathaceum*, *D. baeri* 2). Нами впервые обнаружены церкарии этих видов на характерных для Беларуси моллюсках *R. lagotis* (*D. spathaceum*) и *R. ampla* (*D. baeri* 2), что может говорить о приспособлении их к паразитированию на близкородственной местной малакофауне. Считается, что паразитическая фаза метацеркарий трематод возникла последней, как адаптация, обеспечивающая трансмиссию от моллюска к дефинитивному хозяину. Часто локализация метацеркарий в промежуточном хозяине становится видоспецифичным признаком. Согласно литературным данным, виды диплостом объединяются в две филогенетические группы, различающиеся по тканевой специфичности метацеркарий, на виды поражающие хрусталик глаза рыбы («хрусталиковые») и другие ткани глаза либо мозг («нехрусталиковые»). Среди исследуемых нами видов обнаружено

четыре «хрусталиковых» (*D. spathaceum*, *D. pseudospathaceum*, *D. mergi* 2, *D. sp.* LIN2) и два «нехрусталиковых» вида (*D. baeri* 2, *D. sp.* LIN6.). Тканевая локализация паразита влияет на поведенческие реакции хозяина, которые способствуют передаче паразита дефинитивному хозяину. Так при поражении тканей глаза рыба слепнет и плавает у поверхности воды, а при поражении мозга меняется поведение, в том и другом случае становится доступной добычей для рыбоядных птиц. Не исключено, что формирование различий в тканевой специфичности изменяет иммунный ответ хозяина, а стабилизация иммунных систем паразита и хозяина является одним из важнейших направлений в коадаптивной эволюции.

Структура популяций для паразитов с участием нескольких хозяев определяется наиболее вагильным хозяином. Для диплостом таким хозяином являются рыбоядные птицы, которые совершая сезонные миграции, способствуют трансмиссии паразита на протяженные расстояния. Мы показали, что географическая локализация паразита в значительной степени определяется миграционными маршрутам водно-болотных птиц. Например, на территории Беларуси нами обнаружен изолят *D. sp.* LIN2, ранее встречавшийся только в Исландии, что подтверждается Восточно-Атлантическим путём миграции птиц. Включение в исследуемый ареал диплостом из водоёмов Беларуси позволило расширить число известных видов промежуточных и окончательных хозяев. Для популяций «хрусталиковых» видов характерно высокое гаплотипическое и низкое нуклеотидное разнообразие по гену *cox1*, а также сходство в структуре филогенетических сетей, отражающих демографическую историю видов.

Таким образом, расселение диплостом в новые экологические ниши сопровождается повышением уровня генетической вариабельности паразита. При этом паразит вынужден приспосабливаться к наиболее распространённому генотипу хозяина. Однако в этих условиях отбор обязательно будет поддерживать редкий генотип хозяина, поэтому через некоторое время паразиту необходимо выработать механизм преодоления защиты уже для нового генотипа хозяина. В этой системе при определённой изоляции (географической, гостальной или тканевой) происходит выработка локальных адаптаций, которая может привести к микроэволюционным событиям и видообразованию.

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
ГНЕЗДОВЫХ ГРУППИРОВОК КРАСАВКИ  
*Anthropoides virgo* L., ПО ЯДЕРНЫМ  
И МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ МАРКЕРАМ**

Мудрик Е. А.<sup>1</sup>, Кашенцева Т. А.<sup>2</sup>, Горошко О. А.<sup>3,4</sup>,  
Постельных К. А.<sup>2</sup>, Ильяшенко Е. И.<sup>5</sup>, Политов Д. В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Питомник редких видов журавлей Окского  
государственного природного биосферного заповедника,  
Россия, Рязанская обл., п. Брыкин Бор, 391072

<sup>3</sup>Государственный природный биосферный заповедник «Даурский»,  
Россия, Забайкальский край, с. Нижний Цасучей, 674480

<sup>4</sup>Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,  
Россия, Чита, 672014

<sup>5</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119011  
E-mail: mudrik@vigg.ru

Красавка *Anthropoides virgo* (L., Gruidae) — один из самых мелких и многочисленных журавлей мира. Это широкоареальный морфологически мономорфный вид, гнездящийся в степных и полупустынных биотопах Евразии от Азово-Черноморского региона через юг России, Казахстан, Кыргызстан, Забайкалье и Монголию до северо-восточного Китая. В гнездовой части ареала красавки выделяют европейскую, казахстанско-среднеазиатскую и восточноазиатскую части. В свою очередь, европейская часть подразделена на азово-черноморскую, среднедонскую, прикаспийскую и волго-уральскую территориальные гнездовые группировки (Белик, 2002; 2011; Русанов, 2006; Пыашенко, 2015). Места зимовки европейских красавок расположены в северо-восточной Африке, а азиатских — в Индии и Китае. Большая численность красавок, представляющих все гнездовые части ареала, приурочена к территории России, где, соответственно, сосредоточено максимальное разнообразие видового генофонда, обусловленное большой протяженностью ареала с запада на восток. В свя-

зи с тем, что популяционно-генетические исследования красавки никогда ранее не проводились, вопросы генетической изменчивости и дифференциации данного вида на всем его протяженном ареале остаются неизученными. В частности, неизвестно насколько гетерогенна красавка в разных гнездовых частях ареала и соотносится ли выявление географически приуроченных гнездовых группировок с их генетической дифференциацией. Также недостаточно изученной является миграционная активность красавок из разных гнездовых группировок, принадлежащих к одному пролетному пути. То обстоятельство, что разные географически удалённые друг от друга гнездовые группировки красавки имеют два места зимовки, вызывает интерес с позиций генетического сходства и различий особей из европейской и азиатской частей ареала.

Работы по анализу внутривидовой генетической структуры красавки начаты нами недавно и на данном этапе осуществляются с применением двух классов молекулярных маркеров: девяти изменчивых ядерных микросателлитных локусов (*Gram22*, *Gram30*, *Gpa12*, *Gpa38*, *Gpa39*, *GjM-15*, *GjM-34*, *Gj-4066*, *Gj-8077*) и контрольного региона митохондриальной ДНК. По данным микросателлитного анализа, проведенного для 76 особей красавки, уровень генетической изменчивости в шести выборках этого вида (крымской, краснодарской, калмыцкой, волго-уральской, среднеазиатско-казахстанской и восточноазиатской) высок: средние значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности составили  $0,574 \pm 0,025$  и  $0,601 \pm 0,032$  соответственно. По результатам анализа главных координат выявлено три генетически различающиеся группы красавки: в первую вошли крымские, краснодарские и калмыцкие выборки; вторую образовали волго-уральские особи; третья была представлена казахстанско-среднеазиатской и восточноазиатской (забайкальской) выборками. Волго-уральская и генетически близкие казахстанско-среднеазиатская и забайкальская выборки в такой же степени обособлены друг от друга, как и от группы выборок из западной части ареала в Крыму, Краснодарском крае и Калмыкии. В целом генетическая дифференциация красавок по микросателлитным локусам была высокой:  $F_{ST} = 0,111$ , что на порядок выше, чем у другого широкоареального вида журавлей — серого журавля, *Grus grus* L. ( $F_{ST} = 0,011$ ; Мудрик и др., 2015). При этом серый журавль более равномерно распространен по гнездовой части ареала и предположитель-

но является более консервативным в выборе гнездовых участков по сравнению с красавкой, которая, в зависимости от гидрологического режима, перемещается по гнездовым участкам в поисках наиболее подходящих условий для гнездования.

По результатам секвенирования контрольного региона мтДНК, азово-черноморские особи группируются с волго-уральскими, тогда как среднеазиатские красавки объединяются с восточноазиатскими (забайкальскими). Такой результат соотносится с разделением красавок по миграционным путям, однако он пока является предварительным из-за небольшого числа проанализированных особей и требует дальнейшего подтверждения с увеличением выборок.

*Работа поддерживается проектом РФФИ № 17-04-01287, программами Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем» и «Эволюция органического мира и планетарных процессов», а также комплексной научно-производственной программой Евроазиатской ассоциации аквариумов и зоопарков «Сохранение журавлей Евразии».*

## **СООТВЕТСТВИЕ МЕЖДУ ГЕННЫМИ И ВИДОВЫМИ ДЕРЕВЬЯМИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ СЕМЕЙСТВА Salmonidae**

**Олейник А. Г.**

*Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного  
отделения РАН, Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского,  
Россия, Владивосток, 690041  
E-mail: alla\_oleinik@mail.ru*

В филогенетических исследованиях, реконструирующих дивергенцию таксонов, начальные условия описания во многом определяют надежность итоговых гипотез. Интерес к этой проблеме значительно возрос в результате широкой дискуссии о соответствии между эволюцией отдельных генов и эволюцией видов, итогом которой стала консенсусная позиция о необходимости проводить разграничение между «*деревьями видов*» и «*деревьями генов*» (Avice et al., 1983; Nei, Kumar, 2000; Degnan, Salter, 2005; Degnan, Rosenberg, 2006).

Несмотря на достаточное число используемых маркеров, подавляющее большинство филогенетических исследований лососевых рыб ограничивается анализом отдельных генов или последовательностей ДНК одного гена разной длины у ограниченной выборки таксонов. Сходство топологий деревьев, реконструированных для различных генов и участков мтДНК, и степень их соответствия топологии полного митохондриального генома специально не изучались. Как правило, все полученные деревья рассматриваются не как взаимодополняющие, а как взаимоисключающие друг друга. В филогенетических исследованиях почему-то предполагают, что один участок мтДНК, обычно 300—600 пар оснований, является репрезентативным как в отношении всей молекулы, так и в отношении родственных связей изучаемой группы организмов и их эволюции. В то же время, появляется всё больше доказательств, что использование одного гена часто приводит к ложным филогенетическим выводам. Преодолеть эту проблему можно увеличивая набор таксонов с полностью определённой последовательностью мтДНК. Однако в настоящее время для отряда Salmoniformes такие данные ограничены.

Множество ошибочных филогенетических выводов было сделано из-за недостаточной длины анализируемых участков ДНК, поскольку короткие фрагменты, принадлежащие к одному гену, несут слабый или искаженный филогенетический сигнал (Rosenberg, Kumar, 2001). Основываясь на принципе суммирования признаков, сложилось распространённое представление, согласно которому, чем больше признаков, тем точнее филогенетическая реконструкция. Предполагается, что увеличение длины последовательности является лучшим способом увеличить поддержку, разрешение и точность реконструкций, поскольку эффект гомоплазий, проявляющийся в небольших наборах данных, в этом случае перекрывается верным филогенетическим сигналом (Lecointre et al., 1994; Cummings et al., 1995). Однако также было показано, что при определённых условиях можно получить прямо противоположный результат, когда добавление признаков приводит к неверной топологии дендрограмм (Felsenstein, 1978). При этом очевидно, что при формировании таксон-признаковой матрицы достаточно сложно разделить гены на «плохие» и «хорошие». Так как *a priori* нельзя сказать, какие гены целесообразнее использовать при исследовании филогенетических отношений каждой конкретной



таксономической группы, выбор оптимальных участков генома для филогенетического анализа чаще решается методом проб и ошибок. Решить эту задачу можно только после анализа генных деревьев и тестирования устойчивости структуры связей на дендрограммах при изменении начальных условий описания. Сравнительный анализ позволяет оценить, насколько совпадают, дополняют или противоречат друг другу результаты реконструкций, полученные для разных комплексов данных.

На основе проведённых исследований можно сделать вывод, что митохондриальная ДНК является эффективным филогенетическим маркером, при условии использования репрезентативного комплекса признаков для описания структуры анализируемого биоразнообразия лососевых рыб семейства Salmonidae. Установлено, что в митохондриальном геноме лососевых рыб есть несколько генов (*ND1*, *ND2*, *ND5*, *Cyt b*) и регуляторная область (*CR*), несущих максимальный филогенетический сигнал, и один наименее информативный ген (*ATPase6*). Результатом проведённого исследования является выбор комбинированного участка мтДНК для анализа филогенетических отношений гольцов рода *Salvelinus*, в состав которого входят гены, характеризующиеся оптимальной комбинацией длины нуклеотидной последовательности, скорости мутаций и уровня полиморфизма (*ND1/ND2*, *ND5/ND6*, *Cytb/D-loop*).

Анализ присутствия филогенетического сигнала в топологии генных деревьев через таксономическое соответствие показал, что информация, заключенная в различных генах мтДНК, является взаимодополняющей. Для родов *Salvelinus* и *Oncorhynchus* статистически устойчивые топологии не могут быть получены при анализе ни одного из шести индивидуальных участков мтДНК, вне зависимости от эволюционных моделей и методов построения дендрограмм. При реконструкции филогений репрезентативная выборка нуклеотидных последовательностей (или рестрикционных сайтов) разных генов лучше представляет изменчивость генома в целом, чем смежные сайты секвенированных последовательностей одного гена. Сбалансированный комбинированный набор признаков, или объединение нуклеотидных последовательностей нескольких белок-кодирующих генов, минимизируют отрицательные эффекты быстро эволюционирующих генов, связанные с мутационным насыщением и высоким уровнем гомоплазий,

и медленно эволюционирующих генов, у которых количество филогенетически информативных признаков может быть недостаточным для получения дихотомически разрешенных топологий.

Сопоставление топологий филограмм и применение генеалогического анализа позволили установить филогенетический сигнал, отражающий последовательность дивергенции таксонов гольцов, исключив конфликтные филогенетические сигналы, обусловленные особенностями эволюции отдельных генов. Получено подтверждение сформулированной ранее гипотезы (Олейник и др., 2015), согласно которой, в случае с филогруппами арктического гольца *S. alpinus* основные причины парафилии заключаются в противоречиях, связанных:

- 1) с неточными представлениями о родственных отношениях *S. taranetzi* и *S. alpinus*;
- 2) с нерешенной проблемой взаимоотношений *S. taranetzi* Азии и *S. a. erythrinus* Северной Америки.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 15-04-01000.*

## СЛЕДЫ СЛОЖНЫХ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ СОБЫТИЙ В МОЛЕКУЛЯРНЫХ ФИЛОГЕНИЯХ: БАЙКАЛЬСКИЕ ПРИМЕРЫ

Перетолчина Т. Е.<sup>1</sup>, Пудовкина Т. А.<sup>1</sup>, Петунина Ж. В.<sup>1</sup>,  
Коваленкова М. В.<sup>1</sup>, Порошина А. А.<sup>2</sup>, Трибой Т. И.<sup>1</sup>,  
Щербаков Д. Ю.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Лимнологический институт Сибирского отделения РАН,  
Россия, Иркутск, 664033

<sup>2</sup>Иркутский государственный университет,  
Россия, Иркутск, 664003  
E-mail: sherb@lin.irk.ru

Озеро Байкал — самое древнее из гигантских пресноводных озёр — населено разнообразной и в основном эндемичной фауной. Современное видовое богатство этой фауны — в рамках озера или системы озёр, существовавших непрерывно в пределах современного Байкала на протяжении примерно 25 миллионов лет. Несмотря на свои большие раз-

меры, возможности для пространственной достаточно долговременной изоляции невелики. Поэтому исследование механизмов, порождающих и поддерживающих уникальное биоразнообразие Байкала, представляет большой интерес.

Молекулярно-филогенетические исследования эволюционных историй, богатых видами групп байкальских позвоночных, часто приводят к неожиданным или даже парадоксальным результатам, например:

У многих групп ближайший общий предок неожиданно молод (2-3 миллиона лет), а общий предок с сестринской небайкальской группой — древний (возраст больше возраста Байкала). Пример — моллюски сем. *Baicaliidae*;

Виды, относительно далекие друг от друга согласно данным сравнения ядерных ДНК, имеют практически общий пул митохондриальных маркеров и наоборот — достоверно различающиеся по митохондриальным маркерам виды выглядят как один при сравнении последовательностей весьма быстро эволюционирующих ядерных генов (митохондриальная и ядерная трансгрессии соответственно);

Границы между популяциями, определенные с использованием разных молекулярных маркеров, не совпадают друг с другом и находятся в неожиданных местах географически.

Мы использовали индивидуально-ориентированные компьютерные модели для того, чтобы найти сценарии эволюционных событий, которые могли бы объяснить наблюдаемые явления. Для этого в качестве характеристического свойства «индивидуумы» содержали «последовательности ДНК», которые передавались при скрещиваниях подобно митохондриальным генам (по материнской линии) или ядерным — как у диплоидных организмов размножающихся половым путем. Это дало возможность по окончании работы модели получать наборы последовательностей, которые можно было далее анализировать с помощью обычных методов молекулярной филогенетики. Этот подход позволил очертить условия для возникновения трансгрессий, их дифференциации от унаследованного полиморфизма и т. п. Теоретические результаты были использованы для объяснения дифференциации полихет, возникновения трансгрессий у них и у представителей рода гастропод *Baicalia*, а также необычной подразделенности на популяции у амфиподы *Gmelinoides fasciatus*.

## ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВОЛКА *Canis lupus* L.: ЧТО МЫ ЗНАЕМ И ЧТО ХОТИМ УЗНАТЬ

Политов Д. В.<sup>1</sup>, Талала М. С.<sup>1</sup>, Бондарев А. Я.<sup>2</sup>, Павлов П. М.<sup>2</sup>,  
Захаров Е. С.<sup>3</sup>, Межнев А. П.<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>ФГБУ «Центрохотконтроль», Россия, Москва, 117218

<sup>3</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Россия,  
Якутск, 677890

<sup>4</sup>Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации,  
Россия, Москва, 125993  
E-mail: dmitri\_p@inbox.ru

Интерес к изучению популяционно-генетической структуры волка (*Canis lupus* L.) определяется важным экологическим и социально-экономическим значением этого широко распространённого вида. В ряде районов, где стабильно или периодически наблюдается высокая численность волка, стоит задача регулировать рост его популяции из-за существенного вреда, приносимого домашним и охотничьим животным этим сильным и умным хищником. В то же время, на значительной части ареала, в частности, во многих областях Европы, необходимо предпринимать различные меры охраны и даже восстанавливать вид путём реинтродукции на территориях, где он исчез в результате непосредственного преследования человеком или нарушения естественных местообитаний. При низкой численности популяции волка также испытывают последствия гибридизации с собакой. В отношении Палеарктики российскую часть ареала, и прежде всего популяции Сибири, можно рассматривать как ядро видового генофонда. Пространственное распределение генетической изменчивости, как в центре, так и на периферии ареала волка в Евразии, в настоящее время слабо изучено. Баланс территориальности, свойственной стаям, формирующимся на основе доминирующих размножающихся пар и миграционной активности молодых зверей при расселении, а также сезонные миграции волка в тунд-

ровых, степных и горных местообитаниях создают предпосылки, как к формированию, так и размыванию генетически выраженных территориальных группировок. Количественные оценки пространственной подразделённости для большей части ареала волка в России отсутствуют, а баланс факторов, формирующих генетическую структуру вида (поток генов, генетического дрейфа, стабилизирующего и локального дизруптивного отбора) остаётся неизвестным. Если североамериканские и периферийные европейские (Скандинавия, Прибалтика, Балканы, Пиренеи) популяции охарактеризованы по митохондриальным и ядерным ДНК-маркерам, то в отношении волка Дальнего Востока, Сибири, Урала и востока Европейской части России подобные работы ещё только разворачиваются. В настоящем исследовании мы приводим пилотные результаты анализа популяционно-генетической структуры волка Сибири и прилегающих территорий Восточной Европы. Исследовали образцы 496 особей волка, представленных преимущественно фрагментами высушенных шкур зверей, добытых охотниками в 2007–2016 гг. в различных регионах Сибири: Алтайский край, Республика Тыва, Красноярский край, Республика Бурятия, Забайкальский край, Республика Саха (Якутия) и Европейской части России (Северный Кавказ, Ленинградская обл. и др.; приведены в качестве аутгруппы). Основная часть образцов проанализирована с помощью шести микросателлитных локусов с тетра- и пентануклеотидными повторяющимися мотивами (Francisco et al., 1999). Микросателлитный анализ выявил высокий уровень полиморфизма, однако статистически значимых различий показателей аллельного и генного разнообразия между выборками не выявлено, что может свидетельствовать о стабильной популяционно-генетической структуре популяций волка без существенных последствий эффекта резкого снижения численности («бутылочного горлышка»). Средняя ожидаемая гетерозиготность  $H_E$  составила 0,685. В то же время относительно низкие попарные значения показателя генетической подразделённости между выборками  $F_{ST}$  (0,007–0,07) и среднее значение  $F_{ST}$ , равное 0,06, свидетельствуют об интенсивном потоке генов, связывающем территориальные группировки волка различных регионов Сибири. Анализ главных координат по матрице попарных генетических дистанций (PCoA) показал кластеризацию выборок,

в целом соответствующую их географическому происхождению. При этом выявлены основные группировки:

- 1) Алтай + Тыва
- 2) Забайкалье + Бурятия
- 3) Якутия

Результаты анализа многолокусных гаплотипов в программах Geneland и *STRUCTURE* продемонстрировали выраженное изменение распределения вклада различных генетических кластеров (К варьировало от 3 до 5) в генофонд изученных группировок волка, как в широтном, так и в меридиональном направлении. В целом, наблюдается соответствие выявленной генетической структуры данным о динамике численности и распространении форм (подвидов) волка на исследованной территории. В частности, у волка Якутии и севера Красноярского края отмечено наличие кластера, который, вероятно, связан с выделенным ранее на основе морфологии тундровым волком, а у алтайских и забайкальских волков можно предполагать вклад генов степного волка Казахстана и Монголии, соответственно. Выполненный на подвыборке в 133 особи анализ последовательностей контрольного региона митохондриальной ДНК (Талала и др., 2017) показал высокий уровень гаплотипического (0,92) и нуклеотидного (0,02) разнообразия сибирских волков. Построенная медианная сеть гаплотипов выявила наличие предположительно как древних, широко распространённых гаплотипов, так и производных, приуроченных к определённым регионам: 1) Алтай + Тыва: 2) Забайкалье + Бурятия и 3) Якутия, что в целом соответствовало данным анализа ядерных микросателлитных локусов. Таким образом, на исследованной территории выявлен высокий уровень изменчивости молекулярно-генетических маркеров ядерной и цитоплазматической локализации и невысокие значения показателей межпопуляционной дифференциации. Наблюдаемую картину можно объяснить стабильной, поддерживаемой балансом миграции и стабилизирующего отбора генетической структурой популяций волка Сибири. При этом пространственная кластеризация территориальных группировок волка достаточно хорошо выражена, что может отражать локальную адаптацию и естественный отбор местных субпопуляций и отдельных семей. Многое в генетической структуре волка ещё остается неясным. Так, мы планируем оценить дифференциацию сибирских и ев-

ропейских популяций, что позволит оценить статус сибирского лесного волка, по ряду источников представляющего отдельный подвид, а по другим — составляющий единый комплекс со среднерусским волком, и, возможно, являющимся его донорским генофондом при расселении с востока, из областей с высокой численностью, на запад. Перспективы более подробного анализа генетической структуры волка связаны с увеличением охвата территории, спектра и количества молекулярных маркеров. Проясняющаяся в ходе данного исследования картина позволит решать и практические задачи по выявлению территорий, где нужно предпринимать меры охраны волка и регионов, где требуется реализация согласованной между соседними субъектами РФ научно обоснованной программы по регулированию его численности. При этом следует чётко различать принятие мер в отношении быстрого роста численности молодых особей и необходимость сохранения размножающихся и умеющих охотиться пар.

*Работа выполнена при поддержке подпрограммы «Генофонды живой природы и их сохранение» Программы фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие природных систем».*

## **ГЕНОФОНД КАВКАЗА ПО НОВЕЙШИМ ДАННЫМ Y-ХРОМОСОМНЫХ МАРКЕРОВ «ПОЛНОГЕНОМНОЙ ЭРЫ»**

**Схаляхо Р. А.<sup>1,2</sup>, Кагазежева Ж. А.<sup>3</sup>, Урасин В. М.<sup>4</sup>,  
Запорожченко В. В.<sup>1,2</sup>, Агджоян А. Т.<sup>2</sup>, Альборова И. Э.<sup>5</sup>,  
Дибирова Х. Д.<sup>1,2</sup>, Почешхова Э. А.<sup>3</sup>, Балановская Е. В.<sup>1</sup>,  
Балановский О. П.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>*Медико-генетический научный центр РАМН,  
Россия, Москва, 115478*

<sup>2</sup>*Институт общей генетики им. Н. И.Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119991*

<sup>3</sup>*Кубанский государственный медицинский университет,  
Россия, Краснодар, 350063*

<sup>4</sup>*Компания YFull service, Россия, Москва*

<sup>5</sup>*Московский физико-технический институт,  
Россия, Долгопрудный, 141707  
E-mail: shalyaho.roza@yandex.ru*

Народонаселение Кавказа сложилось в ходе напластования множества миграций, часть которых мы обнаруживаем в современном языковом разнообразии: поэтому изучение генофонда Кавказа проводилось с учётом данных лингвистики в три этапа. На первом этапе были изучены народы Северного Кавказа без его тюркоязычного населения: народы северокавказской языковой семьи и ираноязычные осетины. На втором этапе были изучены все тюркоязычные этносы, отражающие вклад в генофонд Кавказа более поздних миграций из евразийской степи. На третьем этапе в исследование включены этносы и субэтносы Южного Кавказа. При исследовании народов Северного Кавказа (северокавказской языковой семьи и ираноязычных осетин) согласованность итогов, полученных четырьмя независимыми методами, позволила сформулировать надёжный вывод: генетическая и лингвистическая структуры «автохтонного» народонаселения Кавказа тесно связаны друг с другом историей населения Кавказа [Balanovsky et al., 2011]. Изучение тюркоязычного населения Кавказа выявило высокую гетерогенность его Y-хромосомного генофонда



[Схаляхо и др., 2013; Схаляхо, 2013]. Анализ генофонда народов Южного Кавказа в широком контексте Западной Евразии позволил реконструировать особенности его связей с популяциями Северного Кавказа и Передней Азии [Balanovsky et al., 2017]. Исследования популяций казаков показало, что на ранних этапах русской экспансии взаимодействие пришлового славянского и автохтонного кавказского генофондов происходило по сценарию ассимиляции, а на поздних этапах преобладал сценарий, при котором заселение Кавказа русскими колонистами происходило без ассимиляции автохтонного населения [Балановский и др., 2010].

Изучение генофонда Кавказа по маркерам Y-хромосомы со «стандартным» уровнем филогенетического разрешения выявило ярко выраженную приуроченность отдельных гаплогрупп Y-хромосомы к разным регионам Северного Кавказа: гаплогруппа **G2a** характерна для Западного и Центрального Кавказа, **J1** и **J2** — для Восточного. Новые технологии полногеномного секвенирования Y-хромосомы (появившиеся с конца 2013 г.) позволяют перейти на более высокий уровень филогенетического разрешения и, следовательно, точнее дифференцировать потоки миграций на Кавказе. Наиболее актуален детальный анализ гаплогруппы **G2a**, доминирующей на Западном и Центральном Кавказе: ее полногеномное секвенирование и анализ распространения выявленных субветвей разных регионах Кавказа и окружающих регионов.

В недавнем исследовании генофонда Передней Азии [Balanovsky et al., 2017] детальный анализ популяций Южного Кавказа выявил генетическую близость армян населению Передней Азии, а грузинов — к народам Северного Кавказа. В этой работе также представлено обновленное филогенетическое древо гаплогруппы **R1b** (по данным полного секвенирования Y-хромосомы), где помимо известной западной ветви (маркер L51), нами выявлена и восточная ветвь (маркер GG400).

Остаётся открытым вопрос, связанный с паневразийской гаплогруппой **R1a**: можно ли свести наличие на Западном Кавказе к влиянию европейских миграций на Кавказ (как предполагалось в ряде работ) или же этот значимый вклад привнесён разными дославянскими миграциями? Будут представлены материалы для решения этого вопроса.

Важным ключом в решении кавказской проблематики выступают датировки кластеров, полученные по STR гаплотипам внутри новых

ветвей основных гаплогрупп. Ярким подтверждением выступают полученные ранее датировки при использовании «генеалогической» скорости мутирования в кавказских популяциях, которые совпали с лингвистическими и историческими датами [Balanovsky et al., 2011]. В вышедших недавно обзорах по скоростям мутаций коллектива приводятся преимущества использования «генеалогической» скорости для гаплогрупп моложе 7 тысяч лет [Балановский, Запорожченко, 2016; Balanovsky, 2017].

Будут представлены результаты, полученные при выделении новых ветвей филогенетического дерева гаплогрупп **G2a**, **R1a** и **R1b** на основе полного секвенирования Y-хромосомы, и последующего массового скрининга распространения выявленных ветвей в популяциях Кавказа. Также будут приведены новые данные филогенетического анализа и проведенные параллели с помощью датировок кластеров внутри новых ветвей гаплогрупп.

*Исследование поддержано грантом РФФИ № 16-06-00364\_a, РФФИ № 17-309-50004 мол\_нр и программой президиума РАН «Молекулярная и клеточная биология».*

**СВЯЗЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА  
С УСТОЙЧИВОСТЬЮ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ  
СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ, РАССЧИТАННОЙ  
С ПОМОЩЬЮ ВЕРОЯТНОСТНОЙ МОДЕЛИ  
НА ПРИМЕРЕ РАС СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЫ  
*Puccinia graminis forrma specialis tritici***

Юрьев А. И.<sup>1</sup>, Никулин В. А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,  
Россия, Москва, 117647

<sup>2</sup>Институт проблем управления им. В. А. Трапезникова РАН,  
Россия, Москва, 117997  
E-mail: yuriev57@mail.ru

Сложность изучения естественного отбора обусловлена, в том числе, тем, что в качестве характеристики конкурирующих форм обычно используется не всегда пригодная для этого «приспособленность». То есть

количество оставляемых потомков, которое, учитывая многолетнюю динамику размножения, может не практике оказаться весьма нестабильным. Мы в данной работе применили альтернативный подход, поставив в центр нашего рассмотрения такую характеристику генетической структуры популяции, как устойчивость.

Для оценки устойчивости генетической структуры популяции мы предлагаем использовать стохастическую модель Гудмена-Бейловски, успешно применявшуюся в популяционной демографии для оценки продолжительности существования островных популяций. Параметры модели: скорость роста, дисперсия скорости роста, максимально возможный размер популяции во многих случаях вполне могут быть определены эмпирически для изучаемой реальной популяции. На их основе модель рассчитывает максимально возможную продолжительность существования популяции, или, в нашем случае, внутривидовой формы внутри популяции (число поколений, за которое случайным образом колеблющаяся численность с вероятностью 95 % достигнет нулевого значения). Этот показатель и предлагается использовать, как меру устойчивости генетических структур.

Для тестирования модели мы использовали исторические данные о встречаемости разных физиологических рас стеблевой ржавчины на территории США в течение 15 лет, потому, что колебания встречаемости рас представлялись хаотическими, и при этом наблюдалось вымирание некоторых рас, видимо, в результате сочетания нескольких факторов. Один год считали поколением, так как половой процесс у этого вида один раз в году, хотя между ними есть и бесполое поколения, где изменения теоретически должны быть меньше. Максимально возможную численность определили приблизительно по данным об урожаях того времени. К этому параметру модель, при астрономических размерах изучаемой макропопуляции ( $10^{13}$ ) оказалась наименее чувствительна, и результат мало отличается при различиях на порядок-другой.

Выяснилось, что значения ожидаемой максимальной продолжительности существования рас стеблевой ржавчины варьируют от одного года до пяти с половиной тысяч лет. Следовательно, в одной макропопуляции одновременно существовали расы, различающиеся по устойчивости, в пять тысяч с лишним раз. Если даже считать, что в отдельных случаях

имеет место артефакт, то и тогда различия в устойчивости варьируют более чем в 500 раз. Таким образом, исход конкуренции между расами может быть предсказан с большой степенью вероятности.

Из двух высокоустойчивых рас за период наблюдения не вымерло ни одной, из четырёх рас средней устойчивости вымерла одна, из трёх рас низкой устойчивости вымерло две. Следовательно, модель Гудмена-Бейловски обладает в таких случаях прогностической силой, и может использоваться для изучения естественного отбора. Это говорит о преобладании, по крайней мере, в приведённом примере, «стохастического отбора» (в результате колебаний встречаемости) над «направленным» (в результате градуальных изменений встречаемости).

## Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

### Стендовые доклады

#### КОНСЕРВАТИВНОСТЬ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ДОМЕНОВ КЛЮЧЕВЫХ БЕЛКОВ МЕЙОЗА ЗАВИСИТ ОТ ФУНКЦИИ ЭТИХ БЕЛКОВ

Гришаева Т. М., Богданов Ю. Ф.

*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,*

*Россия, Москва, 119991*

*E-mail: grishaeva@vigg.ru*

Рекомбинация генов и подготовка к сегрегации гомологичных хромосом «обслуживаются» комплексом специфичных для мейоза белков, которые не функционируют или даже отсутствуют в соматических (вегетативных) клетках, делящихся путём митоза. У дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* и сперматоцитов крысы *Rattus norvegicus* в ходе мейоза функционирует около 1 300 белков, из которых примерно 300–350 специфичны для мейоза. Существуют мейоз-специфичные когезины, их протекторы-шугошины, белки синаптономных комплексов и другие специфичные для мейоза белки. Основную массу мейоз-специфичных белков составляют белки рекомбинации — ферменты и модуляторы этого процесса. Они считаются наиболее консервативными. В противоположность им белки, формирующие синаптономные комплексы (СК), различны у разных организмов. СК — вспомогательные структуры мейотического синапсиса и рекомбинации хромосом — формируются между гомологичными хромосомами и живут ограниченное время в ходе мейоза. Они ассоциируют с когезинами, сцепляющими сестринские хроматиды. Консервативность мейотических когезинов ниже, чем у когезинов соматических клеток.

Опубликованные оценки эволюционной консервативности специфических белков мейоза — это оценки, основанные на разных критериях сравнения белков. Мы поставили перед собой задачу сравнить с помощью одинаковых критериев степень сходства основных белков,

функционирующих в мейозе, у модельных объектов, которые используются при изучении мейоза и относятся к разным филогенетическим ветвям эукариот.

Компьютерными методами исследовали четыре ключевых белка мейотической рекомбинации (в порядке их функционирования в мейозе) — SPO11, RAD51, DMC1, MLH1, — хромосомные белки-когезины Rad21/Rec8 и группу белков Hop1/ASY1/HIM-3/HORMAD1, входящих в состав СК. Нами были изучены методами биоинформатики ортологи указанных белков из протеомов восьми модельных видов эукариот: сумчатых грибов *Schizosaccharomyces pombe* (Sp), *Saccharomyces cerevisiae* (Sc), высшего растения *Arabidopsis thaliana* (At), насекомого *Drosophila melanogaster* (Dm), нематоды *Caenorhabditis elegans* (Ce), рыбы *Danio rerio* (Dr), млекопитающих: мыши *Mus musculus* (Mm) и человека *Homo sapiens* (Hs). Аминокислотные последовательности белков находили в базах данных UniProtKB/TrEMBL и NCBI. Всего нами было исследовано 57 мейотических белков.

Функциональные домены ферментов определяли с помощью программы CDART — Search for Conserved Domains within a protein sequence. Для выявления сходства мейотических белков-ортологов у выбранных видов эукариот поочередно составляли пары этих белков и с помощью программы NCBI Protein BLAST сравнивали их аминокислотные последовательности. Для количественной оценки сходства белков использовали показатель сходства Score (результат работы программы BLAST). Значение Score зависит от длины белка, поэтому при попарном сравнении каждого белка с его ортологами других организмов мы использовали относительные значения Score (в процентах от максимально сходства — «сам на себя»). Таким образом, для разных белков можно сравнивать относительные показатели (Scores в %) его сходства с ортологами.

Мы установили, что в плане эволюции наиболее консервативным из изученных белков является медиатор рекомбинации RAD51. Его мейотический гомолог DMC1 менее консервативен, как и белок mismatch-репарации MLH1. Мейоз-специфичная эндонуклеаза SPO11 наименее консервативна из изученных нами ферментов мейоза. Структурные белки мейотических хромосом мало консервативны. Мейотический когезин REC8 имеет в 6 раз меньшее сходства у организмов из разных царств, чем его соматический гомолог RAD21. Промежуточными по консервативности

являются белки синаптонемных комплексов, содержащие домен NORMA.

Мы отдельно оценили консервативность некоторых функциональных доменов, входящих в состав мейотических белков. Два функциональных домена эндонуклеазы SPO11 и домен MutL Trans\_MLN1 фермента MLN1 оказались настолько же или даже менее консервативными, чем целые белки. Консервативность функциональных доменов ферментов RAD51 и DMC1 лишь ненамного превышала консервативность целых молекул. В отличие от ферментов, основной вклад в консервативность когезиновых белков RAD21 и особенно REC8 вносят именно функциональные домены. Их консервативность в 3-5 раз выше, чем у целых молекул. Функциональный домен NORMA нескольких белков СК также более консервативен (в 2-3 раза).

Таким образом, среди ключевых белков мейоза наиболее консервативны белки, ответственные за точность мейотической рекомбинации. Когезины, белки СК и мейоз-специфичная эндонуклеаза SPO11 менее консервативны даже в пределах их функциональных доменов. Полученные данные свидетельствуют о том, что мейоз-специфичные белки претерпели независимую эволюцию в разных филогенетических линиях эукариот.

## **ЭВОЛЮЦИОННАЯ ДИНАМИКА PLE РЕТРОТРАНСПОЗОНОВ У ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ**

**Гуляев А. С.**

*Институт биологии гена РАН,  
Россия, Москва, 119334*

*Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: guliaev@genebiology.ru*

Мобильные генетические элементы и, в частности, ретротранспозоны, составляют значительную часть геномов эукариот и являются одним из основных источников возникновения изменчивости и нестабильности. С момента их открытия прошло уже более шестидесяти лет, и, тем не менее, отдельные их классы, такие как *Penelope*-подобные элементы (*Penelope*-like elements, PLE), остаются малоизученными и по сей

день. Эта, по всей видимости, наиболее древняя группа ретротранспозонов примечательна тем, что её представители содержат НН-рибозимы и сплайсосомные интроны. Известно, что PLE включают в себя как минимум четыре надсемейства (*Penelope*, *Neptune*, *Athena*, *Coprina*) и несколько семейств (*Poseidon*, *Nematis*, *Osiris*, *Cercyon*), распространённых в геномах почти всех эукариот, где занимают несколько процентов геномной последовательности. Типичный PLE имеет одну открытую рамку считывания (ОРС), кодирующую белок с ревертазной и эндонуклеазной активностями (RT и EN домены) и прямые или инвертированные концевые повторы. Кроме того, установлено, что PLE надсемейств *Coprina* и *Athena* не кодируют эндонуклеазный домен и филогенетически близки к теломеразным обратным транскриптазам. В недавних исследованиях было показано, что PLE могут участвовать в мобилизации и горизонтальном переносе генов (ГПГ). Ещё в догеномную эру у плоских червей были описаны несколько PLE: два элемента у *Schistosoma mansoni* (*Cercyon*, *Perere-10*), три у *S.japonicum* (*Penelope-Sj1*, *Sj2*, *Sj3*) и несколько элементов специфичной для плоских червей группы *Perere* — в геноме *Schmidtea mediterranea*. В недавнем исследовании было показано, что PLE в геноме *S.japonicum* представлены двумя большими группами, которые уже присутствовали в геноме общего предка шистосом.

Цель этой работы состояла в том, чтобы изучить представленность, разнообразие и эволюционную динамику PLE-ретротранспозонов в геномах 30 видов плоских червей четырёх классов: Trematoda (n=12), Cestoda (n=14), Monogenea (n=2) и Rhabditophora (n=2). В исследовании использовались сборки геномов плоских червей, доступные в базе данных WormBase.

Для получения потенциально активных последовательностей PLE каждый геном обрабатывали следующим образом. С помощью программ RepeatModeler и Censor проводили *de novo* поиск и классификацию повторов; полученные таким образом консенсусы PLE использовали как библиотеку RepeatMasker для определения границ элементов и их количества. Для дальнейшего анализа отбирали только те последовательности, которые содержали RT домен, а среди них — те, что содержали ОРС длиной от 1000 п.н. В качестве референсных последовательностей PLE разных семейств использовали известные PLE из RepBase.



Результаты. Доля в геноме, представленная PLE, варьирует у плоских червей в широких пределах и коррелирует с размером генома. Так, у трематод доля PLE составляет от 3 до 15%; у цестод — от 0,02 до 10,32%; у моногеней — от 1 до 37,7%; у свободноживущих — от 0,58 до 3%. У всех цестод с размером генома около 100 Мб (семейства Taeniidae и Hymenolipididae) PLE почти полностью утеряны. Исключение составляют виды с геномами более 500 Мб — *Diphyllbothrium latum*, *Schistocephalus solidus*, *Spirometra erinaceieuropaei* (доля PLE 7 — 10%). По доле потенциально активных PLE в общем числе PLE выделяются два «гиперактивных» вида — *S.mansoni* и *Macrostomum lignano*, у которых соответственно 11 и 25% PLE являются потенциально активными. У остальных видов этот показатель колеблется от 0,25% (*Protopolystoma xenopodis*) до 7,33% (*Gyrodactylus salaris*). В случае *S.mansoni* такая высокая доля активных PLE скорее всего объясняется тем, что данный образец принадлежит популяции из Пуэрто-Рико, куда эти паразиты были завезены из Африки во времена работорговли, т. е. активность PLE отражает процессы адаптации паразита к новым условиям. Подобные результаты были получены для RTE и LTR ретротранспозонов *S.mansoni*. Однако неясной остается причина активности PLE в геноме *M. lignano*, по крайней мере у нас, нет явных причин считать это признаком адаптационных процессов. Филогенетический анализ аминокислотных последовательностей RT и EN доменов показал, что у плоских червей присутствуют все известные семейства PLE. Самое древнее семейство PLE — Neptune — обнаружено только в геноме *M.lignano* (Rhabditophora) и одна копия — в геноме *G.salaris*. В то же время у обоих видов рабдитофор не найдено потенциально активных PLE из семейств Penelope или Poseidon, но присутствует одна из подгрупп семейства Perere. У моногенетических сосальщиков присутствуют PLE из семейств Perere (*G.salaris*) и Poseidon (*P.xenopodis*). У трематод и цестод PLE представлены семействами Penelope и Perere. У обоих классов семейство Perere наиболее многочисленно и разнообразно и представлено тремя группами, в одну из которых входит ранее описанный элемент *Perere-10*. Семейство Penelope у трематод и цестод не столь многочисленно как *Perere*, и представлено двумя кладами, в одну из которых входит ранее описанный элемент *Cercyon* (из генома *S.mansoni*), а вторая близка к элементу *Xena*, выделенному из генома рыбы фугу *T.rubripes*.

В данном исследовании демонстрируется, что разнообразие, активность и количество PLE превосходят ранее имевшиеся представления: *Penelope*-like элементы плоских червей принадлежат различным группам и являются активными участниками геномной эволюции. В некоторых классах и семействах плоских червей произошла полная потеря всех PLE или отдельных их семейств, в то время как другие виды проходят через стадию всплеска активности PLE. Это исследование открывает возможность для масштабного изучения структурных особенностей PLE плоских червей, их участия в мобилизации и регуляции экспрессии генов, а также их роли в ГПГ от червей-паразитов к животным-хозяевам.

## **МОДЕЛЬ УВЕЛИЧЕНИЯ ГЕНОМА ВИРУСА, ВИДООБРАЗОВАНИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ГРУППИРОВАНИЕ У ВИРУСОВ НА КЛАССИЧЕСКОМ ПРИМЕРЕ МИО- И ПОДОВИРУСОВ**

**Зимин А. А.<sup>1</sup>, Никулин Н. А.<sup>1</sup>, Aminov R.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Институт биохимии и физиологии микроорганизмов  
им. Г. К. Скрябина РАН, Россия, Пущино, 142290*

<sup>2</sup>*School of Medicine and Dentistry; University of Aberdeen;  
Aberdeen; AB25 2ZD; UK*

*E-mail: zimin@ibpm.pushchino.ru*

Бактериофаги или бактериовирусы — это самая распространённая и самая многочисленная размножающаяся живая сущность на Земле. Они имеют большое значение в самых различных процессах, как связанных с регуляцией развития и эволюцией бактерий, так и с глобальными процессами переноса и трансформации массы и энергии в биогеоценозах планеты. Большой интерес представляет филема бактериофагов (или фагов), базирующаяся на имеющихся геномных и метагеномных данных. Прикладное значение фагов и их белков связано с использованием в качестве терапевтических антибактериальных агентов. В последние десятилетия фаговая терапия как альтернатива антибиотикам была дополнена возможностью лечения с помощью бактериолизинных фагов, эндолизинных, и с помощью других агентов фагового происхождения. Совокупно все

эти средства — надежда врачей XXI века на фоне критичного для человечества распространения генов устойчивости к антибиотикам среди патогенных бактерий. Уже многие десятилетия Россия является абсолютным лидером в применении фаговой терапии и производстве фаговых препаратов в мире. Но самым важным, по нашему мнению, применением фагов является их использование в качестве модели научного исследования. Практически все основные наши знания в молекулярной биологии были получены с помощью бактериофагов в качестве модели. Более 15 Нобелевских лауреатов использовали фаг Т4 для своих исследований. Следствием этого является необходимым использование этой модели для передачи знаний: для образования и для развития других отраслей науки.

С точки зрения геномики, хвостатые бактериофаги можно разделить на две группы. Геномы одной из них имеют длину 20–40 тысяч нуклеотидов. Бактериофаги этой группы содержат минимум генов, абсолютно необходимых для мультипликации вируса в бактерии-хозяине. В случае длины генома примерно 40 тысяч нуклеотидов может присутствовать небольшой избыток генов с дополнительными функциями. Обычно это гены антирестрикции и немногие гены адаптации к нише хозяина. Другая группа фагов имеет большую или значительно большую длину геномов порядка 100–200 тысяч нуклеотидов. Естественно, дополнительных генов, кодирующих адаптационные функции, в этом случае много. И много больше, чем генов, абсолютно необходимых для мультипликации бактериовируса. Одними из самых исследованных бактериофагов являются классические объекты науки: подовирус Т7 и миовирус Т4. Эти вирусы не только сыграли ключевую роль при познании нами молекулярных основ жизни, но и были использованы для накопления большого числа сведений об их развитии в клетке. Получен большой банк мутантов по самым различным генам этих вирусов. Например, по всем позициям аминокислотной последовательности мурамидазы бактериофага Т4, ответственной за выход фага в среду, в её гене получены мутанты. И более того, по несколько мутантов по каждому кодону. Больше всего геномов также определено для родственников этих вирусов. Это несколько сотен геномов. Ряд генов сиквенирован у нескольких десятков тысяч родственных фагов. Т4 и Т7 интересны и тем, что заражают как энтеробактерии, так и сине-зелёные водоросли. То есть, их геномы сформировались, вероятно, до появления

современных бактерий. Можно рассмотреть формирование этих вирусов в свете гипотезы о LUCA, скорее, во времени до LUCA.

Как и у всех хвостатых фагов, геномы T4 и T7 имеют все три основные функциональные группы сцепления генов. Это группа генов репликазы, группа генов частицы и группа генов лизиса клетки. Геном T7 немного менее 40 тысяч нуклеотидов (около 50 генов), геном T4 — примерно 170 тысяч нуклеотидов (289 генов). Как и геном бактерий, геном бактериофага T4 можно разделить на 2 части: консервативная — кор-геном (англ. "core" — ядро), вариабельная — вспомогательный геном. Данное деление основано на встречаемости гомологичных генов у родственных ему вирусов. В кор-геноме можно выделить 2 типа генов — кор-гены и квазикор-гены. Квазикор-гены встречаются у фагов, которые приспособлены к определенным бактериям, занимающим свою экологическую нишу. Наибольшую дивергенцию в этих генах, по имеющимся данным, можно заметить между морскими T4-родственными цианофагами и T4 (отсутствуют гомологи), что может быть связано с их длительной изоляцией в процессе эволюции. Вспомогательный геном находится в специальных локусах, названных гипервариабельными, пластичными регионами. Возможный механизм их передачи связан с последовательностями, которые фланкируют гены, содержат ранний промотор и структуру в виде шпильки (PeSL). Они ассоциированы преимущественно с открытыми рамками трансляции. Данные элементы позволяют осуществлять направленную рекомбинацию. Стоит также отметить, что организация структуры PeSL+ схожа с определёнными участками в бактериальном геноме — интегронами, которые участвуют в образовании гипервариабельных островков. Таким образом, можно предположить, что отсутствие гомологичных квазикор-генов у T4-родственных цианофагов и T4-фагов может быть обусловлено механизмом, также использующим схожие структуры (PeSL). Большой же размер генома фага T4 обеспечивает возможность процесса обмена, аккумулярования, удаления, обмена генов за счёт таких элементов. В докладе рассматривается схема преобразования генома фага T7 (или формально генома любого сходного по размеру фага) в геном крупного бактериовируса, такого как T4. Схема состоит из распределения генов, появления мозаичности и потери симметрии. На основе этой схемы разрабатываются решения для других вариантов распределения генов, заме-

ны групп сцепления, замены отдельных генов в группах сцепления. Приводятся статистические параметры сходства отдельных генов в группах сцепления, формируется база знаний для моделирования расширения генома в эволюции бактериовирусов. Делаются выводы о распространённости таких решений в мире вирусов. На основе такого подхода предлагаются решения для филогенетической таксономии хвостатых бактериовирусов. Ряд решений учитывает возможную замену групп сцепления на функционально аналогичные, но другого происхождения. В этом случае обсуждается вопрос формирования нового генома комбинаторно, что можно условно назвать «видообразованием» у вирусов. На основе этих решений делаются экскурсии в некоторые группы вирусов эукариот. В первую очередь предлагаемые решения мы пытаемся приложить для таксономии поксовирусов. Поксовирусы — это крупные вирусы эукариотических клеток. Их геномы близки по размеру к геному Т4. Поксовирусы заражают как клетки человека и ряда сельскохозяйственных млекопитающих, так и клетки насекомых. Наиболее известной болезнью, вызываемой этими вирусами, является оспа. Наиболее исследованным поксовирусом является вирус осповакцины. Многие решения, разработанные на модели расширения генома фага, можно приложить к филогении поксовирусов.

**ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ТРЕНД  
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АЛЛЕЛЬНЫХ ЧАСТОТ  
ГЕНОВ БИОТРАНСФОРМАЦИИ ЭТАНОЛА  
ADH1B\*RS1229984 И ALDH2\*RS671  
У КОРЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Имекина Д. О.<sup>1</sup>, Акимова И. В.<sup>1</sup>, Солопекин Н. В.<sup>2</sup>,  
Ульянова М. В.<sup>1</sup>, Тхоренко Б. А.<sup>1</sup>, Лавряшина М. Б.<sup>1</sup>

*1Кемеровский государственный университет,  
Россия, Кемерово, 650000*

*2Центр экспертиз охраны труда «Эксперт»,  
Россия, Кемерово, 650036  
e-mail: dolinina\_1993@mail.ru*

Изучение полиморфизма генов биотрансформации этанола человека в связи с различиями функционирования системы ADH-ALDH,

отвечающей за метаболизм этанола, актуально для генетики и медицины. Формирование адаптивной генетической структуры популяций человека к условиям обитания определяется многими факторами: климатом, особенностями питания, культурными традициями, религиозными установками, технологическими достижениями и так далее.

Когда атипичные формы (с измененной активностью) ферментов биотрансформации этанола были открыты, возникло предположение, что именно они являются исходным вариантом, а устойчивость к алкоголю у человека возникла позже, в результате влияния факторов среды (особенности питания). Позже появилась альтернативная гипотеза, что исходным признаком была устойчивость к алкоголю, а чувствительность к нему, обусловленная мутациями в генах метаболизма этанола, распространилась в результате действия отбора и адаптации к неизвестному пока фактору среды.

Атипичные ферменты и реакция на алкоголь (флашинг и повышенная чувствительность) первоначально были выявлены у японцев, корейцев, тайванцев. Позже появились данные о распределении у представителей других этнических групп аллельных вариантов генов, кодирующих атипичные ферменты, указывающие на то, что центром распространения мутаций (SNP-полиморфизм) в генах *ADH1B*, *ALDH2* и других, по-видимому, является Юго-Восточная Азия. Так как по мере удаления от этого региона их частота снижалась.

Цель настоящего исследования — изучение особенностей распределения частот аллелей генов биотрансформации этанола *ADH1B*\*rs1229984, *ALDH2*\*rs671 у коренного населения Западной Сибири. Экспедиционным обследованием были охвачены популяции коренных сибирских народов, чьи этнические ареалы находятся в различных частях Западной Сибири: центр — тоболо-иртышские татары Тюменской область, юг — шорцы Кемеровской области и тувинцы Республики Тыва. Данные, характеризующие этнические частоты аутосомных генетических маркеров *ADH1B*\*rs1229984 и *ALDH2*\*rs671 в популяциях тоболо-иртышских татар (татары-бухарцы, ялуторовские и искеро-тобольские татары), обладают научной новизной, так как ранее их исследование по данным генам не проводилось.

Суммарный объём выборки составил 471 человек. В том числе, татары-бухарцы (100 чел.), ялуторовцы (100 чел.), искеро-тобольские тата-

ры (81 чел.), шорцы (96 чел.), тувинцы (94 чел.). География обследованных популяций включала Тобольский и Тюменский районы Тюменской области, Таштагольский район Кемеровской области и Чаа-Хольский кожуун Республики Тыва. ДНК из образцов выделяли методом фенол-хлороформной экстракции. Генотипирование осуществляли методом аллель-специфической ПЦР. Результаты учитывали методом электрофореза в агарозном геле. По результатам генотипирования рассчитывали аллельные частоты, проводили их попарное сравнение с использованием критерия  $\chi^2$ .

Полученные данные анализировали, учитывая географическую локализацию популяций и особенности формирования генофондов изученных народов. На первом этапе сравнение проводили внутри двух территориальных групп. Анализировали частоты аллелей в популяциях, расположенных в центральной части Западной Сибири — группа «центр», в нее вошли татары-бухарцы, ялуторовские и искеро-тобольские татары. Вторая группа — «юг» — включала коренные народы юга Западной Сибири — шорцев и тувинцев. Сопоставление частот аллелей генов *ADH1B*\*rs1229984 и *ALDH2*\*rs671 внутри групп выявило статистически значимые отличия только при сравнении татар-бухарцев и ялуторовских татар по *ALDH2*\*rs671. Обе группы характеризуются высокой частотой «нормального» аллеля *ALDH2*\*G, однако у ялуторовских татар она превышает таковую у татар-бухарцев (0,965 и 0,880 соответственно).

Далее оценивали частоты у народов, входящих в разные территориальные группы. Исследование показало, что в целом у народов юга Западной Сибири частота аллеля *ADH1B*\*A (кодирует альдегиддегидрогеназу с повышенной активностью) и *ALDH2*\*A (сопряжен со снижением или потерей активности альдегиддегидрогеназы) выше, чем у народов центральной части данного региона. То есть у южносибирских народов окисление этанола до ацетальдегида проходит быстрее, чем у тоболо-иртышских татар, но дальнейшая биотрансформация токсических продуктов осуществляется менее эффективно.

При попарном сравнении народов из групп «центр» и «юг», достоверные отличия отмечены в отношении частот обоих генов. У шорцев (0,349) и у тувинцев (0,373) частота аллеля *ADH1*\*A выше ( $p < 0,05$ ), чем в популяции татар-бухарцев (0,160). По частотам аллелей *ALDH2*\*rs671 значимые отличия выявлены при всех попарных межгрупповых сравнениях.

Анализ распределения частот аллелей *ADH1B*\*rs1229984 и *ALDH2*\*rs671 продемонстрировал нарастание частоты *ADH1*\*A и *ALDH2*\*A в исследованных популяциях в направлении с северо-запада на юго-восток Западной Сибири. Таким образом, полученные в исследовании данные свидетельствуют в пользу гипотезы о центре распространения данных аллельных вариантов в Юго-Восточной Азии.

*Исследование выполнено при грантовой поддержке фонда РФФИ, проект № 14-06-00272 А.*

## **ГОРМОНОПОДОБНЫЕ СУПЕРЭКОТОКСИКАНТЫ КАК НОВЫЙ ФАКТОР БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ: НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ИССЛЕДОВАНИЯ ПОСЛЕДСТВИЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ДИОКСИНАМИ ОРГАНИЗМА МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ**

**Левенкова Е. С., Турбабина К. А., Умнова Н. В.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 199071  
E-mail: e-leven@mail.ru*

При разработке проблем адаптации экосистем в условиях антропогенного воздействия нельзя недооценивать возможные последствия воздействий малых доз суперэкоотоксикантов на организм животных, как следствие, популяции в целом. Липофильные ксенобиотики, впервые с конца XX века попадающие в среду в промышленных масштабах, стали для млекопитающих новым микроэволюционным фактором. Устойчивость к химической и физической деградации обуславливает их длительную циркуляцию по пищевым цепям, накопление в организме и передачу потомству через плаценту и/или при лактации, а из-за структурного сходства некоторых групп ксенобиотиков с биологически активными молекулами возможно их вмешательство в процессы эндокринной регуляции (Birnbaum, 1994, 2009; Никитин, 2008). К наиболее стойким липофильным экотоксикантам, обладающим гормоноподобным действием, относят группу полихлорированных полициклических соединений, объединенных названием «диоксины». При отсутствии эволюционно выработан-



ного ответа организма млекопитающих на воздействие этих веществ, их присутствие в нейрогуморальной среде может быть причиной нарушений на разных уровнях регуляции жизнедеятельности: ошибок в работе генома и последовательности сигнальных событий в клетке, снижении иммунитета, аномалий на всех стадиях репродукции (Румак и др., 2013).

Применяют два подхода к оценке влияния «эндогенных» диоксинов на взрослый организм, развитие плода и здоровье потомков. Экспериментальные методы не могут полностью отразить влияние экотоксикантов на организм в комплексе с другими природными и антропогенными факторами в реальных условиях среды. Эпидемиологический подход, применяемый для оценки влияния вредных факторов на репродукцию человека, также имеет ограничения. Мы анализируем химические данные о поступлении диоксинов из антропогенно измененной природной среды в организм дикоживущих млекопитающих, в сочетании с оценкой состояния взрослых животных, их цитогенетического гомеостаза, некоторых показателей репродукции, качества и развития приплода.

Для исследований выбраны природные биотопы в окрестностях источника эмиссии экотоксикантов, в том числе диоксинов — полигона твердых отходов производства и потребления (ТОПиП) «Саларьево» в Новой Москве. Для химико-аналитического анализа отобрали пробы сред (снега,  $n=6$ ; почв,  $n=5$ ; донных отложений,  $n=4$ ), отловили животных-обитателей: рыб (серебряный карась *Carassius auratus gibelio*,  $n=52$ ) и мышевидных грызунов (малая лесная мышь *Sylviaemus uralensis*  $n=6$ , рыжая полёвка *Clethrionomys glareolus*,  $n=2$ ). Методом хромато-масс-спектрометрии высокого разрешения при поддержке специалистов лаборатории аналитической экотоксикологии ИПЭЭ РАН определили в пробах сред, рыб, объединенной пробе грызунов содержание приоритетных конгенов диоксинов и показатели их токсичности (концентрации тетрахлордibenзо-пара-диоксиана, ТХДД и параметры эквивалентной токсичности, WHO-TEQ<sub>98</sub>). Коэффициент биоаккумуляции рассчитали как отношение значений показателей токсичности в тканях обследованных животных к таковому в средах из мест их обитания. Оказалось, что все среды содержат ТХДД, в тканях животных мы обнаружили ещё более высокие уровни содержания этого, а также других конгенов диоксиана. Коэффициент биоаккумуляции ТХДД организмом рыб составил около 0,30, грызунов — 0,02.

Значения этого коэффициента для WHO-TEQ<sub>98</sub> у рыб и млекопитающих оказались сходными (0,2 и 0,3, соответственно), что свидетельствует о более высоких концентрациях высокозамещённых конгенов в пробах. Таким образом, мы впервые показали появление диоксинов в тканях организмов из природных популяций, занимающих загрязненные этими веществами территории окрестностей полигона ТОПиП (Румак и др., 2016, в печати).

На хромосомных препаратах из костного мозга рыжей полёвки при тотальном анализе клеток ( $n=1000$ ) на всех стадиях митоза с учётом кариопатологии обнаружили около 10 % темноокрашенных пикнотичных и/или фрагментированных ядер. На препаратах малой лесной мыши анализировали клетки ( $n=100$ ) на стадии метафазы с сохранной цитоплазматической подложкой и минимумом наложений хромосом. Учитывали анеуплоидию, полиплоидию, хромосомные фрагменты и aberrации, как с кариотипированием, так без такового. Суммарная доля клеток мышей с анеуплоидией и aberrациями отдельных хромосом оказалась около 7 %, что превышает референтные значения этого показателя для природных популяций грызунов (Гилева, 1997; Захаров (ред.), 1997). Отметим, что оценка цитогенетического гомеостаза важна не только для поиска конкретных хромосомных аномалий, но и как показатель дестабилизации генома в целом. Однако при интерпретации результатов мы сталкиваемся с трудностями, связанными с отсутствием данных цитогенетического мониторинга, динамики показателей конкретных популяций исследуемых видов за предшествующие годы.

Для углубленного изучения различий в накоплении организмом млекопитающих диоксинов в зависимости от пола, возраста, вида животных, а также для оценки у них репродуктивных показателей, мы увеличили число исследуемых видов, добавив насекомоядных, число отловленных особей (в 2016г поймано более 100), расширили район исследований. Обработанные в настоящий момент данные подтвердили накопление диоксинов в организме млекопитающих из обследованных природных популяций, продемонстрировали нарушения морфогенеза и репродуктивные потери. Мы полагаем, что результаты наших исследований позволят не только прояснить последствия хронического воздействия малых доз суперэкоотоксикантов на животных в естественных условиях среды, но ответить на вопросы по прогнозу риска для населения этих территорий.

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ И ГОМЕОСТАЗ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОТНЫХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТОВ

Макеева В. М., Смуров А. В.

Музей землеведения Московского государственного университета  
им. М. В. Ломоносова, Россия, Москва, 119991

E-mail: vmtmakeeva@yandex.ru

Важнейшей особенностью современной цивилизации признана урбанизация планеты. Одним из основных воздействий урбанизации на природные сообщества организмов стала фрагментация ландшафта. Следствием глобальной фрагментации является масштабный процесс распада ареалов видов на мелкие изоляты (инсуляризация), в которых происходит резкое уменьшение разнообразия генофонда, снижение способности к адаптации и неизбежное вымирание популяций (Макеева, 2003, 2008; Макеева и др., 2005, 2006, 2013).

Таким образом, в условиях глобальной урбанизации планеты сохранение видов как целостных эволюционно сложившихся иерархически соподчиненных систем популяций, характеризующихся определенным соотношением частот аллелей генов, требует понимания механизмов генетических процессов, происходящих в популяциях в условиях фрагментации ландшафта.

Результаты 35-летнего изучения эколого-генетических и эволюционных механизмов структурно-функционального гомеостаза популяций в урбанизированных ландшафтах Москвы и Подмосковья явились основой для обоснования нового научно-практического направления — геноурбанологии (синтез популяционной генетики и системной экологии). Задача геноурбанологии состоит в познании генетических параметров и закономерностей сохранения устойчивости и восстановления экосистем антропогенных и особенно урбанизированных ландшафтов.

Длительный эколого-генетический мониторинг (с 1977 г.) генофонда 36 популяций животных (на примере модельных объектов (кустарниковой улитки — *Bradybaena fruticum* (Mull.) и двух видов бурых лягушек: травяной (*Rana temporaria* L. и остромордой (*R. arvalis* Nills.) выявил

принципиальное отличие антропогенных ландшафтов от естественных. Оно состоит в том, что в крупных природных популяциях естественных ландшафтов ведущая роль в сохранении постоянства генетической структуры популяций принадлежит естественному отбору. В мелких изолятах антропогенных ландшафтов преобладают случайные процессы и инбридинг, нарушающие это постоянство.

В популяциях, слагающих виды, гомеостаз создается благодаря определенному соотношению частот аллелей генов, зависящих от давления отбора, создаваемого абиотическими и другими компонентами (включая антропогенный пресс).

Эффект отбора изучался в природных популяциях кустарниковой улитки при сравнении сдвигов частот аллелей разных возрастных групп одного поколения и в разных поколениях одной и той же популяции. Механизм поддержания гомеостаза заключается в перераспределении генотипов и сдвигах частот аллелей генов в течение жизни одного (каждого) поколения под действием естественного отбора, что позволяет сохранить постоянство генетической структуры популяций во времени (Макеева, 1988; Макеева, Пахорукова, 2000). Действие естественного отбора было выявлено в популяциях кустарниковой улитки в отношении конхологических признаков и биохимических маркеров.

В мелких изолятах урбанизированных ландшафтов, было выявлено действие дрейфа генов и инбридинга (на примере кустарниковой улитки и двух видов бурых лягушек — травяной и остромордой). Было показано, что активизация этих отрицательных процессов в условиях антропогенной фрагментации ландшафта приводит к деградации генофонда популяций (Макеева и др., 2005, 2006).

По результатам эколого-генетического мониторинга динамики генофонда исследованных популяций модельных видов животных была выявлена роль антропогенной изоляции как фактора, разрушающего иерархичность популяционной структурированности видов.

В пределах урбанизированной территории выявлено нарушение иерархичности популяционной структуры. Разрушение иерархичности популяционной структуры означает резкое снижение адаптационного потенциала популяций вследствие действия отрицательных генетических процессов — дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга.

Дрейф генов, как мутации и миграции, изменяет частоты аллелей генов, независимо от того, вызывает ли это повышение или понижение приспособленности. Случайность процессов с точки зрения приспособленности объясняет их разрушительное влияние на организацию популяционной структурированности видов. Только действие естественного отбора предотвращает разрушительные последствия всех остальных процессов и способствует возникновению адаптивности популяций.

При анализе состояния генофонда крупных «региональных» природных популяций кустарниковой улитки (юго-западное Подмосковье) была выявлена иерархичность популяционной структуры (Макеева, 1988, 2008).

Решение проблемы поддержания стабильности деградирующих городских особо охраняемых территорий (экосистем) требует поддержания разнообразия (качества) популяционных генофондов. Разнообразие генофонда природных популяций видов является важнейшим условием сохранения биоразнообразия на урбанизированных территориях. Оно обеспечивает поддержание гомеостаза городских популяций и их адаптацию к меняющимся условиям среды и является важнейшей характеристикой городских охраняемых экосистем.

В урбанизированных ландшафтах замедлить быстрые генетические изменения, происходящие в изолятах с малой численностью, можно лишь путем искусственного обогащения генофонда этих популяций. При этом поток генов не изменит значения частот аллелей у вида в целом, а изменит частоты в поколениях популяций.

В рамках геноурбанонологии авторами разработан эффективный способ восстановления параметров генетического разнообразия популяций, определяющего их жизнеспособность, с целью длительного и устойчивого сохранения биоразнообразия на урбанизированных территориях, включая городские особо охраняемые природные территории (ООПТ) (Макеева, Смуров, 2011, 2016).

Таким образом, геноурбанонология позволяет управлять качеством генофонда городских популяций, восстанавливать его разнообразие, что предотвращает деградацию популяций и городских экосистем в целом.

## МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РЕГУЛЯТОРНОЙ ОБЛАСТИ И ПРОМОТОРА ВЫСОКО КОНСЕРВАТИВНОГО ГЕНА *DRAS1*

Сивопляс Е. А.<sup>1</sup>, Куликов А. М.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский педагогический государственный университет,  
Россия, Москва, 125993

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: sivoplyas-ekater@mail.ru

Ген *Ras* — самый известный протоонкоген. Особый интерес вызывает анализ особенностей регуляции гена *Dras1*, ортолога генов *ras* млекопитающих, впервые охарактеризованных у *D. virilis*. У человека гены, родственные гену *Ras*, мало отличимы от дрозофил, что позволяет использовать ген *Ras1* в качестве модели для изучения сигнальных каскадов, связанных с канцерогенезом. Ген *Ras* наиболее активен в эмбриогенезе и играет немаловажную роль в развитии организмов с полным превращением, к которым относятся исследуемые нами дрозофилы. Данный ген активен как на ранних стадиях эмбриогенеза (развитие до личиночной стадии), так и на поздних (развитие до имаго). Ген является одним из высоко консервативных генов. Продукт его экспрессии — белок Ras1 участвует в регуляции клеточного деления. Белки Ras1 функционируют в течение всего развития не только дрозофил, но и практически всех эукариот. Мутации в этом гене часто приводят к канцерогенезу. При его неспособности к инактивации (GAP-факторами) происходит образование злокачественной опухоли. Регуляция экспрессии гена *ras1* также эволюционно консервативна.

Сохраняя строго консервативную функцию у всех эукариот, связанную с регуляцией митотической активности, дифференцировки и подвижности клеток, этот ген обладает высокой изменчивостью промоторной области у близкородственных видов. Представлены подтверждения, что в предпромоторной области гена *Dras1* наблюдается более высокий уровень полиморфизма, чем в кодирующей последовательности и 3' нетранслируемом районе (данные по кодирующей области получены ранее в нашей лаборатории). Анализ изменчивости регуляторной области

гена *Dras1* и его ортологов у видов дрозофил разной степени родства из подродов *drosophila* и *sophophora* выявил неоднократную смену промотора, точки старта транскрипции и всей регуляторной области гена на разных ветвях филогенетического дерева дрозофил. Это предполагает существование дополнительных механизмов регуляции экспрессионной активности. Исследуемая модель характеризуется строгим функциональным и структурным консерватизмом кодируемого геном белка, и летальным характером 0-аллелей, исключающим экспрессию данного гена. Обнаруженные изменения структуры последовательности предположительно связаны с инсерциями мобильных элементов и в ряде случаев — с сопровождающими их структурными перестройками хромосомы. Отмеченные нами изменения промотора и регуляторной части гена *Dras1* должны были сопровождаться восстановлением функциональной активности гена в течение ограниченного числа поколений. Мы предполагаем существование механизма быстрых геномных перестроек на основе конвизионных замен для поддержания функционального консерватизма гена в случае полной замены района промотора и межгенного спейсера.

## МОДЕЛЬ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГЕНОМОВ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ХОЛОДНОКРОВНЫХ К ТЕПЛОКРОВНЫМ ПОЗВОНОЧНЫМ

Сизова Т. В.<sup>1</sup>, Иванов И. А.<sup>2</sup>, Спангенберг В. Е.<sup>1</sup>, Карпова О. В.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Московский авиационный институт (национальный  
исследовательский университет), Россия, Москва, 125993

<sup>3</sup>Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119991  
E-mail: olonare@mail.ru

Несмотря на то, что теория изохорной организации геномов позвоночных считается устаревшей, она хорошо описывает свойства эукариотических хромосом на макроуровне. Согласно ей, геномы теплокровных позвоночных более гетерогенны, чем геномы холоднокровных.

На основе этой теории и полученных нами данных нами была предложена модель преобразования геномов при переходе от холоднокровных к теплокровным позвоночным, согласно которой происходило не только увеличение GC-состава отдельных изохор, но и элиминация функционально незначимых некодирующих участков ДНК, а также объединение изохор, уменьшающихся в размерах.

## **ОЦЕНКА ПОТЕНЦИАЛЬНОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ С ПОМОЩЬЮ АНАЛИЗА МУЛЬТИЛОКУСНЫХ ГЕНОТИПОВ**

**Снегин Э. А., Снегина Е. А., Адамова В. В., Бархатов А. С.,  
Петрова Т. А.**

*Белгородский государственный национальный  
исследовательский университет, Россия, Белгород, 308015*

*E-mail: snegin@bsu.edu.ru*

Известно, что И. И. Шмальгаузен (1968) назвал аллельное разнообразие «мобилизационным резервом» популяции, обеспечивающим ей более стабильное существование во времени. Исходя из этого представления, можно оценивать жизнеспособность и отчасти дальнейшую эволюционную судьбу природных популяций, как уязвимых, так и фоновых видов. Вместе с тем, уровень генетической гетерогенности таких групп часто оценивается на основании выборок с ограниченной численностью, содержащих лишь небольшую часть популяционного аллелофонда. Проблема усугубляется тем, что часто для анализа используется ограниченное количество локусов (аллозимов или ДНК-маркеров), которые не позволяют достоверно оценивать состояние популяционных генофондов. Обычно для решения обозначенной проблемы необходимо, либо увеличивать численность отобранных особей (что нежелательно для редких и уязвимых видов), либо расширять количество дорогостоящих биохимических маркеров. В настоящее время существует механизм, позволяющий рассчитывать потенциальное генетическое разнообразие популяций в случае увеличения численности выборки до бесконечности. Подобный анализ проводится, например, с помощью



непараметрических методов: метод Chaol-bc (bias-corrected form for the Chaol) (Chao, 2005) и метод «складного ножа» (order jackknife) (Burnham, Overton, 1978). Для этого необходимо рассчитать мультилокусные комбинации для каждой особи. Затем в каждой группе нужно оценить общее количество мультилокусных генотипов ( $N_{MLG}$ ) и число уникальных мультилокусных генотипов ( $N_{MLG-1}$ ), т.е. тех комбинаций, которые были отмечены в одной единственной выборке. В дальнейшем, основываясь на распределении частот мультилокусных генотипов, для каждой популяции вычисляется потенциальное генетическое разнообразие, ожидаемое при увеличении объёма выборки до бесконечности ( $N_{max}$ ). Все расчёты можно проводить с помощью бесплатной программы SPADE (Chao, Shen, 2009). В качестве примера можно привести расчёты потенциального генетического разнообразия популяций особо охраняемого вида растения проломника козо-полянского (*Androsace kozo-poljanskii*) на основе ISSR маркеров, обитающего на юге Среднерусской возвышенности (Снегин, Снегина, Новомлинская, 2015). Расчёты продемонстрировали, что в анализируемых группах фактическое количество отмеченных комбинаций не превышает 45, однако расчёты по обозначенному выше алгоритму позволили выявить группы с потенциальным генетическим разнообразием, достигающим до 1000 генотипических вариантов. Также нами был проведён анализ генетической структуры популяций инвазионного моллюска *Stenomphalia ravergensis*, обитающего в условиях урбанизированного ландшафта на территории города Белгород, где на основании 5 локусов изоферментов были выявлено до 23 комбинационных генотипа. При этом расчёт позволил установить группы, где потенциальное генотипическое разнообразие доходило до 100 комбинаций. Стоит отметить также, что фактическое генотипическое разнообразие в отдельных выборках часто не коррелирует с рассчитанным ожидаемым генотипическим разнообразием, т.к. последнее зависит не только от общего количества выявленных комбинаций, но и от их распределения в анализируемой группе (т.е. от количества особей с той или иной комбинацией). Таким образом, используя описанный метод можно более точно определять состояние популяционных генофондов анализируемых видов, что позволит более объективно оценивать их жизнеспособность и строить более реальные прогнозы об их дальнейшей эволюционной судьбе.

## ГЕНОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ЭВОЛЮЦИИ БАКТЕРИЙ

Шестаков С. В.<sup>1,2</sup>, Карбышева Е. А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 117333

<sup>2</sup>Кафедра генетики Московского государственного университета  
им. М. В. Ломоносова, Россия, Москва, 119992  
E-mail: karbisheva@mail.ru

Эволюция бактерий на уровне геномной изменчивости осуществляется через различные генетические механизмы, которые рассматриваются в данном обзоре на примере цианобактерий и облигатных эндосимбионтов.

Мутационная изменчивость реализуется путём дивергенции аллелей и различных форм отбора. Частота мутагенеза зависит от наличия и активности систем рекомбинации и репарации ДНК. У цианобактерий *Prochlorococcus* высокая степень генного полиморфизма обусловлена действием мутагенных путей репарации при низкой активности систем устранения неспаренных оснований. Возникающие при дивергенции паралогичные гены расширяют генный репертуар, повышая адаптивный потенциал вида.

Редукция геномов выражается в утрате функционально «ненужных» генов в результате делеции геномных сегментов. По этому пути шла эволюция эндосимбионтов насекомых и некоторых свободноживущих цианобактерий. Сочетание механизмов геномной редукции с расширением диапазона генных семейств свойственно симбиотическим видам цианобактерий.

Геномные перестройки, связанные с перемещением генов и/или генных элементов, ведут к оптимизации структуры геномов и систем регуляции действия генов. Ключевая роль принадлежит мобильным элементам и системам транспозиции. Этот механизм изменчивости характерен для цианобактерий с большим набором IS-элементов и транспозаз.

Горизонтальный перенос генов (ГПГ) обеспечивает приобретение новых ортологичных генов с помощью различных систем рекомбинации и радикально влияет на скорость и направления эволюционного процес-

са. Получение генов от филогенетически далеких доноров лежит в основе макроэволюционных событий, а генетический обмен между близкородственными штаммами/видами является инструментом микроэволюционных процессов. В геномах различных цианобактерий от 20 до 50 % генов получено через системы ГПГ.

Таким образом, темпы и тренды эволюции бактерий определяют соотношением вкладов различных механизмов геномной изменчивости, реализуемых в контексте конкретных экологических условий.

## **ГЕНОФОНД СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫХ И СЕВЕРО-ЗАПАДНЫХ БАШКИР: СВЯЗЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ Y-ХРОМОСОМЫ И РОДОВОЙ СТРУКТУРЫ**

**Юсупов Ю. М.<sup>1</sup>, Асылгужин Р. Р.<sup>1</sup>, Схаляхо Р. А.<sup>2,3</sup>,  
Агджоян А. Т.<sup>3,2</sup>, Балаганская О. А.<sup>2,3</sup>, Почешхова Э. А.<sup>4</sup>,  
Кагазежева Ж. А.<sup>4</sup>, Жабагин М. Р.<sup>5</sup>, Султанова Г. Д.<sup>1</sup>,  
Балановская Е. В.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Институт стратегических исследований  
Республики Башкортостан, Россия, Уфа, 450008*

<sup>2</sup>*Медико-генетический научный центр РАМН,  
Россия, Москва, 115478*

<sup>3</sup>*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 119991*

<sup>4</sup>*Кубанский государственный медицинский университет  
Минздрава России, Россия, Краснодар, 350063*

<sup>5</sup>*Назарбаев Университет, National Laboratory Astana, Казахстан  
E-mail: ufa1980@yandex.ru*

Актуальным вопросом популяционной генетики человека является степень влияния на филогенез социальных процессов. Один из аспектов этого вопроса рассмотрен на данных о генофондах родовых объединений (кланов) двух этнографических групп Южного Урала: северо-восточных и северо-западных башкир. Цель исследования: провести анализ связи этнокультурных процессов, протекавших среди родовых

объединений северных башкир, с характером и динамикой формирования генофонда.

Формирование северо-восточных башкир складывалась в рамках взаимодействия с культурами Южного Зауралья и Западной Сибири. Северо-западная группа сформировалась в Новое время в результате взаимодействия приуральских башкир с пришлым в XVII—XVIII вв. татаро-мишарским населением (Шитова, 1968). Сравнительный этнографический анализ этих групп проводился по материалам прикладного искусства, генеалогических преданий и диалектологии. Исследования указывают на очевидное влияние культуры северо-восточных башкир на северо-западных (Авижанская и др., 1964), при этом обратное культурное влияние — северо-западных башкир на северо-восточных — не обнаруживается.

### Генофонд северо-восточных башкир

**Табын** (N=25). В генофонде клана табын преобладает гаплогруппа **R1a-M198(xM458)** (61 %). Затем следует гаплогруппа **N1c-M178** (10 %). Также фиксируются «переднеазиатские» (**J2a-M172**, **G2a-P303**) и «средиземноморские» (**E1b-M35**, **I2a-P37.2**) гаплогруппы.

**Катай** (N=33). Генофонд показал абсолютное превалирование гаплогруппы **R1a-M198(xM458)**.

**Кушчи** (N=17). Из обследованных родовых объединений на северо-востоке кушчи наименее гомогенно. Их генофонд включает гаплогруппы **R1a-M198(xM458)**, **R1b-M269**, **N1c-M178**. Основную долю генофонда (более 80 %) составляют первые две гаплогруппы. Гаплогруппа **R1b-M269** в целом характерна для северного ареала башкир. Исторические источники указывают на миграцию части гайнинцев в XVIII в. на вотчины кушчинцев. Ареал распространения этого SNP-маркера в северной части исторической Башкирии можно очертить от юго-восточного Закамья, по бассейну р. Тулве, до верховьев р. Уфа.

**Уней** (N=14). Выявлена гаплогруппа **G2a-P18**, которая является специфичной для некоторых народов Северного Кавказа.

### Генофонд северо-западных башкир

**Еней** (N=35). Генофонд родового объединения еней представлен в основном гаплогруппой **N1c-M178**, которая составляет более 60 %. Пятую

часть генофонда составляет гаплогруппа **R1a1-M198(xM458)**, носители которой по STR-маркерам вошли в один кластер с образцами северо-восточных башкир. Часть образцов представлена гаплогруппой **I1-M253**, что, вероятно, является генетическим влиянием соседей — гирейских башкир.

**Гирей** (N=54). Превалирующей гаплогруппой популяции является **I1-M253** (более 80 %). Гирейский образец **R1a1-M198(xM458)** так же вошел в кластер северо-восточных башкир.

**Канглы** (N=26). Превалирующей гаплогруппой оказалась **G1-M285**, не имеющая параллелей у других родовых объединений башкир.

**Урар** (N=35). Для большинства представителей этого клана оказалась характерной гаплогруппа **N1c1-M178**.

**Унлар, балыксы (северная подгруппа)** (N=44). Для этих родовых объединений оказалась характерна гаплогруппа **R1a1-M198(xM458)**.

### Выводы

При анализе гаплогруппы **R1a1-M198(xM458)** по 17 STR-маркерам выявлен кластер, условно названный «северо-восточным» (Юсупов и др., 2016). Данный вариант оказался характерным для всего ареала северо-восточных башкир. Более того, в него вошли генофонды родовых объединений северо-западных башкир: полностью унлар и балыксы и, частично, еней и гирей.

При сравнении с популяциями Урало-Поволжья и Западной Сибири, наибольшую близость по гаплогруппе **R1a1-M198(xM458)** башкирские популяции обнаружили с популяциями сибирских татар, которые также вошли с «северо-восточный» кластер.

«Северо-восточный» кластер, очевидно, маркирует трансуральский путь миграций с востока на запад кочевых племён в период рубежа бронзового века и раннего железного века (Савельев, 2007), что также коррелирует с данными этнографии и лингвистики.

Полученные данные о генофонде северных групп башкир хорошо согласуются с данными этнографии и лингвистики. Для значительной части родовых объединений северо-западных башкир фиксируется влияние генофонда северо-восточных башкир. Более того, для северной подгруппы (балыксы и унлар) выявлена генетическая общность с кланами северо-восточных башкир. Заметное влияние генофонда северо-

восточных башкир сказалось и на других кланах северо-западных (еней, гирей). Обратное влияние оказалось крайне незначительным и связано лишь с частным случаем — миграцией семейно-родовой группы с западного ареала Башкирии на восток, но уже в Новое время.

*Исследование поддержано грантами РФФИ № 16-06-00364\_a, РФФИ № 16-06-0303, РФФИ № 17-309-50003 мол\_нр, РФФИ № 17-304-50005 мол\_нр и программой президиума РАН «Молекулярная и клеточная биология».*

## Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

### Устные доклады

#### ОБ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ МЕЛОВЫХ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ

Ринчен Барсболд

*Институт палеонтологии и геологии Монгольской АН,  
Монголия, Уланбатор, 15160  
E-mail: maspaleo@gmail.com*

В морфологии хищных динозавров хватательная способность кисти традиционно считается показателем хищнической адаптации. В эволюции хищных ветвей изменялись их пищевые предпочтения, находившие отражение в строении кисти. При смене плотоядности растительной диетой хватательная кисть трансформировалась в структуру, «нехватательность» которой отражается в её строении, хотя новоприобретенная функция кисти часто не поддается однозначному определению. При раскопках внутри скелетов орнитомимид (Ornithomimidae) и дейнохейрид (Deinococheiridae), морфологически хищных динозавров (Theropoda), обнаруживались скопления округленных камней, фиксировавших положение зоба, как у рецентных растительноядных птиц. Строение кисти у этих динозавров полностью исключает хватательность, подтверждая вероятную связь между диетой и строением кисти. «Нехватательность» кисти достигается в основном изменением формы и размера пальцев. У специализированных овирапторид (Oviraptoridae) кисть превратилась предположительно в плавательный орган, их необычный для хищных форм беззубый челюстной аппарат был способен разламывать раковины, подтверждая смену и диеты в рамках плотоядности, и самой среды их обитания. У овирапторид отмечается увеличение объема мозга почти в 25-30 раз в пропорции к весу их тела и в сравнении с аналогичными данными у гигантского тарбозавра *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1955). Овирапториды

конкурируют с дромеозавридами (Dromaeosauridae) по степени близости к птицам и даже принимаются настоящими птицами, вторично потерявшими способность к полету. У номингии (Nomingia Barsbold et al. 2000) хвостовые позвонки численно сокращены и заканчиваются пигостилем, впервые найденным у хищных динозавров. Специализации дромеозаврид представляли собой неповторимый устойчивый морфологический сдвиг и немалое преимущество, способствовавшие развитию небольшого таксона в течение мелового периода, самого длительного в фанерозое, что нечасто удавалось поздним ветвям динозавров.

## **ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И МОРФОКАРТИРОВАНИЕ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ НА ПРИМЕРЕ ДВУХ СЕМЕЙСТВ ГРЫЗУНОВ**

**Васильева И. А., Васильев А. Г.**

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144  
E-mail: via@ipae.uran.ru*

Понятие гомологической изменчивости дискретных морфологических признаков у таксономически близких видов впервые было предложено Н. И. Вавиловым (1924) и легло в основу его знаменитого закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Позднее Н. П. Кренке (1933—1935), основываясь на этом, обосновал, что редкие признаки и их состояния у одних видов могут быть нормой у других близких или удаленных видов. С. В. Мейен (1988), обозначив явление правилом «родственных отклонений» Кренке, сам феномен назвал транзитивным полиморфизмом и использовал его при решении задач мероно-таксономического несоответствия. Гомологическая изменчивость рассмотрена Р. Ангерман (1973) на основе рядов гомологичных морфотипов рисунка жевательной поверхности зубов полёвок. Нами проанализирована гомологическая изменчивость фенотипов более 100 неметрических признаков черепа и других элементов скелета грызунов (Васильева, 2006; Васильев, Васильева, 2009).



Появление в последние годы молекулярно-генетических методов построения филогенетических деревьев позволяет, с одной стороны, проверить реальность наследственной обусловленности гомологической изменчивости дискретных признаков, а с другой, провести морфологическую верификацию филогенетических гипотез, полученных с помощью молекулярных методов, и оценить филогенетический сигнал, содержащийся в морфологических структурах. При видообразовании у новых видов сохраняются и транслируются многие морфологические черты и особенности изменчивости, присущие близким предковым формам (Мейен, 1988; Blomberg, Garland, 2002; Revell et al., 2008; Васильев, Васильева, 2009). На рубеже XX—XXI вв. появился термин «филогенетический сигнал» (ФС), характеризующий степень ковариации и конгруэнтности молекулярных и морфологических филогенетических деревьев. В узком понимании термин ФС означает, что феномы родственных видов имеют тенденцию быть более сходными друг с другом, чем с другими отдалённо связанными с ними видами. По этой причине близкородственные виды размещаются в общем морфопространстве ближе, чем отдаленно связанные с ними таксоны (Klingenberg, Gidaszewski, 2010). В последние годы широко применяется метод морфологического картирования молекулярных филогений с помощью геометрической морфометрии (Klingenberg, Gidaszewski, 2010; Young et al., 2017), основанный на алгоритме квадратично-изменяемой парсимонии (squared-change parsimony) Мэддисона (Maddison, 1991).

Нами разработан новый метод многомерной геометрической фенограмметрии, позволяющий осуществить морфокартирование филогений по комплексу гомологичных неметрических признаков. Наряду с традиционной характеристикой изменчивости формы объектов появляется возможность оценить изменчивость их морфологической структуры, используя одни и те же компьютерные программы, разработанные для геометрической морфометрии. Цель исследования, поэтому, состояла в апробации метода при морфокартировании молекулярных филогений представителей двух семейств грызунов (Cricetidae, Muridae) по комплексу гомологичных фенотипических признаков черепа и оценке филогенетического сигнала, содержащегося в этих дискретных морфоструктурах. Одновременно оценили степень конгруэнтности морфологической и молекулярной дивергенции. Предложенный метод основан на использовании фенограмм — аналогов полигонов А. С. Серебровского, характеризующих

виртуальными изображениями в виде звездчатых многоугольников проявление композиций фенотипов или морфотипов. Частоты нескольких альтернативных признаков представлены в виде лучей разной длины, исходящих от центра круга, максимальный радиус которого приравнивается к 100 % встречаемости. Каждый луч и его направление соответствуют конкретному признаку. Между всеми смежными лучами задается равный угол. При соединении «вершин» лучей общей линией формируется контур полигона, имеющий сходную конфигурацию у групп/популяций с близкими частотами встречаемости признаков, но различную при несходстве проявления гомологичных фенотипов и их частот.

Для оценки значимости достигнутой минимальной длины дерева после морфокартирования, а также проявления филогенетического сигнала использовали перестановочный тест (permutation test) с 10 000 повторных реплик. Уровень значимости оценивали по величине вероятности найти более короткое дерево. Расчёты проведены с помощью пакетов программ TPS, PAST 2.17c, MorphoJ 1.6d и MEGA 6.0, а также специально разработанной программы макросов TPSCreator на основе MS Excel 2010 для конвертации индивидуальных фенотипов в tps-файлы, пригодные для геометрической морфометрии.

На примере 15 таксонов мышей родов *Sylvaemus*, *Apodemus*, *Rattus*, *Mus* и *Micromys* (Muridae) установлена высокая конгруэнтность межгрупповых различий по молекулярным и морфологическим данным. Судя по филогенетическим индексам (CI, RI, H), при морфокартировании получен низкий уровень гомоплазии ( $H=0.02$ ), а также значимый филогенетический сигнал гомологичных неметрических признаков ( $p=0.017$ ). Аналогичные результаты получены при морфокартировании молекулярной филогении, построенной по нуклеотидным последовательностям гена цитохрома *b* мтДНК, на основе результатов канонического анализа разнообразия фенотипов у 6 сравниваемых криптических видов и форм рода *Microtus*:  $CI=0.97$ ;  $RI=0.97$ ;  $H=0.03$  при значимом филогенетическом сигнале ( $p=0.017$ ). Таким образом, благодаря филогенетической инерционности морфогенеза и устойчивости морфогенетических связей таксоны могут длительно, из поколения в поколение, сохранять основные гомологичные черты морфологического строения, в той или иной степени поддерживать от предкового вида к близкому рецентному виду филогенетический сигнал.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01831-а).*

**РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ Passeriformes:  
НОВЫЕ НАХОДКИ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ  
В РАННЕМ МИОЦЕНЕ АЗИИ И ОБЗОР  
ДОЧЕТВЕРТИЧНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА**

**Волкова Н. В.**

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,*

*Россия, Москва, 117647*

*E-mail: nvolkova@paleo.ru*

Интерес к эволюции Passeriformes не угасает долгие годы, поскольку эти небольшие морфологически однообразные птицы заняли доминирующее положение во многих мировых авифаунах.

Молекулярные биологи в течение долгого времени отстаивали меловое происхождение отряда, а древнейшую диверсификацию певчих воробьиных (Oscines) относили к палеоцену (около 60 млн л.). Такие датировки хорошо укладывались в концепцию происхождения воробьеобразных птиц в Гондване, вместе с расколом которой воробьеобразные должны были разделиться на две изолированные группы: певчие (Oscines) в Австралии и кричащие (Suboscines) в Южной Америке. Подобные представления о времени происхождения и базальной радиации отряда неоднократно подвергались критике со стороны палеорнитологов. В последних же молекулярных работах происхождение Passeriformes относят к границе палеоцена и эоцена (около 56 млн л.), а дивергенцию кричащих и певчих воробьеобразных датируют поздним эоценом — ранним олигоценом (~38 млн л.), что, несомненно, ближе к палеонтологическим данным.

Древнейшие находки Passeriformes известны из раннего эоцена Австралии (~54 млн л.), считается, что они принадлежали представителям стволовой группы, то есть ещё до разделения на кричащих и певчих. Следующие по древности остатки Passeriformes найдены уже в раннем олигоцене Европы (33-29 млн л.) — представители стволовой и кроновой (Suboscines) групп. Древнейшие остатки певчих воробьиных (Oscines) на данный момент найдены в позднем олигоцене (~24 млн л.) Европы и Австралии. Примечательно, что представители стволовой и кроновой (певчие и кричащие) групп сосуществовали в Европе как минимум до

среднего миоцена (~20 млн л.). Таким образом, большая часть данных о древнейших воробьеобразных происходит из Европы: самые ранние находки воробьеобразных птиц в Африке и Америке пока единичны, они датируются ранним-средним миоценом. В Азии до недавнего времени ископаемые Passeriformes были найдены только из позднемиоценовых и плиоценовых местонахождений. Две более древние находки из нижнего-среднего миоцена — *Corvidae* gen. et sp. indet. из Китая и отпечаток неясного систематического положения из Японии мало информативны и нуждаются в ревизии. Новые сборы из местонахождения Тагай на острове Ольхон озера Байкал частично заполняют пробел в палеонтологической летописи воробьеобразных птиц. Местонахождение Тагай датируется концом раннего — началом среднего миоцена. Первичный анализ остатков Passeriformes из Тагай показал, что в этот период времени в Азии сосуществовали примитивные и продвинутые формы воробьеобразных птиц.

На Тагайском местонахождении был найден фрагмент очень необычного коракоида, его морфология указывает, что он мог принадлежать примитивной воробьеобразной птице, возможно, относящейся к стволовым представителям Passeriformes. Однако не исключено, что данный кораконд принадлежал птице из семейства Zygodactylidae, это семейство считается ближайшей родственной группой к воробьеобразным птицам. В любом случае, по предварительным данным, ископаемый кораконд, найденный на Тагае, принадлежал древней форме, чье филогенетическое положение близко к основанию клады Passeriformes.

Наряду с необычным коракондом на Тагае были найдены остатки продвинутых Oscines, например, был описан новый род *Kischinskiniya scandens* Volkova et Zelenkov, 2017 из клады пищуховых Certhioidea. *Kischinskiniya scandens* — вид, специализированный к лазанию по стволам деревьев, для него характерно сочетание примитивных и продвинутых признаков, из-за чего невозможно отнести этот ископаемый таксон к одному из современных родов. Не исключено, что *Kischinskiniya* относилась к стволовым представителям клады. Близкая к кишинскинии форма была описана из раннего миоцена Европы — *Certhiops rummeli* Manegold, 2008, чье филогенетическое положение также не ясно, однако *Certhiops rummeli* — на данный момент древнейший несомненный представитель кроновой группы Oscines.

Совместное обитание примитивных и продвинутых форм воробьеобразных, обнаруженное на Тагае, характерно и для европейских авифаун этого же периода. Таким образом, можно предположить сходство орнитокомплексов Европы и Азии в раннем-среднем миоцене.

Гипотеза о происхождении воробьеобразных в Южном полушарии отчасти подтверждается палеонтологическими находками. Присутствие *Kischinskiniya scandens* в верхах нижнего миоцена Байкала показывает, что уже в конце раннего миоцена Евразия была населена представителями современных филогенетических линий Oscines, которые, однако, ещё не удастся отнести к современным родам. Это заключение хорошо согласуется с новейшими молекулярными данными, согласно которым первая дисперсия продвинутых воробьеобразных (Passerides) из Австралии в Азию, давшая начало большинству современных клад, произошла в раннем миоцене (около 24 млн л.). С другой стороны, остатки примитивных представителей отряда многочисленны пока только в Европе, и ближайшие родственники воробьеобразных (Zygodactylidae) тоже найдены только в Северном полушарии. Находка коракоида с примитивной морфологией, близкой стволовым представителям Passeriformes или Zygodactylidae, расширяет известное географическое распространение древнейших форм воробьеобразных птиц в Северном полушарии. Поэтому роль Северного полушария в формировании и ранней диверсификации отряда пока кажется недооцененной.

## ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЯЗЫКА ПТИЦ В СВЯЗИ С ОСВОЕНИЕМ НОВЫХ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ

Зубкова Е. Н.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119234  
E-mail: sivalik@mail.ru

Птицы представляют уникальную группу животных, чьи передние конечности превратились в крылья, перестав участвовать в манипуляторных действиях. Роль главного инструмента-манипулятора перешла

к голове, расположенной на длинной и очень подвижной шее. А точнее — к челюстям, не имеющим зубов, но несущих жесткий роговой клюв. Язык птиц, демонстрирующий широкую вариативность в размерах, форме и деталях строения, также активно участвует в манипуляциях с объектами, и, несомненно, вместе с челюстным аппаратом напрямую связан с особенностями кормового поведения и диеты. Язык используется птицами для добывания корма, удержания и предварительной обработки кормового объекта, а также для доставки его к глотке.

Внутреннее строение подъязычного аппарата и собственно языка птиц организовано по единому плану. Скелет подъязычного аппарата составлен из нескольких, типичных для всех птиц элементов, выстроенных друг за другом, но их размеры и форма могут сильно различаться. Например, наиболее примитивное строение языка отмечено у палеогнат — непарный *entoglossum* этих птиц имеет вид плоской треугольной пластины, лежащей на *basihyale*, по которому он скользит, совершая незначительные возвратно-поступательные движения. В то время как в других группах птиц *paraglossalia* (парный элемент, образующий *entoglossum*) сочленяются с *basihyale*, образуя так называемый «сустав языка», что обеспечивает подвижность языка относительно подъязычного аппарата. От *basihyale* отходят рожки подъязычного аппарата, чем они длиннее, тем дальше птица может выдвинуть язык. У птиц с очень длинными рожками (например, дятлы и нектарницы) они располагаются в специальных футлярах, тянувшихся вокруг черепной коробки.

Известны два типа мускулатуры, ассоциированной с языком — внешняя и внутренняя. Внешняя мускулатура подвешивает язык на черепе, между ветвями нижней челюсти, и может менять его положение относительно челюстей. Внутренние мышцы соединяют различные гиоидные элементы, позволяя им двигаться относительно друг друга, что обеспечивает выполнение языком тонких манипуляций. Попугаи одни из немногих птиц, для которых отмечено наличие нескольких дополнительных внутренних мышц. Для их крепления скелетные элементы приобрели специфическую форму, появились различные отростки и выступы.

Несмотря на относительно небольшое число мышц подъязычного аппарата, включение их в разных комбинациях позволяет получить широкий спектр разнообразных движений. В зависимости от степени разви-

тия тех или иных мышц птица может вытянуть язык далеко за пределы ротовой полости или прижать его к нёбу при раскрытом клюве (механизм «левации»), совершать специфические симметричные и асимметричные движения.

Строение языка хорошо согласуется с выполняемой им основной функцией. Например, у птиц-генералистов, т. е. питающихся разнообразным растительным или животным кормом, не проявляя каких-либо специфических адаптаций, язык и весь ротовой аппарат устроен сравнительно просто. В случае адаптации к питанию очень крупной добычей, проглатываемой целиком, подъязычный аппарат зачастую в значительной степени редуцируется, освобождая пространство в ротовой полости и позволяя значительно увеличивать просвет глотки (цапли, пеликаны).

Адаптации, связанные с диетой, могут слабо отражаться на внутреннем строении подъязычного аппарата, но зачастую приводят к значительным преобразованиям покровов языка. Вентральная сторона языка покрыта роговой пластинкой, часто выступающей вперёд за мясистую часть и используемой некоторыми птицами в качестве ложки для сбора мелких неподвижных объектов (например, зёрен). У птиц, питающихся нектаром, эта пластинка играет особую роль, сформировав длинную трубочку-капилляр.

Покров дорсальной стороны языка весьма разнообразен. У птиц, язык которых лишь помогает доставлять корм к глотке, он тонкий и плотный; полностью или частично ороговевший. Тогда как у птиц, для которых характерны сложные манипуляции с кормовыми объектами (например, хищные птицы, выюрковые, попугаи, рококлювы и др.), он толстый и мягкий, часто подстилается слоем рыхлой соединительной ткани. У попугаев большая часть языка покрыта мягким эпителием, вентральная роговая пластинка очень маленькая, а кончик языка превратился в широкий, округлый мягкий «тампон», покрытый глубокими складками, что обеспечивает плотный контакт с объектом и особенно точный контроль при манипуляциях. Такую специфическую форму кончика языка изнутри обеспечивают широко расставленные *paraglossalia*, соединенные друг с другом поперечной хрящевой пластиной.

Основание языка большинства птиц несёт направленные назад относительно крупные зубчики. С их помощью корм удерживается на

языке и перемещается к глотке. Узкий и длинный язык дятлов почти не имеет таких зубчиков в основании, но несёт множество острых жестких, направленных назад шипов на кончике. При помощи такого «гарпуна» дятлы вытаскивают личинок из древесины. Но наиболее сложная организация зубчиков и складок на поверхности языка отмечена среди птиц, питающихся свежим растительным кормом (гусеобразные) или за счёт фильтрации (например, утки, пингвины).

Обнаруженные сходства в строении и работе языка у разных, не связанных родством, групп птиц (например, нектарницы, колибри, филепитты) свидетельствуют о конвергентной эволюции, т. е. независимом развитии сходных черт, в результате адаптации к использованию одного ресурса. При этом даже наличие узкой пищевой специализации не означает, что птица не может потреблять другую пищу.

## ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ РЕПТИЛИЙ (Reptilia)

Ковалёва И. М.

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
отдел эволюционной морфологии, Украина, Киев 061 ГСП 30*

*E-mail: irakov2008@ukr.net*

В классе рептилий представители черепах, крокодилов и некоторых ящериц (*Varanus* и *Hydrosaurus*) имеют особые морфологические характеристики органов сердечно-сосудистой системы. Речь идёт, в частности, о внутрикардиальном шунтировании и морфологических особенностях дуг аорты и некоторых артерий. Поскольку желудочно-кишечная артерия *a. gastro-mezenterica* начинается от левой позвоночной артерии *a. vertebralis sinister* до её объединения с правой позвоночной артерией *a. vertebralis dexter*, то кровь, поступающая к органам скелетно-мышечной системы, отличается по составу от крови, снабжающей органы пищеварения. Полагают, что щелочная кровь идёт к соматическим органам (что способствует костным отложениям и ингибирует резорбцию), а гиперкапническая, кислая кровь поступает к органам пищеварения, которые используют



углекислоту как субстрат для синтеза желудочного сока, бикарбонатов, жирных кислот, глутамина, пуриновых колец, а также глюкозы из лактата. Высказывается мнение, что в процессе морфогенеза эти эволюционные преобразования сердечно-сосудистой системы обуславливают быстрый рост скелетных и мышечных органов, что приводит к значительному увеличению размеров рассматриваемых животных по сравнению с другими рецентными рептилиями. На сегодняшний день факторы, обусловившие формирование этих особенностей, остаются неизвестными.

Исследования, проведенные нами на представителях рода *Varanus*, а также данные, полученные исследователями на представителях крокодилов и черепах, показали, что главным отличием в морфологии сердечно-сосудистой системы этих рептилий от других представителей данного класса животных, помимо внутрикардиального шунтирования, являются особенности двух дуг аорты. Правая и левая дуги аорты, перейдя на дорзальную поверхность сердца, не объединяются друг с другом, а идут в каудальном направлении по поверхности желудка в виде двух позвоночных артерий параллельно друг другу. При этом в правую позвоночную артерию поступает оксигенированная кровь из правой дуги аорты, а в левую — слабооксигенированная (смешанная) кровь из левой дуги аорты. В то время как у других рептилий две дуги аорты при переходе на дорзальную поверхность сердца сразу же объединяются с образованием позвоночной аорты *a. dorsalis*, несущей исключительно смешанную кровь.

Ключевым моментом является также наличие обнаруженного нами анастомоза, соединяющего правую и левую позвоночные артерии (задолго до их объединения с образованием позвоночной аорты). По всей видимости, функция этого анастомоза заключается в перераспределении крови между двумя артериями: кровь левой позвоночной артерии может поступать в правую позвоночную артерию и наоборот. Таким образом, степень оксигенации крови левой и правой позвоночных артерий может изменяться, то есть повышаться или, соответственно, понижаться в соответствии с поступлением крови из той или иной позвоночной артерии.

Существенно, что место ответвления желудочно-кишечной артерии от левой позвоночной артерии расположено ниже указанного анастомоза. И таким образом может меняться степень оксигенации крови, поступающей к висцеральным органам.

Левая позвоночная артерия (после ответвления от неё желудочно-кишечной артерии) продолжает свой путь параллельно правой позвоночной артерии вплоть до объединения двух артерий. Причём объединение двух сосудов может осуществляться или образованием анастомоза (*V. niloticus* Linnaeus, 1766), или полным слиянием сосудов (*V. griseus* Daudin, 1803). От места объединения влево отходит небольшая артерия *a. coeliaco-mesenterica*, которая, пройдя через брюшную стенку, несёт кровь к висцеральным органам. Значительно более крупный сосуд в виде дорзальной аорты (как продолжение правой позвоночной артерии) идёт в каудальном направлении, поставляя кровь к соматическим органам: тазовым конечностям и хвосту.

Таким образом, если грудные конечности всех рептилий снабжаются оксигенированной кровью, поступающей из правой дуги аорты по подключичным артериям *aa. subclavia*, то тазовые конечности большинства рептилий снабжаются смешанной кровью позвоночной аорты. Однако у варанов, крокодилов и черепах тазовые конечности и хвост снабжаются оксигенированной кровью, поступающей из правой дуги аорты по правой позвоночной артерии. Можно сделать вывод, что главным отличием сердечно-сосудистой системы варанов (а также крокодилов и черепах) от других рептилий является то, что она способна снабжать локомоторные органы исключительно оксигенированной кровью.

Очевидно, что физиологические показатели животных зависят от степени оксигенации крови, поступающей к соматическим и висцеральным органам, а также возможностей её регулирования. Так, при повышенных локомоторных нагрузках оксигенированная кровь поддерживает высокую метаболическую активность локомоторных органов животного, тогда как функция органов пищеварения в это время может быть ограничена. В процессе поглощения и переваривания пищи органы пищеварения могут снабжаться кровью, поступающей не только из левой позвоночной артерии, но и более оксигенированной кровью, поступающей по анастомозу из правой позвоночной артерии, в то время когда функция локомоторных органов животных снижена.

Представленный материал показывает, что наблюдаемое явное сходство в локомоторных особенностях и выносливости варанов и крокодилов имеет под собой не только морфологическую, но и общую физиоло-

гическую основу, причём описанные особенности эволюционных преобразований сердечно-сосудистой системы варанов и некоторых других представителей рептилий (крокодилов, в частности) сопряжены с эволюционными преобразованиями их локомоторного аппарата.

## **ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЧЕЛЮСТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ ГРЫЗУНОВ (СТРУКТУРНЫЙ И АДАПТИВНЫЙ АСПЕКТЫ)**

**Потапова Е. Г.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119701  
E-mail: lena-potapova@yandex.ru*

В основе доклада лежат результаты многолетних исследований автора по челюстному аппарату грызунов, включая ещё не опубликованные материалы по строению челюстной мускулатуры у представителей *Anomaluridae*, одного из древних семейств отряда.

Базовая адаптация, определившая специфику отряда грызунов (*Rodentia*) на начальном этапе его становления, была связана с развитием способности к грызению. Морфологические изменения, обеспечивающие эту адаптацию, прежде всего, проявились в особой дифференциации зубной системы и в усилении и смещении вперед жевательного мускула.

Последующая радиация отряда определялась не только специализацией в грызении, но и расширением способов жевания. Наряду с раздавливанием, развивалась способность к перетиранию. Это позволяло значительно увеличить спектр объектов питания, за счёт введения в рацион малокалорийных, но доступных кормов. Структурные преобразования проявлялись в скоординированных изменениях всех звеньев челюстного аппарата: зубной системы, нижней челюсти, скуловой дуги. В строении челюстной мускулатуры основные изменения они были связаны с миграцией жевательного мускула (массетера) на передний корень скуловой дуги и его выходом на боковую поверхность черепа. Такое расширение мускула механически выгодно и для грызения, и для разных способов жевания. Оно характерно для всех современных грызунов, за

исключением единственного вида (*Aplodontia rufa*), у которого сохранился базовый (так называемый «протрогоморфный») вариант крепления массетера к скуловой дуге — на нижней поверхности её переднего корня.

В классической типологии (Brandt, 1855; Romer, 1945; Wood, 1958, 1959) разнообразие вариантов миграции массетера на корень скуловой дуги было сведено к трём «продвинутым» типам (миоморфному, сциуроморфному и гистрикоморфному). Критерием их выделения был выбран единственный признак — положение мускула относительно скулового корня. Если массетер поднимается на этот корень только снаружи и сразу же выходит на роstrум, то зиго-массетерная конструкция считается сциуроморфной, если только изнутри с выходом на роstrум через подглазничное отверстие её называют гистрикоморфной, если с обеих сторон корня — миоморфной. Показано, что способ миграции массетера, характерный для предковой формы какой-либо ветви грызунов, сохраняется и у её потомков, в связи с чем тот или иной тип зиго-массетерной конструкции может служить характеристикой таксона высокого ранга (от семейства и выше). Следует особо подчеркнуть, что его корреляции с определенным рангом таксона не прослеживается. Это может быть семейство, надсемейство, подотряд. Однако в ранних типологических системах грызунов тип зиго-массетерной конструкции был использован как критерий разделения грызунов на подотряды.

Классическая типология, основанная на одном признаке, не описывает реального разнообразия вариантов миграции массетера на корень скуловой дуги и в рамках одного типа может объединять разные по строению и по способу развития конструкции. Примером сказанного может служить некорректная идентификация типа зиго-массетерной конструкции у соневых (Gliroidea). У грызунов с классическим миморфным типом крепления массетера (у мышей Muridae, хомяков Cricetidae и т.п.) мускульные волокна хотя и распространяются на скуловой отросток снаружи, но на роstrум не выходят. В то же время у соневых, у которых зиго-массетерная структура формально также считалась миоморфной, боковая порция массетера даже на начальном этапе её расширения сразу же выходит на роstrум (как и у белок, Sciuridae). Другим примером могут быть батиергиды Bathyergidae. У них внутренняя порция массетера поднимается вверх по задней стороне скулового корня со стороны глазницы,

но через подглазничное отверстие не проходит. Поэтому их массетер, будучи структурно и функционально продвинутым, формально считается протрогоморфным. Не находит отражения в классической типологии и особая картина миграции массетера, которая обнаружена у *Anomaluridae*. У них медиальная порция массетера распространяется на корень скуловой дуги по гистрикоморфному типу (поднимается вверх по его внутренней стороне и выходит через подглазничное отверстие на роstrum). Но кроме этого часть мускульных волокон этой порции перекидывается через дно глазницы и крепится к межглазничной перегородке с внутренней стороны глаза.

Таким образом, если при их выделении типов зиго-массетерной структуры учитывать не только то, как располагается мускул относительно корня (снаружи или изнутри), но и то, как осуществляется его миграция снаружи в случае её наличия (с прямым выходом на роstrum или с выходом на особую площадку, не связанную с роstrumом), а также принимать во внимание особенности расширения мускула в глазнице, то типов этой структуры оказывается в два раза больше, чем по классической схеме (Потапова, 2014). Было показано, что при такой дробной типизации зиго-массетерной структуры параллелизмов в развитии одноименных типов (в сочетании с типом строения челюсти), в таксонах высокого ранга практически не остается. Единственным примером является развитие сциуроморфии+сциурогагии у *Castorimorpha* и у *Sciuridae*.

Все варианты миграции массетера имеют функциональные преимущества по сравнению с исходным протрогоморфным типом. Сравнивать их между собой по функциональной значимости не корректно. Такое сравнение можно проводить на конкретных группах и по отношению к конкретной адаптации и только при анализе челюстного аппарата как целостной системы. Функциональные последствия миграции массетера зависят от её интенсивности и ориентации и напрямую не связаны с тем, с какой стороны скулового отростка она осуществляется. Сходные результаты могут быть получены в рамках любого структурного типа зиго-массетерной конструкции. Корреляции этих типов с морфофункциональной организацией челюстного аппарата как целого не прослеживается. Для понимания функциональной специфики челюстного аппарата помимо дифференцировки челюстной мускулатуры важное значение имеют строение

и размер резцов, расположение и размеры ряда коренных, структура их жевательной поверхности, а также строение нижней челюсти и скуловой дуги. Разные соотношения этих параметров отражают приспособленность челюстного аппарата к работе в том или ином режиме (раздавливании, резании, перетирании и т.п.) и определяют его адаптивный тип.

На примере тушканчиковых (*Dipodoidea*) и шипохвостых белок (*Anomaluridae*) показано, что в таксонах грызунов высокого ранга, на базе характерного для группы единого структурного варианта миграции жевательного мускула на корень скуловой дуги могут быть реализованы варианты специализация челюстного аппарата к разным режимам работы.

Особое место в докладе занимает вопрос о том, как специализация челюстного аппарата к работе в определенном режиме отражается на характере дифференциации челюстной мускулатуры. Наиболее древним режимом его работы можно признать раздавливание. Как правило, в этом случае резцы и коренные действуют как синергисты. Из челюстных мышц преимущественное развитие сохраняет ретрактор (височный мускул), в составе которого наиболее развитыми оказываются основная и орбитальная порции. Протракторы (массетер и внутренний крыловидный мускул) имеет сложную дифференциацию. Такой вариант строения челюстных мышц характерен для большинства семеноядных и насекомоядных грызунов.

Специализация в перетирании у грызунов осуществлялась разными способами. Необходимая для жевания в режиме перетирания, дифференциация мышц на вертикальную и горизонтальную составляющие достигается по-разному. У одних форм это происходит за счёт изменения наклона целых мускулов, у других — за счёт отдельных частей каждого из них. В первом случае это, как правило, связано с упрощением внутренней структуры мышц, в частности, массетера и крыловидного мускула, во втором, наоборот, — с её усложнением.

Первый вариант более характерен для многих гистрикоморфно-гистрикогнатных грызунов из клады *Stenohystrica*, хотя встречается и у некоторых гистрикоморфно-сциурогнатных тушканчиковых *Dipodoidea*. Второй вариант в большей степени свойствен миоморфным грызунам.

Особый вариант специализации в раздавливании характерен для полёвок. Он связан со специфическим преобразованием нижней челюсти, которое почти автоматически ведёт к дифференциации челюстных мышц

и чёткому их разделению на элементы, создающие вертикальные и горизонтальные усилия. Этот вариант тесно связан с развитием гисподонтии коренных. С разной степенью выраженности этот вариант реализуется практически во всех богатых видами филетических линиях грызунов. Вопрос о глубине таких параллелизмов и факторах, их определяющих, обсуждается.

Строение мускулатуры у Anomaluridae позволяет понять механизмы дифференциации челюстных мышц, причем не только в этой, но и в других группах грызунов. У Anomaluridae усложнение структуры протракторов начинается с их усиления, за счёт формирования перистости путём «расщепления» конечных и начальных элементов их апоневротического каркаса, но без изменения направленности сухожильных и мускульных волокон. Последующее «переползание» начальных или конечных мышечных волокон на близлежащие участки кости приводит к изменению их наклона (сначала небольшому, а затем все более значимому) и, в конечном счете, к четко выраженной дифференциации мускула на отдельные элементы.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-04-00294.*

## **ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЩИТКОВ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ И ЕЁ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

**Черепанов Г. О.**

*Санкт-Петербургский государственный университет,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: cherepanov-go@mail.ru*

Наличие эпидермальных (роговых) щитков — типичная черта панциря черепах. Общий план строения щиткования черепах эволюционно очень стабилен. За 200 млн лет существования группы он претерпел лишь незначительные, главным образом количественные изменения, связанные с редукцией некоторых элементов и стабилизацией общей конструкции. Для большинства черепах в норме характерно семь продольных рядов щитков с четко установленным количеством элементов в каждом: непарный вертебральный ряд (5 щитков) и парные плевральный (4 щитка), маргинальный (12 щитков) и пластральный (6 щитков)

ряды. Однако исследования современных черепах показали, что щитки панциря подвержены большой индивидуальной изменчивости, причём с очень высокой частотой и широким диапазоном варьирования (Zangerl, Johnson, 1957; Cherepanov, 2014, и др.). Таким образом, для рогового покрова черепах характерен парадоксальный феномен — уникальный филогенетический консерватизм базовой модели щиткования, сочетающийся с широкой вариабельностью щитков на внутривидовом уровне.

В результате сравнительного исследования онтогенетического развития двух видов черепах: *Emys orbicularis* (L.) и *Testudo graeca* (L.) удалось выявить морфогенетические механизмы, определяющие паттерн щиткования (Cherepanov, 2006):

1. Зачатки щитков закладываются строго в районах поперечных туловищных миосепт. Таким образом, их положение связано с первичной сегментацией тела зародыша.

2. Маргинальные щитки закладываются напротив каждой миосепты (т. е. посегментно), и их количество определяется количеством сегментов, формирующих панцирь.

3. Плевральные и вертебральные щитки формируются через один сегмент строго скоррелировано в районах чётных и нечётных туловищных миосепт соответственно. Эта корреляция определяет шахматный порядок чередования указанных щитков.

4. Вертебральные щитки закладываются парными (левым и правым) зачатками.

5. Пластральные щитки возникают билатерально симметрично и, по-видимому, через один сегмент. Поэтому их количество в каждом ряду вдвое меньше, чем число сегментов панциря.

Исходя из морфогенетических данных, можно заключить, что черепахи могут иметь не более одного одноимённого щитка на сегмент, а число щитков в одном продольном ряду не может превышать числа сегментов, на протяжении которых этот ряд образован. Это полностью согласуется с данными по индивидуальной и филогенетической изменчивости. По-видимому, изначально у предков черепах роговые элементы во всех продольных рядах располагались посегментно, аналогично тому, как это наблюдается в ряду маргинальных щитков у современных форм. Такое состояние щиткования представляется наиболее полимерным.



Эволюционные преобразования рогового покрова черепах шли в основном в направлении уменьшения числа его элементов. Это осуществлялась двумя путями:

1) сокращением общего числа поперечных рядов щитков в результате уменьшения числа сегментов, формирующих панцирь,

2) уменьшением числа самих щитков в результате их редукции или слияния.

В онтогенезе и эволюции черепах могут происходить и обратные процессы. Чаще всего, это появление дополнительных щитков в районах «вакантных» (в норме не имеющих зачатков щитков) миосепт. Вызывающий вторичную полимеризацию рогового покрова, это процесс, как правило, представляет собой аномалию развития и редко проявляется в филогенезе. Примерами такой эволюционной полимеризации являются современные морские черепахи рода *Lepidochelys* и ископаемые черепахи рода *Sakya* (Чхиквадзе, 1968). У последних в норме может насчитываться до 10 вертебральных и 10 пар плевральных щитков — состояние щиткования близкое к теоретически возможному. Полимерия щитков может возникнуть и в результате процесса «разделения» сложных по происхождению щитков, например, вертебральных.

Судя по морфогенетическим и палеонтологическим данным, общий план строения щиткования панциря черепах формировался в филогенезе в результате следующих процессов:

1. Слияние первично парных вертебральных щитков с образованием их непарного ряда.

2. Скоррелированная редукция чётных и нечётных щитков, принадлежащих соответственно вертебральным и плевральным рядам.

3. Уменьшение количества щитков пластрального ряда, в результате редукции каждой второй пары.

4. Редукция супрамаргинальных, инфрамаргинальных и интерпластральных щитков, характерных для древних черепах (*Proterochersis*, *Kayentachelys*, *Pleurosternidae*, *Baenidae*).

Процессы формирования принципиальной модели щиткования носили постепенный и коррелированный характер. В первую очередь преобразования затронули центральные области карапакса и пластрона, а затем, как это видно из истории группы, периферию панциря. Основная

причина изменения рогового покрова в направлении уменьшения количества слагающих его элементов кроется в потере внутритуловищной подвижности и формировании консолидированного костного панциря. Благодаря этому возникли широкие вертебральные, плевральные и плас-тральные щитки, покрывающие не один, а несколько сегментов тела. Несмотря на некоторые преобразования мозаики роговых щитков, наблюдаемые в филогенезе черепах, базовые морфогенетические механизмы развития их рогового покрова (в частности, строгая связь мест закладки щитков с первичной сегментацией тела) не претерпели изменений. Это обстоятельство обуславливает обратимость процессов развития и иногда приводит к редкой среди позвоночных рекапитуляции предкового (поли-мерного) состояния.

*Работа поддержана грантом на выполнение НИР из средств СПб-ГУ, Мероприятие: № 0.38.292.2015.*

**ФИЛОГЕНЕЗ ВИДА**  
***Camptocythere lateres* (Crustacea, Ostracoda)**  
**ИЗ ВЕРХНЕБАЙОССКИХ ОТЛОЖЕНИЙ**  
**(ЮРСКАЯ СИСТЕМА) САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

Шурупова Я. А.<sup>1</sup>, Тесакова Е. М.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>МГУ им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет,  
Россия, Москва, 119234

<sup>2</sup>МГУ им. М. В. Ломоносова, Геологический факультет,  
Россия, Москва, 119991

<sup>3</sup>Геологический институт РАН, Россия, Москва, 119017  
E-mail: shurupova.ya@yandex.ru

Изучив остракод (ракушковые раки) из отложений апшеронского региояруса (1–2 млн лет) Азербайджана В. Э. Ливенталь показал, что снизу вверх по разрезу в онтогенезах представителей вида *Cytherissa bogatchovi* Lивental уменьшение и, следующая за ним, редукция трёх бугорков (расположенных на переднеспинном, заднеспинном и заднебрюшном углах створки), хорошо развитых у юных особей, переходит на всё более ранние ювенильные стадии (Ливенталь, 1949). На этой основе им был разработан

палеобиогенетический метод, заключающийся в выявлении в онтогенезе остракод какого-либо вида, смещения эволюционных изменений определенного признака на всё более ранние (или поздние) возрастные стадии с течением времени. Фиксация в геологическом разрезе рубежей перехода эволюционных изменений признака на более раннюю стадию позволила Ливенталю с большей точностью определить возраст вмещающих пород и расчленить апшеронский ярус на три «отдела», тем самым существенно повысив детальность расчленения отложений, чего не удавалось сделать другими биостратиграфическими методами. Тем не менее, до сих пор этот способ детализации биостратиграфических шкал больше никем и никогда не применялся.

Между тем, современные геологоразведочные и съёмочные работы требуют всё большей детализации существующих и создания новых (параллельных) биостратиграфические шкал по разным группам. Одна из таких новых шкал разработана по остракодам для юры Русской платформы (Тесакова, 2014). Входящие в неё стратоны, обеспечившие необходимую детальность, имеют палеогеографическую природу; филозоны по остракодам существенно объёмнее, поскольку видообразование у этой группы происходит сравнительно медленно. Однако применение палеобиогенетического метода может позволить разделить и фило-стратоны.

В настоящее время нами проводится изучение онтогенезов представителей вида *Camptocythere lateres* Tesakova, Shurupova, sp. nov. из верхнего байоса и нижнего бата (зоны Michalskii и Besnosovi) Сокурской скважины (г. Саратов). В первую очередь, был изучен замок. Замок — гемимеродонтного типа: в правой створке у взрослой особи (как самки, так и самца) представлен срединным гладким желобком, углубленным на концах, и краевыми элементами, состоящими из четырёх (передний) и пяти (задний) мелких, круглых зубчиков каждый, размер которых уменьшается к периферии. В процессе онтогенеза у представителей *C. lateres*, при сохранении общего плана строения, отмечаются изменения краевых элементов. У самых молодых экземпляров из нашей коллекции (3 линочная стадия) — это короткие валиковидные зубы с намечающимися бугорками, по два на каждом. На 4 стадии происходит удлинение валиковидных зубов; на переднем намечаются четыре бугорка, на заднем — шесть.

На 5 стадии происходит обособление первых трёх бугорков, как на переднем, так и на заднем зубах; на валиковидной части переднего зуба остаётся один бугорок, на заднем зубе таких бугорков, объединённых общим основанием — три. Начиная с 6 стадии, передний зуб приобретает окончательный вид и состоит из четырёх обособленных округлых бугорков; самый мелкий периферический бугорок несколько отставлен от других. На заднем зубе, по-прежнему, имеется три обособленных бугорка, но периферические бугорки на валиковидной части становятся более отчётливыми. К 7 стадии валиковидная часть заднего зуба распадается на две самостоятельные части, а на 8 стадии задний зуб приобретает взрослый облик и состоит теперь из пяти отдельных округлых бугорков, уменьшающихся к периферии. Онтогенез замка *C. lateres* оказался устойчив во времени.

Гораздо перспективнее результаты онтогенетического анализа скульптуры. Этот вид имеет умеренно выпуклую раковину, с плоскими боковыми сторонами; поверхность створки круто (почти под прямым углом) спускается к переднему краю и более полого к заднему. Оба края по контуру уплощены. Скульптура представлена ямками разного размера и очертания, сливающимися по несколько штук на плоской части боковых сторон; на покатых частях створки ямки всегда отдельные (скульптурный тип I). Ямки могут группироваться неправильными рядами (также тип I) или розетками (тип II), с образованием низких, коротких и прерывистых ребер неправильных очертаний. Различается промежуточный вариант скульптуры, с одновременным присутствием отдельных ямок и их групп (тип I-II). Межъямочная поверхность выпуклая, робустная.

Развитие скульптуры в онтогенезе идёт от типа I через переходный тип I-II и завершается типом II. Та же тенденция выявлена в эволюции скульптуры взрослых представителей вида на протяжении фаз Michalskii и Besnosovi. У взрослых экземпляров переход от типа I к типу I-II происходит в разрезе на уровне 50,7 м, а к типу II на уровне 37,4 м. Тот же тренд у ювенилов 7–6 стадий смещён: переход между типами I и I-II находится на уровне 42,3 м, а между I-II и II — на уровне 33,0 м. По ювенилам 5–4 стадий данных пока недостаточно, а ювенилы 3–2 стадий демонстрируют тип I по всему разрезу. Т.о. эволюционные изменения в филогенезе вида *C. lateres* идут по пути ювенилизации или педоморфизма.

С практической точки зрения, те уровни разреза, на которых у *C. lateres* происходит смещение признака (изменение скульптурного типа) на более позднюю стадию онтогенеза, могут быть использованы при детализации биостратиграфической шкалы.

*Исследования поддержаны проектом РФФИ 15-05-03149.*

Секция  
**ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ  
И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ**

**Стендовые доклады**

**ЛОКОМОТОРНЫЕ МОДУЛИ ПТИЦ:  
АВТОНОМНОСТЬ, ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ  
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ**

**Богданович И. А.**

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена  
НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Украина, Киев, 01601  
E-mail: bogdanovich55@gmail.com*

Исходя из современного определения ароморфоза (Северцов, 2007) из филогенезов, объединённых явлением «орнитизации», ароморфным можно считать один — птиц. Расширение адаптивной зоны в данном случае обеспечивалось уникальным для позвоночных формированием двух разнотипизированных локомоторных систем (модулей) — полёта и наземной локомоции. Судя по относительной массе мускулатуры, у куриных — наиболее древних летающих птиц — обе системы были развиты примерно одинаково. С последующей адаптивной радиацией птиц и приобретением различных специализаций это соотношение существенно меняется.

Интересным кажется вопрос о том, обеспечивается ли дальнейшая эволюция класса с взаимосвязанными изменениями обеих систем или одна из них имеет определённые преимущества для достижения новых адаптаций.

Определённая морфофункциональная связь между локомоторными модулями у птиц 62-х видов 11 отрядов отмечена лишь для степени их развития (относительной массе мускулатуры) и связь эта носит альтернативный характер: при увеличении одной уменьшается другая (Богданович, 2014). Наличие же вполне жизнеспособных форм с функционирующим по сути одним локомоторным модулем свидетельствует об их автономности.

Закреплению крупных наследственных морфофункциональных изменений, которые могут служить элементарным эволюционным

материалом, может способствовать высокая фенотипическая пластичность организмов (Иорданский, 2009). Ненаследственная изменчивость, таким образом, тоже влияет на эволюцию (Марков, 2009). При этом направления эволюционных преобразований ограничиваются, в том числе, и фенотипической изменчивостью (Иорданский, 2009). Можно предположить, что по сравнительной вариативности элементов (признаков) обсуждаемых систем и степени их коррелятивных зависимостей можно судить об их эволюционной перспективности.

Хорошо известно, в частности, адаптивное значение пропорций конечностей и их скелетных элементов. Изменчивость длины грудной и тазовой конечности изученных птиц 38 видов 7 отрядов характеризуются близкими коэффициентами вариации как по абсолютным размерам (41,6 % и 39,4 %), так и по относительным (25,8 % и 22,6 % от длины трункаса). Однако между собой длины грудной и тазовой конечностей совершенно не коррелируют ни в абсолютном, ни в относительном выражениях, т. е. изменяются взаимонезависимо. При этом коэффициенты вариации относительной длины звеньев грудной конечности (плечевая, локтевая и большая метакарпальная кости) достаточно подобны (6,6 %, 6,8 % и 7,6 % соответственно), тогда как для бедра, голени и цевки они заметно более разнообразны (14 %, 4,2 % и 16,3 %). Не менее информативными в отношении локомоторных адаптаций птиц являются форма грудины и таза, выраженная отношением их ширины к длине. Для изученных птиц отмечено, что ширина грудины (% от её длины) заметно менее изменчива, чем ширина таза (% от его длины). Коэффициент вариации составляет 19 % для первой и 28 %, 23 %, 25 % для второй в разных отделах таза. Кроме того, относительная ширина грудины умеренно коррелирует с массой тела ( $r=0,32$ ), тогда как относительная ширина таза в трёх отделах инвариантна по отношению к массе тела ( $r=0$ ) т. е. изменяется более независимо от этого генерального параметра.

Для решения вопроса о сравнительной эволюционной перспективности локомоторных систем птиц необходимо больше данных, но даже исходя из полученных на сегодня, можно предположить, что аппарат наземной локомоции более перспективен в отношении формирования новых адаптаций.

## ПЕРВАЯ НАХОДКА *Eomellivora* (Carnivora, Mustelidae) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Гимранов Д. О.<sup>1</sup>, Лавров А. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144

<sup>2</sup>Палеонтологический институт РАН,  
Россия, Москва, 117647  
E-mail: djulfa250@rambler.ru

Ранний этап развития *Eomellivora* происходит на территории Африки и Европы. В конце позднего миоцена (MN 12) установлено расширение ареала рода на восток, в Азию (Wolsan, Semenov, 1996; Morales, Pickford, 2005; Wang, Flynn, Fortelius, 2013; Valenciano et al, 2015). В конце позднего миоцена представители этого рода проникают в Северную Америку (Wang, Flynn, Fortelius, 2013). Несмотря на обширный ареал рода, охватывающий большую часть Северной Евразии, на территории России представители *Eomellivora* до сих пор не были обнаружены.

В результате многолетних раскопок позднемиоценового местонахождения Таралык-Чер отрядом Палеонтологического института РАН, были сделаны находки представителей рода *Eomellivora*. Местонахождение Таралык-Чер находится в 15 км от г. Кызыл на правом борту долины Енисея (Республика Тыва) и представляет собой толщу миоценовых пестроцветных глин озёрного происхождения (Лавров, Забелин, 2009). На основе изучения копытных (Вислобокова, 2009; Вислобокова, Лавров, 2009) и грызунов, установлен возраст формирования костеносного горизонта, который определяется, как середина позднего миоцена MN 12-13. Род *Eomellivora* представлен фрагментом верхнечелюстной кости и фрагментами нижних челюстей.

По размерам зубов эомеллидора из Тувы сходна с *E. wimani* и *E. piveteaui*, но большинство значений промеров составляют минимальные величины для этих двух видов. Представитель *Eomellivora* из Таралык-Чера отличается от *E. wimani* и *E. piveteaui* (Wolsan, Semenov, 1996; Valenciano et al, 2015) наличием дополнительных задних бугорков на премолярах, мелкими размерами верхних и нижних премоляров, в строении M1 обо-



собленным метаконном с вершиной и наличием протоконуля, а также отсутствием гребня метаконида на m1. Наибольшее сходство в строении зубов представитель *Eomellivora* из Тувы обнаруживает с *E. ursogulo* (Orlov, 1948; Wolsan, Semenov, 1996; Valenciano et al, 2015), но отличается от него мелкими размерами. *E. piveteaui* (Valenciano et al, 2015) населял Европу и не проникал в Азию в пределах биозон MN 9-10. *E. wimani*, по-видимому появляется в Европе в позднем миоцене (MN 12-13). В это же время осуществляется прохорез рода в восточном направлении и его ареал расширяется в Китай и Америку.

Эомеллинора из Таралык-Чера обнаруживает меньше всего различий в строении зубов с *E. ursogulo* из позднего миоцена Украины (MN11, Гребенники). Имеющегося материала недостаточно, чтобы определить видовую самостоятельность *Eomellivora* из Таралык-Чера. Мы считаем, что её следует идентифицировать как мелкого представителя *Eomellivora ursogulo*. Морфологические отличия могут отражать видовую самостоятельность *Eomellivora ursogulo* из Тувы, но могут свидетельствовать о более широком спектре внутривидовой изменчивости для этого таксона, чем об этом предполагали ранее (Wolsan, Semenov, 1996). Исследованная находка расширяет наше представление о разнообразии, изменчивости и распространении представителей рода *Eomellivora* в позднем миоцене на территории Азии.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ и № 16-34-00364 мол\_а и Программы фундаментальных исследований ОБН РАН 1.21 П «Динамика важнейших биоресурсных видов млекопитающих...»*

## ОТ ПЯТИПАЛОЙ КОНЕЧНОСТИ К ПЛАВНИКУ: В ПОИСКАХ АРХЕТИПА

Медников Д. Н.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: ranodon@yandex.ru*

Ричард Оуэн, введший термин «архетип», понимал под ним общий план строения, «изначальную идею», к которой можно свести «все

*разнообразные вариации классов, родов и видов». С распространением в биологии эволюционных идей под архетипом стали понимать план строения общего предка исследуемой группы организмов. Вполне допустимо применять термин архетип и к отдельным частям (структурам) внутри организма. В таком случае архетип — это план строения структуры у формы-предка, к которому можно свести все разнообразие соответствующих структур у форм-потомков.*

Архетипом, к которому можно свести все разнообразие конечностей наземных позвоночных, был рыбий плавник особого устройства. Среди огромного разнообразия рыб наиболее близкими к тетраподам считаются лопастепёрые рыбы (саркоптеригии). В плавниках саркоптеригий можно выделить центральную ось, состоящую из ряда отдельных элементов (мезомеров), и один или два ряда отходящих от мезомеров боковых лучей (радиалий). Если радиалии образуют единственный (преаксиальный) ряд, то такой плавник называется унисериальным. А если от противоположных сторон центральной оси отходят два ряда лучей (преаксиальный и постаксиальный), то такой плавник называется бисериальным. Преаксиальные радиалии, как правило, отходят строго по одной от каждого мезомера оси. Постаксиальные радиалии могут отходить по одной, две или более от каждого мезомера, кроме первого. И унисериальные, и бисериальные плавники лопастеперых рыб, как правило, соединяются с поясом конечности посредством только одного элемента — первого мезомера оси. Этому элементу у тетрапод соответствует единственный элемент стилоподия — плечевая кость (*humerus*) (передняя конечность) или бедренная кость (*femur*) (задняя конечность). К дистальной части первого мезомера плавника саркоптеригий прикрепляется два элемента — второй мезомер центральной оси и преаксиальная радиалия. Этим элементам в тетраподной конечности соответствуют два элемента зейгоподия — локтевая (*ulna*) и лучевая кости (*radius*) (передняя конечность) или малая (*fibula*) и большая (*tibia*) берцовые кости (задняя конечность). А вот третий отдел наземной конечности — автоподий — устроен крайне сложно, и явные гомологи большинства его элементов в плавниках кистепёрых рыб, на первый взгляд, отсутствуют. Прежде всего, непонятно, где в автоподии проходит центральная ось плавника и есть ли она в этом отделе конечности вообще.

Эта проблема была успешно решена в 1986 году Н.Шубиным и П.Олберчем, которые, изучив обширный материал по развитию конечностей современных четвероногих, выдвинули гипотезу о пальцевой дуге как возможном гомологе центральной оси плавника. Пальцевая дуга — это дистальный ряд элементов мезоподия (запястья или предплюсны), который действительно бывает дугообразно изогнут и несёт пальцы. Четкая морфогенетическая связь элементов, составляющих пальцевую дугу, наблюдается в развитии конечностей всех основных групп современных тетрапод, что является веским аргументом в пользу её древности.

Из гипотезы Шубина-Олберча следует, что пальцы четвероногих — это сегментированные радиалии, и что предковый для тетраподной конечности плавник должен быть бисериальным. Такое устройство грудного плавника наблюдается у тиктаалика — наиболее близкой к тетраподам рыбы. Ярко выраженным бисериальным устройством обладают и задние конечности одной из первых девонских амфибий — ихтиостеги, у которой имелись хорошо развитые пальцы двух морфологически разных групп: преаксиальной и постаксиальной.

У пятипалых тетрапод происходит редукция большинства преаксиальных лучей, однако один из них сохраняется как нормальный палец у большинства четвероногих. Это первый палец. Он отличается от остальных четырёх пальцев не только морфологическим и молекулярным своеобразием, но и характером морфогенеза. Если 2–5 пальцы формируются у хвостатых амфибий из постаксиального (относительно пальцевой дуги) мезенхимного облака и соответствуют постаксиальным радиалиям саркоптеригий, то первый палец обособливается из преаксиального мезенхимного облака. Исходя из особенностей дальнейшей дифференцировки скелетогенной мезенхимы, можно предположить, что первый палец (как и второй) начинается от *basale commune*, а не является дистальным продолжением радиального (тибиального) луча. У углозубов между закладками первого и второго пальца располагается плавничок, сопоставимый с дистальным концом мясистой лопасти плавника саркоптеригий. У дистального конца плавника тиктаалика также находятся две радиалии, отходящие от последнего мезомера оси. Их можно сопоставить с 1 и 2 пальцами тетрапод, но у тиктаалика эти радиалии имеют общее основание-мезомер, а у тетрапод каждый палец отходит от собственной дисталии. У четве-

роногих, видимо, произошло превращение первого элемента первого пальца в элемент мезоподия — дисталию. Данные по древнейшим тетраподам подтверждают это предположение. Например, у тулерпетона, колостеид, антракозавров и терапсид первая дисталия еще очень напоминает по морфологии короткую фалангу пальца. Вторая дисталия пятипалых тетрапод является последним мезомером центральной оси, от нее отходят 1 и 2 пальцы. Еще один преаксиальный луч, который сохранился у большинства четвероногих — это первый преаксиальный луч, отходящий от первого мезомера и состоящий у хвостатых земноводных минимум из трех элементов: *radius/tibia*, *radiale/tibiale*, *y-element* (=prepollex/prehallux). Второй преаксиальный луч у углозубов также состоит обычно из трёх элементов: *intermedium*, *centrale proximale* и *centrale distale*. Остальные преаксиальные лучи сильно редуцированы или полностью исчезли.

Постаксиальных лучей-пальцев у предков современных четвероногих было не меньше шести. Четыре из них представлены у рецентных тетрапод нормальными пальцами (2-5), а два самых проксимальных сохраняются в виде небольших рудиментов. Первый рудимент расположен на *fibulare*, также как и пятый палец, связанный с *fibulare* укороченной метатарзалией — пятой дисталией. Таким образом, на третьем мезомере оси тетраподной конечности (*fibulare*) находится два постаксиальных пальца-луча. У ихтиостеги оба этих пальца хорошо развиты и состоят из нескольких элементов-фаланг. Ещё один рудиментарный палец сохраняется на постаксиальной стороне дистальной части второго мезомера (*ulna/fibula*). У всех современных тетрапод этот палец (если он вообще есть) состоит из одного небольшого элемента, а у тулерпетона в передней лапе он состоит из нескольких элементов и имеет вид нормального пальца.

Так как первая и пятая дисталии являются проксимальными элементами соответствующих пальцев и не входят в состав центральной оси, общее число мезомеров этой оси у тетрапод будет равно шести (*humerus/femur*, *ulna/fibula*, *ulnare/fibulare*, *distale 4*, *distale 3* и *distale 2*). Поскольку у всех саркоптеригий от каждого мезомера оси отходит всегда по одному лучу, то преаксиальных радиалий у тетрапод было шесть. Постаксиальных лучей было тоже шесть, причем первый мезомер был лишен постаксиальной радиалии, а на третьем мезомере таких радиалий было две. Таким образом, предковый (архетипичный) для всех современных тетрапод плавник нёс двенадцать лучей и имел шесть мезомеров центральной оси.

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ЭУАНТИАРХ (Placodermi, Euantiarchi)

Молошников С. В.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Музей землеведения, Россия, Москва, 119991  
E-mail: molsergey@rambler.ru*

Эуантиархи (Euantiarchi), или настоящие антиархи — прогрессивная группа антиарх с развитым суставом для сочленения панцирей туловища и грудного плавника. Она объединяет астеролепиформных и ботриолепиформных антиарх. Первые представители Euantiarchi появляются в раннем девоне (Zhang, Young, 1992; Zhu et al., 2000; Zhao, Zhu, 2010; и др.). Остатки раннедевонских астеролепиформных эуантиарх из эмса (Cravens Peak Beds) Центральной Австралии фрагментарны и представлены костями ювенильных особей (Young, 1984, p. 65), поэтому однозначно отнести их к какому-либо семейству невозможно. Из эйфеля известны достоверные Pterichthyodidae, Lepadolepididae и Asterolepididae, обособление которых, по-видимому, происходило в конце раннего девона. К примитивным ботриолепиформным эуантиархам относятся представители семейств Microbrachiidae и Dianolepididae, обладающие плезиоморфными для этого отряда признаками, что наблюдается, прежде всего, в строении черепной крыши и грудных плавников. Микробрахииды, возможно, произошли в результате педогенеза (Long, 1990). На это указывают их небольшие размеры и относительно крупный головной панцирь, что свойственно молодым особям эуантиарх. По строению черепной крыши Microbrachiidae близки к Dianolepididae. От представителей последнего семейства, по-видимому, обособились Bothriolepididae, появляющиеся в позднем эмсе (Иванушкин и др., 2009, с. 7; Zhao, Zhu, 2010, p. 15). У ботриолепидид изменилось строение посторбитального отдела черепной крыши (затылочная кость принимает участие в образовании орбитальной вырезки, а заднепинеальная и боковая не граничат друг с другом) и проксимального сегмента грудных плавников (вторая кость центрально-спинного ряда значительно

уменьшается в размерах и не контактирует с первой центрально-спинной), также увеличилась относительная длина самих плавников.

В позднем девоне от Bothriolepididae происходит семейство Tubalepididae, у представителей которого в туловищном панцире исчезает среднебрюшная кость (medio-ventrale). Вместо неё центральная часть брюшной стенки покрывается передней и задней брюшными боковыми костями. У тубалепидид изменяется и строение заднебоковой части черепной крыши, что прослеживается по строению боковой затылочной кости (Пантелеев, Молошников, 2003).

В эволюции антиарх в основе происхождения некоторых родовых и надродовых таксонов, вероятно, лежали механизмы гетерохроний (Long, 1990). В результате них могли также обособиться тубалепидиды, и появилась их необычная брюшная стенка. Ювенильные формы тубалепидид до настоящего времени не обнаружены, но у известных молодых (длина панциря до 3 см) ботриолепидид *Bothriolepis* sp. из фамена (Catskill Formation) Пенсильвании, *Bothriolepis askinae* Young из живетско-франских отложений (Aztec Siltstone) Антарктиды и *B. canadensis* (Whiteaves) из франа (Escuminac Formation) Канады в туловищном панцире имеется сравнительно крупная вентральная вырезка, а среднебрюшная кость отсутствует (Downs et al., 2011, p. 199). Однако в дальнейшем онтогенезе у взрослых ботриолепидид она появлялась в панцире. Поскольку у взрослых особей тубалеписов в туловищном панцире не развита среднебрюшная кость, то, скорее всего, её не было и у ювенильных форм, а строение их брюшной стенки было схожим с таковой у ботриолепидид. В процессе роста окостенение центральной области брюшной стенки у тубалеписов происходило не за счёт развития среднебрюшной кости, как у ботриолеписов, а за счёт развития заднемедиальных частей передней брюшной боковой кости и переднемедиальных частей задней брюшной боковой. У ювенильных особей *Bothriolepis* sp. из фамена (Catskill Formation) Пенсильвании в черепной крыше также не развита самостоятельная заднекраевая кость, а присутствует слитая краевая затылочная с заднекраевой (paranuchale-marginale по Downs et al., 2011, fig. 6). Это также может проявиться появлением специфической черепной крыши тубалепидид и их обособление в результате гетерохроний.

Среди астеролепиформных эуантиарх туловищный панцирь с неразвитой среднебрюшной костью наблюдается у аспераспидид (Пантелеев, 1993; Moloshnikov, 2012). Полные скелеты ювенильных и молодых особей астеролепиформных эуантиарх встречаются крайне редко. Они известны, например, из живетских отложений (Gauja Stage) карьера Лоде в Латвии (Upeniece, Upenieks, 1992; Upeniece, 2006). Интересно, что у ювенильных астеролеписов при сравнительно хорошо развитом экзоскелете в туловищном панцире также отсутствует среднебрюшная кость и центральная часть брюшной стенки не окостеневает, у взрослых же астеролеписов эта кость появляется в панцире. Отсутствие medio-ventrale во взрослом состоянии у аспераспидид, вероятно, также является признаком, сохранившимся с ювенильных стадий в онтогенезе. Сходное строение брюшной стенки туловищного панциря у тубалеписа и асперасписа может служить примером параллельного развития в двух разных ветвях эуантиарх: *Asterolepiformes* и *Bothriolepiformes*.

Эуантиархи филогенетически близки к синолепиформам (Young, 1984, 1988; Молошников, 2010), имеющим недоразвитый сустав для панциря грудного плавника и сближающимися с примитивными юннанолепиформами. У *Sinolepiformes* в брюшной стенке туловищного панциря взрослых особей отсутствует среднебрюшная кость, и при этом имеется крупная брюшная вырезка (Ritchie et al., 1992), как и у ювенильных ботриолепидид. Дж. Даунс с соавторами (Downs et al., 2011) объясняют наличие такой вырезки развитием у молодежи эуантиарх внешнего желточного мешка. Однако, принимая во внимание присутствие брюшной вырезки в туловищном панцире у взрослых синолепиформ, эти признаки могут рассматриваться как проявление в онтогенезе эуантиарх черт, характерных для их более примитивных предков.

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ АДИПОЦИТОВ КОСТНОГО МОЗГА У НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Скрипченко Е. В.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,

Киев, Украина, 01030

E-mail: oeva@gmail.com

Прогрессивное развитие внутреннего скелета, сопряженное с энхондральной резорбцией хрящевого предшественника, привело к появлению костномозговых полостей в длинных костях конечностей наземных позвоночных. Зачатки энхондральной резорбции обнаруживаются уже у рыб (Гольдберг, 1975), однако дифференцированный орган кроветворения впервые обнаруживается в трубчатых костях конечностей бесхвостых амфибий. Основное внимание при изучении костного мозга, особенно у пойкилотермных позвоночных, уделялось популяции кроветворных клеток. В то же время строма кроветворной ткани оставалось малоизученной. Адипоциты — обязательный компонент стромы костного мозга позвоночных.

Целью нашей работы явилось сравнительное исследование особенностей ультраструктуры адипоцитов стромы костного мозга у представителей амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих методами гистологии, электронной микроскопии.

У исследованных нами *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758), *Rana ridibunda* (Pallas, 1771) адипоциты распространены по всей паренхиме костного мозга, а также характерно их околососудистое расположение. Околосинусоидные адипоциты, при увеличении объёма жировых накоплений, могут изменять диаметр просвета сосуда, то есть влиять на условия микроциркуляции. В цитоплазме фибробластоподобных клеток исследованных нами бесхвостых амфибий встречаются жировые капли, которые могут выходить во внеклеточное пространство через разрывы плазматической мембраны. Такие жировые капли без ограничивающих мембран обнаружены нами в костном мозге не только в межклеточном пространстве, но и в просвете кровеносных сосудов. Наличие таких клеток с содержанием белкового и жирового продукта может служить доказательством того, что в костном



мозге фибробласты и жировые клетки представлены различными морфофункциональными состояниями в пределах единой популяции клеток. Возможно, адипоциты обладают определённой способностью к перемещению. Часто эти клетки имеют длинные, тонкие, разветвляющиеся отростки или многочисленные, густо расположенные короткие выросты. Возможность к перемещениям способствует и выполнению фагоцитарной функции жировыми клетками. Следует отметить, что клетки, накапливающие жир, вероятно, сами способны к активной его утилизации. Довольно часто в адипоцитах лягушки мы наблюдали мембранные выросты в жировую каплю. Эти образования оптически пусты. Характерно наличие электронно-плотных телец (гранул) различных размеров по периферии выроста.

Электронно-микроскопические исследования у рептилий, в частности, у *Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758) показали, что в отличие от жировых клеток амфибий в цитоплазме костномозговых адипоцитов ящерицы довольно редко встречаются фагосомы, что свидетельствует о слабой фагоцитарной активности этих клеток. Обычно адипоциты в костном мозге окружены гранулоцитами на разных стадиях созревания, лимфоцитоподобными клетками, плазматическими клетками, макрофагами. Как правило, контакты адипоцитов с другими клетками сосредоточены в местах узкого ободка цитоплазмы, ограничивающего жировую каплю. Столь разнокачественный состав контактирующих с адипоцитом клеточных элементов, вероятно, связан не с регуляторными взаимоотношениями, а обусловлен трофическими связями.

У исследованных нами птиц: *Columba livia* (Gmelin, 1789), *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758), *Corvus irugilegus* (Linnaeus, 1758), по сравнению с пойкилотермными наземными позвоночными, отмечается ослабление фагоцитарной функции костномозговых адипоцитов. Гемопоэтические клетки либо контактируют непосредственно с вышедшим во внеклеточное пространство содержимым жировых капель, либо с мембраной адипоцита в том её месте, где жировая капля отделяется от мембраны тонким слоем цитоплазмы. Отмечено наличие жировых капель также в цитоплазме фибробластоподобных клеток.

У всех исследованных нами млекопитающих: *Erinaceus europaeus* (Linnaeus, 1758), *Vespertilio serotinus* (Schreber, 1774), *Cavia porcellus* (Erxleben, 1777) отмечается полное отсутствие способности к фагоцитозу у адипоцитов.

Количественное преобладание адипоцитов в строме костного мозга бесхвостых амфибий связано, по всей вероятности, с пойкилотермностью животных. Интенсивность обменных процессов у них зависит от температуры окружающей среды. Жировые запасы адипоцитов могут служить источником энергетического и пластического метаболизма для клеток костного мозга, как в период активного гемопоэза, так и во время осенне-зимнего анабиоза.

Сравнительные данные по ультраструктуре адипоцитов в костном мозге наземных позвоночных, полученные в нашем исследовании, свидетельствуют том, что адипоциты и фибробласты костного мозга у млекопитающих являются различными морфофункциональными состояниями существования одной и той же популяции клеток. Дифференциация клеток в ходе эволюции, наряду с совершенствованием нейрогуморальной регуляции, приводит к разделению специфических биосинтезов между клетками в костном мозге млекопитающих. Однако они могут сохранять способность к смене биосинтеза в зависимости от внешних условий. Таким образом, существование единой клетки-предшественницы для адипоцита и фибробласта имеет историческое подтверждение: наличие в костном мозге низших позвоночных фибробластоподобных клеток, накапливающих жир.

Таким образом, специфическая дифференциация адипоцитов костного мозга, возникшая в процессе эволюционного развития и становления современного разнообразия позвоночных животных, подтверждает открытый Мильн-Эдвардсом основной принцип прогрессивного усложнения организации: принцип дифференциации, основанный на разделении труда (Milne-Edwards, 1851, цит. по Шмальгаузену, 1942). Целое дифференцируется, а части специализируются. Клетки становятся всё более узкими «специалистами».

## СВОЕОБРАЗИЕ АРХИТЕКТониКИ МАХОВОГО ПЕРА ОБЫКНОВЕННОЙ СИПУХИ (*Tyto alba*)

Фадеева Е. О.<sup>1</sup>, Бабенко В. Г.<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Московский педагогический государственный университет,  
кафедра зоологии и экологии,  
Россия, Москва, 129164  
E-mail: alekto@aha.ru

В настоящее время весьма актуален вопрос специфики комплекса эколого-морфологических адаптаций организмов на ранних стадиях таксономической дифференциации.

Обыкновенная сипуха *Tyto alba* (Scopoli, 1769) — уникальный представитель древнего семейства Сипуховые (Tytonidae) отряда Совообразные (Strigiformes). Биология обыкновенной сипухи в настоящее время достаточно подробно исследована (Пукинский, 1977; Зубков, 2005; Durant, et al., 2013; Chausson, et al., 2014; Mounir, et al., 2014). Тем не менее, в современных работах, приводящих подробные описания отличительных морфологических признаков в строении тела и оперения обыкновенной сипухи (Koch, Wagner, 2002; Sarradj et al., 2011; Roulin, 2013; Charter M., et al., 2015), включая исчерпывающее описание основных аэродинамически выгодных макроморфологических характеристик контурного пера (Bachmann, et al., 2007, 2012), совершенно отсутствуют сведения об особенностях строения микроструктуры перьевого покрова обыкновенной сипухи, что объясняется практически полной неизученностью данного вопроса. Учитывая большой интерес к видоспецифическим элементам морфологии перьевого покрова совообразных, возможно обусловленных совокупностью эколого-морфологических адаптаций, мы детально — с применением сканирующего электронного микроскопа (SEM) — исследовали ряд видоспецифических особенностей микроструктуры первостепенного махового пера обыкновенной сипухи. Данная работа является продолжением нашего исследования по выявлению основных, возможно

имеющих адаптивный характер, видоспецифических характеристик архитектуры пера совообразных (Фадеева, 2011, 2014; Фадеева, Бабенко, 2016). Материалом для исследования послужили первостепенные маховые перья взрослой особи обыкновенной сипухи, содержащейся в питомнике хищных птиц государственного природного заповедника Галичья Гора (Липецкая область). Данный материал был любезно предоставлен научным сотрудником заповедника, заведующим питомником, П. И. Дудиным. Использовали наиболее информативные фрагменты пера — бородки первого порядка (далее бородки I) и бородки второго порядка (далее бородки II) контурной и пуховой частей опахала первостепенного махового пера. Препараты бородок были приготовлены стандартным, многократно апробированным нами методом (Фадеева, 2009, 2011; Фадеева, 2013, 2014, 2015; Бабенко, Фадеева, 2015, 2016). Подготовленные препараты напыляли золотом методом ионного напыления в условиях вакуума на установке Edwards S-150A (Великобритания), просматривали и фотографировали с помощью SEM JEOL-840A (Япония), при ускоряющем напряжении 15 кВ. Анализ полученных электронных микрофотографий позволил подробно исследовать особенности микроструктуры первостепенного махового пера обыкновенной сипухи и сравнить полученные данные с особенностями тонкого строения первостепенных маховых перьев, изученных нами ранее других представителей совообразных (Фадеева, 2011, 2014).

В результате проведенного нами исследования установлено, что наряду с традиционными для представителей совообразных элементами архитектуры пера у сипухи имеется ряд видоспецифических микроструктурных характеристик. Так, у обыкновенной сипухи форма поперечного среза в базальной части бородки I более широкая — ланцетовидная, что отличает её от сильно удлинённой и зауженной формы поперечного среза у большинства исследованных нами видов совообразных: белая сова *Nyctea scandiaca* (L., 1758), филин *Bubo bubo* (L., 1758), ушастая сова *Asio otus* (L., 1758), домовый сыч *Athene noctua* (Scopoli, 1769).

Округлая эллипсовидная форма поперечного среза в дистальной части бородки I отличает обыкновенную сипуху от других видов совообразных, имеющих ланцетовидную форму — *A. noctua*, серая неясыть *Strux aluco* (L., 1758) или каплевидную — мохноногий сыч *Aegolius funereus* (L., 1758), ястребиная сова *Surnia ulula* (L., 1758), но вместе с тем

данная эллипсовидная форма выявлена нами у *A. noctua*, *B. bubo*, *A. otus*, сплюшки *Otus scops* (L., 1758), уссурийской совки *O. sunia* (Hodgson, 1836); воробьиного сыча *Glaucidium passerinum* (L., 1758), длиннохвостой неясыти *Strux uralensis* (Pallas, 1771), бородатой неясыти *S. nebulosa* (J.R. Forster, 1772). Помимо вышеперечисленных особенностей микроструктуры пера, отличающих обыкновенную сипуху от других, ранее изученных нами видов совообразных, имеется еще ряд видоспецифических характеристик тонкого строения первостепенного махового пера, а именно: чётко выраженная специфика конфигурации сердцевинных полостей на продольном срезе бородки — полиморфных, в основном продольно удлинённых, с крупно складчатыми стенками; отсутствие нитей в структуре сердцевинных полостей на продольном срезе бородки; слабая выраженность границ между кутикулярными клетками и наличие отдельных сплетений крупных волокон, отчетливо выраженных на фоне плотной волокнистой кутикулярной поверхности; в структуре проксимального отдела пуховых бородок — три игловидных зубца свободного края апикальной части сегмента незначительно отклоняются в стороны от продольной оси бородки.

Таким образом, выявленные в результате проведённого нами исследования, основные видоспецифические микроструктурные характеристики контурного пера обыкновенной сипухи имеют важное таксономическое значение, вносят вклад в решение проблемы выявления комплекса эколого-морфологических адаптаций организмов на ранних стадиях таксономической дифференциации, а также могут быть использованы для исследования направленности и динамики сложной радиации морфологических и адаптационных изменений микроструктуры пера в филогенезе птиц.

## ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СТРУКТУРЫ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОБЕГОВ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ *Anemone l.*

Харченко В. Е.<sup>1</sup>, Щербаков Д. Ю.<sup>2</sup>, Минчева Е. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Луганский национальный аграрный университет ЛНР, Луганск

<sup>2</sup>Лимнологический институт СО РАН, Россия, Иркутск, 664033

E-mail: viktoriakharchenko@rambler.ru

Эффективность воспроизведения растений имеет приспособительный характер. Для *Angiospermae* — это расположение цветков. Род *Anemone* широко распространён в Северном полушарии и насчитывают около 200 видов. Эволюционная история изменений репродуктивных побегов *Anemone* в процессе видообразования представляет интерес, так как эти растения не образуют соцветий, только одиночные цветки. Репродуктивные побеги разных видов *Anemone* различаются длинами междоузлий, уровнями ветвления и наличием цветка на верхушке главного побега (Харченко, 2012; 2015). Например, *A. canadensis* L. и *A. dichotoma* L. отличаются наличием цветка на главном побеге. *Anemone dichotoma* полиморфна по этому признаку.

Ареалы *A. canadensis* и *A. dichotoma* соприкасаются. *Anemone canadensis* находится в Северной Америке, а *A. dichotoma* в Евразии. Молекулярно-филогенетические исследования Ehrendorfer et al., (2009) и Meyer et al. (2010) показали, что *A. canadensis* занимает базальное положение в филогении *Anemone*. К сожалению, *A. dichotoma* не была включена в их анализ. В то время как выяснение порядка происхождения этих видов позволило бы репродуктивных побегов у *Anemone*.

Последовательность происхождения *A. canadensis* и *A. dichotoma*: мы сравнивали нуклеотидные последовательности транскрибируемого межгенного спейсера ITS. Показано, что эти виды являются сестринскими и *A. dichotoma* является предковой формой по отношению к *A. canadensis*. Это свидетельствует в пользу предположения о том, что появление терминального цветка на главном побеге является производным состоянием признака.

**СОСУЩЕСТВОВАЛИ ЛИ СТЕПНОЙ  
И ШЕРСТИСТЫЙ МАМОНТЫ?  
НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О ВОЗМОЖНЫХ  
ТИПАХ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ВНУТРИ  
РОДА *Mammuthus***

**Чубур А. А.**

*Брянский государственный университет  
им. академика И. Г. Петровского, НИИ фундаментальных  
и прикладных исследований, Россия, Брянск, 241036  
E-mail: fennecfox66@gmail.com*

Методика измерения зубов рода *Mammuthus* и систематизации данных, разработанная А. Н. Зудиным и И. Е. Фороновой на основе морфометрических признаков последних моляров, дала возможность детально анализировать крупные выборки и региональные особенности филогенетической линии. Она позволила путём преобразования в адаптивные пики облаков точек на двумерной диаграмме (средние длина пластины и толщина эмали) детальной проследить эволюцию слонов мамонтовой линии. Длина пластины со временем постепенно уменьшается на фоне связанных, вероятно, с особенностями питания колебаний толщины эмали (давящая/режущая, в зависимости от климата и сочности кормов). Так, только в рамках вида *Mammuthus primigenius* на территории Европы было выделено не менее 9 адаптивных пиков (Foronova, Zudin 2001), объединяющихся в три «плато», за которыми с переменным успехом пытаются закрепить статус трёх подвидов. Казалось бы, можно вести речь о классической форме филогенетического видообразования.

Однако неожиданную информацию к размышлению принесло палеолитическое мустьерское местонахождение Хотылево 1 в бассейне Десны. Последние моляры мамонта из Хотылево 1, изученные автором, распределились по нескольким адаптивным пикам, традиционно считающимся асинхронными (Чубур, 2013). Три зуба оказались в пике близкой к позднему степному слону толстоэмалевой формы *Mammuthus intermedius Jourdan* (1861), датируемой от интеррисса (рославльское и одинцовское время восточноевропейской шкалы) (Foronova, 2014), до микулинского

межледниковья (Чубур, 2007; Labe, Guerin, 2005). Четвертый, при аналогичной длине пластины, имеет более тонкую эмаль. Пятый зуб — в толстоэмалевом адаптивном пике, связываемом с мамонтами грота Чокурча ( $^{14}\text{C}$  дата культурного слоя ~48400 b.p. cal) (Чабай, 2009). Ещё 6 зубов — толстоэмалевый пик *Mammuthus primigenius jatzkovi*, переходный от раннего к позднему типу шерстистого мамонта — вероятно средневалдайской. Итак, по морфометрии зубов датировка культурных горизонтов Хотылево 1 разместилась в широком диапазоне вдоль эволюционной линии *Mammutidae* от, как минимум, микулинского межледниковья до конца средневалдайского потепления. Однако недавно полученные для горизонтов Хотылево 1 палеомагнитные датировки в районе экскурса Лашамп (~42000 л.н.) (Сальная и др., 2011) и серия калиброванных  $^{14}\text{C}$  дат в рамках 42000—55000 л.н. (Вишняцкий и др., 2015) показывает, что все культурные горизонты лежат в рамках первой половины средневалдайского потепления (мегаинтерстадиала).

Возникает противоречие между абсолютными датировками, полученными разными методами и образующими при этом единый массив с одной стороны, и данными по эволюционной морфологии зубной системы мамонтов в её традиционной привязке к хронологии и стратиграфии — с другой. Во времени и пространстве сосуществуют как минимум представители трёх, казавшихся последовательными, адаптивных пиков одного филетического ряда. Это поздний степной слон, так называемый «ранний шерстистый мамонт» и выделяемая В. В. Щегловой в отдельный подвид (Щеглова, 1963) переходная форма между ранним и поздним шерстистым мамонтом. Приходится признать, что прогрессивные и предковые формы мамонта, представляющие с точки зрения эволюционной биологии последовательные этапы эволюции, могли продолжительное время сосуществовать. Вероятно, следует вести речь не о филетическом видообразовании, когда одна форма постепенно сменяется другой по всему ареалу, а о симпатрическом видообразовании — появлении новых форм и смена ими форм предковых в каких-то определённых частях ареала предковой формы. Наиболее вероятной причиной возникновения таких новых форм должна была стать сезонная изоляция на фоне нарастающих изменений природной среды.



В дальнейшем ареалы уже сформировавшейся прогрессивной и всё ещё существующей архаичной формы могли пересекаться (например, вследствие сезонных миграций), в результате чего оба вида становились добычей палеолитических охотников с одного и того же стойбища. Так, степной слон мог совершать заходы на север в тёплый сезон, в то время как более холодовыносливый шерстистый мамонт в это же время мог откочевывать ещё севернее. Не вполне ясно, возможна ли была при встрече представителей двух видов гибридизация, поскольку нам точно не известен ни сезон гона у мамонтов, ни размах сезонных миграций, однако и такую возможность в свете новых данных совсем игнорировать нельзя. Трудности таксономического обоснования трёх хронологически последовательных подвидов шерстистого мамонта ввиду значительной внутривидовой изменчивости подтверждают именно симпатрический путь, при котором формируются новые подвиды и виды, морфологически очень близкие к исходной форме.

Накапливающиеся абсолютные даты и учет ярко проявившегося на материалах Хотылево 1 фактора эволюционной дивергенции, должны убедить палеонтологов и геологов в том, что следует осторожней относиться к датировке отдельно взятых зубов хоботных и вмещающих их отложений, только на основании некоторой архаичности морфологических признаков.

Кстати, в плане сказанного не удивляет и находка нижней челюсти некрупного степного слона (определение Е.Н. Машенко) вместе с останками толстоэмалевого «позднего мамонта» в русле Судости у подножия I надпойменной террасы, на окраине позднепалеолитической стоянки Юдиново.

Секция  
ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Устные доклады

О НЕЗАВИСИМОЙ ЭВОЛЮЦИИ  
ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ  
СТАДИЙ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ  
(*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*)

Берман Д. И., Мещерякова Е. Н.

Институт биологических проблем Севера  
Дальневосточного отделения РАН, Россия, Магадан, 685000  
E-mail: [aborigen@ibpn.ru](mailto:aborigen@ibpn.ru)

Эволюция личиночной и имагинальной стадий представителей некоторых отрядов насекомых с полным превращением, как известно, в значительной мере независима. Обитая в различных средах (например, личинки — в почве или воде, имаго — в наземном ярусе), они испытывают давление отбора по принципиально разному комплексу признаков, что и служит основой феномена (Гиляров, 1949; Шарова, 1981).

В этом отношении интересны дождевые черви, у которых весь жизненный цикл, развитие обеих онтогенетических стадий (червей и коконов) осуществляется в одной среде — почве. Поэтому, по крайней мере, в пределах локальной популяции можно было бы ожидать близости значений одного из важнейших признаков — холодоустойчивости. Однако исследования 15 таксонов (13 видов и 2 подвидов) дождевых червей, широко распространённых, главным образом, на равнинах Северной Евразии, свидетельствуют о том, что величины криорезистентности коконов и червей в подавляющем большинстве случаев не коррелируют между собой. Только у одного, наименее устойчивого вида — *Eisenia fetida* обе стадии развития по резистентности примерно одинаковы: они погибают при температуре -2°C.

Черви всех остальных исследованных видов находятся до -5... -1°C в переохлажденном состоянии, т. е. остаются незамерзшими. При

дальнейшем понижении температуры представители 11 видов промораживаются и гибнут. Черви остальных 4 таксонов, относящихся к разным родам, напротив, переносят образование льда в теле и в этом состоянии — температуры от -5 до -35°C.

Коконы 14 таксонов холодоустойчивы и выдерживают отрицательные температуры благодаря механизму защитной дегидратации, основной элемент которой — потеря почти всей осмотически активной воды, что увеличивает концентрацию криопротекторов и приводит к снижению температуры замерзания до -5°...-196°C (Holmstrup, 1992; Holmstrup, Zachariassen, 1996). Этот механизм чрезвычайно эффективен: коконы *Dendrodrilus rubidus tenuis*, например, успешно перенесли пребывание в жидком азоте (-196°C).

Переключение механизмов криорезистентности с защитной дегидратации коконов на способность переохлаждаться или переносить замерзание червями происходит одномоментно при вылуплении. Так, коконы *Dendrobaena octaedra* с полностью сформированным эмбрионом не замерзают благодаря защитной дегидратации и выдерживают температуры вплоть до -30°C (Лейрих и др., 2005). Вылупившиеся же черви замерзают и погибают уже при -3°C (Holmstrup, 1992). По-видимому, триггером этого процесса служит загрязнение поверхности их тела частицами почвы, выполняющих функцию центров кристаллизации.

По отношению к отрицательным температурам исследованные таксоны можно подразделить на 3 группы:

- 1) устойчивы обе онтогенетические стадии;
- 2) устойчивы только коконы;
- 3) не устойчивы обе онтогенетические стадии.

В какой мере измеряемая холодоустойчивость червей и их коконов изменчива, зависима ли от актуальных температур (т. е. отражает адаптивное «поведение» в пределах нормы реакции), или же она — стабильный видовой признак? Близость значений резистентности дождевых червей (и коконов) одних и тех же видов из удалённых географических популяций позволяет считать холодоустойчивость видовым признаком. Так, коконы *Lumbricus rubellus* томской и смоленской популяций переносят до -35°C, черви — -1°C (Мещерякова, Берман, 2014). Черви *Aporrectodea caliginosa* из Центральной Финляндии и средней полосы

России выдерживают замораживание и порог переносимых ими температур около  $-5^{\circ}\text{C}$  (Holmstrup, Overgaard, 2007; Мещерякова, Берман 2014). К сожалению, подобных данных немного.

Причиной различия холодоустойчивости онтогенетических стадий одного вида, как кажется, могла быть также разница температурных условий горизонтов, в которых они зимуют. Вне зависимости от вертикального распределения в почве червей, коконы, как правило, откладываются вблизи поверхности. Например, вид-норник *Lumbricus terrestris* зимует глубоко в почве (где теплее), тогда как коконы располагает в 0–25 см от поверхности (Nuutinen, Butt, 2009). Однако даже у видов, черви и коконы которых всегда находятся в одном горизонте, стадии отличаются резистентностью: у упомянутого *D. rubidus tenuis* при рекордной холодоустойчивости коконов черви выдерживают температуры не ниже  $-1^{\circ}\text{C}$  (Мещерякова, Берман, 2014).

В целом, у червей корреляция между жизненной формой (Перель, 1979) и холодоустойчивостью прослеживается лишь в самом общем виде: подстилочные и почвенно-подстилочные виды (за исключением *E. fetida*) более устойчивы к отрицательным температурам, чем собственно-почвенные.

Таким образом, основная причина отсутствия связи между величинами криорезистентности онтогенетических стадий — в принципиально разных механизмах обеспечения холодоустойчивости. У коконов — защитная дегидратация, у червей разных таксонов — или переохлаждение, или способность переносить формирование льда в теле. Отсюда следует, что эволюция устойчивости к отрицательным температурам большинства видов червей и их коконов шла, вероятно, отличными путями.

Представляется интересным и важным параллельное изучение криорезистентности последовательных онтогенетических стадий других видов беспозвоночных, весь жизненный цикл которых протекает в одной среде.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты 13-04-00156 и 16-04-00082.

## **АФРИКАНСКИЙ СОМ (*Clarias gariepinus*): ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ, ОНТОГЕНЕЗ, МЕТАМОРФОЗ**

**Борисов В. Б.<sup>1,2</sup>, Шкиль Ф. Н.<sup>1,2</sup>, Капитанова Д. В.<sup>1,2</sup>,  
Смирнов С. В.<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup>*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: v.borisov.sev@gmail.com*

Представления о метаморфозе Teleostei значительно менялись и продолжают развиваться в настоящее время. Согласно широко распространённой классификации Е. Балона, выделяются три типа онтогенеза рыб: прямой, непрямой и переходный. Для многих групп костистых рыб, в особенности пресноводных, тип онтогенеза остается дискуссионным в силу ошеломляющего разнообразия онтогенетических программ и неопределённости самого понятия «метаморфоз». В настоящее время становится всё более аргументированной точка зрения, что метаморфоз — это комплексный морфогенетический процесс, индуцируемый факторами эндокринной системы и, в первую очередь, гормонами щитовидной железы — тиреоидными гормонами (ТГ). Именно ТГ являются ключевыми регуляторами онтогенеза, вызывающими глубокие синхронные анатомические, физиологические и биохимические перестройки при переходе к ювентильной стадии у групп с наиболее ярко выраженными метаморфными преобразованиями — угрей и камбал.

У объекта настоящего исследования — африканского клариевого сома *Clarias gariepinus* — переход от личиночной стадии к мальковой сопровождается значительными изменениями темпов роста, морфологии, физиологии, экологии и поведения. Эти изменения столь существенны, что ряд авторов используют при их описании термин «метаморфные», в то время как другие исследователи не видят для этого основания. Чтобы выяснить, является ли переход от личиночной стадии к ювентильной метаморфозом, мы провели исследование эндокринных механизмов

регуляции раннего онтогенеза *C. gariepinus*, сфокусировавшись на роли именно тиреоидных гормонов.

Оплодотворённая икра *C. gariepinus* была получена от диких производителей: одной самки и нескольких самцов из озера Тана (Эфиопия). Динамика концентраций тиреоидных гормонов в онтогенезе клариетового сома при нормальном развитии определялась с помощью иммуноферментного анализа (ИФА) от момента выхода личинок из яйцевых оболочек и до достижения ими возраста 30 дней. На идентичном временном интервале было проведено подробное изучение развития хрящевого и костного черепа, элементов переднего пояса конечностей, лучей парных и непарных плавников. Для оценки роли ТГ в развитии часть рыб выращивалась в условиях искусственно индуцированного дефицита ТГ (гипотиреозидизма).

Было установлено, что в течение первого месяца жизни концентрации ТГ в тканях *C. gariepinus* значительно варьируют, различаясь до 6 раз. Минимальная концентрация ТГ (5 нмоль/л) наблюдается у самых ранних личинок приблизительно на 3 день после оплодотворения (дпо). Затем, начиная с 5 дпо, следует резкое увеличение концентрации до достижения пикового значения 30 нмоль/л к 11 дпо и последующее её уменьшение до 7–8 нмоль/л к 15 дпо. Дальнейшая динамика концентрации ТГ демонстрирует лишь незначительные колебания. Изучение процессов остеокраниогенеза *C. gariepinus* показало, что появление костей черепа начинается с 4 дпо и продолжается приблизительно до 23 дпо. Появление приблизительно 90% костей черепа приходится на пик концентрации ТГ и следующий за ним короткий период. На том же интервале онтогенеза было отмечено резкое увеличение числа костей, входящих в состав пояса передних конечностей, и лучей парных и непарных плавников. Кроме того, отмечено значимое увеличение темпов роста.

При развитии в условиях искусственного гипотиреозидизма наблюдается значимая задержка появления части костей черепа, пояса передних конечностей и лучей плавников. Так, на 15 дпо количество костей черепа в норме и при гипотиреозидизме составляет 55 и 40 соответственно, лучей спинного плавника — приблизительно 45 и 17, лучей анального плавника — 45 и 22. Также у гипотиреоидных рыб не отмечалось значимых изменений темпов роста.

Полученные данные свидетельствуют о зависимости скелетогенеза и темпов роста клариевого сома от уровня ТГ. Экспериментальное понижение активности щитовидной железы приводит к пролонгации процесса перехода личинок в стадию малька. Таким образом, ТГ являются фактором, стимулирующим на небольшом временном интервале значительное число онтогенетических преобразований в процессе перехода от личиночной стадии к ювенильной. Имеющиеся литературные данные также указывают на связь пика тиреоидной активности у сома со временем развития Веберова аппарата, жабр, мускулатуры, желудочно-кишечного тракта, переходом к дефинитивным типам локомоции, питания и азотного метаболизма. Соответственно, имеющийся массив данных свидетельствует в пользу того, что синхронные изменения морфологии, физиологии и поведения *C. gariepinus* при переходе из личиночной стадии в мальковую являются ТГ-зависимыми и могут рассматриваться в качестве метаморфных.

## **МОРФОМЕХАНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ АДГЕЗИВНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЛАП ГЕККОНОВ**

**Василегина Ю. И.<sup>1,2</sup>, Никишин Д. А.<sup>2,3</sup>, Ивлев Ю. Ф.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра эмбриологии,  
Россия, Москва, 119234*

<sup>2</sup>*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071*

<sup>3</sup>*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: yulavas26@mail.ru*

Гекконы обладают уникальными способностями перемещаться по гладким поверхностям, не обращая внимания на силу тяжести. Установлено, что способность гекконов удерживаться даже на гладких вертикальных поверхностях, обусловлена силами межмолекулярного взаимодействия (Ван-дер-Ваальсовыми силами). Ключевую роль в этом играют многочисленные мельчайшие щетинки на нижней поверхности пальцев.

Они представляют собой длинные выросты клеток эпителиального слоя, и их основным структурным элементом является кератин. Дистальные концы щетинок имеют характерное уплощение (спатулу), что обеспечивает плотный контакт с субстратом.

В качестве объектов исследования нами выбраны гекконы *Hemidactylus triedrus* и *Gekko gekko*. В рамках работы предстояло изучить архитектуру щетинок данных видов гекконов на разных стадиях развития адгезивной поверхности после линьки. Также, одной из задач было сравнение механизмов формирования щетинок у эмбрионов и в ходе постнатального развития *Hemidactylus triedrus*.

Благодаря методам световой, сканирующей электронной и конфокальной микроскопии были получены данные о динамике развития щетинок у взрослых животных после линьки. Так, установлено, что новообразование очередного слоя щетинок происходит на протяжении последней трети временного промежутка между двумя последующими линьками (примерно за 7-10 дней до предполагаемой линьки). Уже на самых ранних стадиях своего формирования щетинки имеют разветвленную структуру. У геккона токи (*Gekko gekko*) щетинки формируют пучки (как правило, на один пучок приходится 4 щетинки). Эти выросты погружаются в толщу вышележащего слоя клеток, образуя своеобразные разветвленные тоннели по границам клеточных мембран. Важно заметить, что граница роста щетинок находится строго на одном уровне во всех клетках пласта.

Иммунофлюоресцентный анализ с использованием антител к тубулину и окрашивания на актин позволил реконструировать взаиморасположение клеток глубинного пласта на уровне формирующихся щетинок во фронтальной плоскости. Для *Gekko gekko* установлено, что все четыре щетинки одного пучка берут начало из одной клетки, но при этом каждая из щетинок этого пучка погружается своими выростами в четыре разные клетки соседнего вышележащего слоя. Предположительно, таким образом достигается прочность соединения верхнего и нижнего клеточных пластов.

Механизмы формирования щетинок в ходе пренатального и постнатального развития довольно схожи. У эмбрионов *Hemidactylus triedrus* период инкубации после откладки яиц составляет в среднем 45-48 дней.



Рост щетинок начинается примерно за 3-4 дня до вылупления. У взрослых особей данного вида также как у эмбрионов время развития адгезивной поверхности меньше, чем у *Gekko gecko*. Скорее всего, это можно объяснить тем, что у представителей *Hemidactylus triedrus*, в отличие от геккона токи, щетинки единичные, не формируют пучки.

Сравнительный анализ формирования адгезивной поверхности гекконов показал консервативность данного процесса у разных видов гекконов, а также в ходе пренатального и постнатального развития.

## **РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ И ОНТОГЕНЕЗ ТРОПИЧЕСКИХ АМФИБИЙ: ПО МАТЕРИАЛАМ ИССЛЕДОВАНИЙ ВО ВЬЕТНАМЕ**

**Васильева А. Б.**

*Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119991*

*Совместный российско-вьетнамский тропический центр при ИПЭЭ  
РАН им. А. Н. Северцова,  
Ханой, Вьетнам  
E-mail: vassil.anna@gmail.com*

Среди наземных позвоночных амфибии уникальны тем, что в типичном случае обладают бифазным жизненным циклом, включающим личиночную стадию и метаморфоз. Кроме того, эта группа характеризуется наибольшим разнообразием способов размножения и типов развития, которых насчитывается более 30 вариантов, распространенных преимущественно среди тропических форм. В связи с этим, именно тропические амфибии являются лучшей моделью для изучения эволюции репродуктивных стратегий и онтогенеза. В тропических сообществах эти животные занимают разнообразные экологические ниши, разделение которых основано главным образом на репродуктивных специализациях.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы выявить основные репродуктивные стратегии бесхвостых амфибий (Anura), населяющих экосистемы южного Вьетнама, и определить направления

эволюции онтогенеза в разных семействах тропических лягушек. Работа включала исследование репродуктивных параметров (размеры кладки, размеры яиц, длительность разных этапов развития и др.), нерестовых водоёмов и типов кладок, особенностей экологии личинок, а также изучение онтогенеза, в частности, степени его эмбрионизации, и связь всех этих характеристик с экологическими условиями.

В результате проведённых исследований у лягушек, населяющих лесные экосистемы южного Вьетнама, выявлено несколько репродуктивных стратегий и типов онтогенеза.

В частности, в зонах муссонного климата с выраженным сухим и дождевым сезонами очень значимую стацию образуют временные водоёмы, наполняемые дождевой водой. Эти водоёмы активно используются для нереста многими лягушками, в том числе представителями обширного семейства узкоротов (*Microhylidae*), головастики которых составляют в них основу биомассы. Для видов, размножающихся в дождевых водоёмах, характерны большие кладки, мелкие яйца, очень короткий эмбриональный период и выход мелких личинок на ранних стадиях развития. У некоторых видов весь период от вылупления до метаморфоза составляет не более двух недель. Стратегия таких видов заключается в том, чтобы дать обильное потомство, которое быстро покинет водоём.

Короткий личиночный период связан с опасностью высыхания водоёмов, конкуренцией между головастиками разных видов и возрастных когорт и высоким прессом хищников, как позвоночных (рыбы, змеи, черепахи), так и беспозвоночных (крабы, личинки насекомых).

Многие виды семейства веслоногов (*Rhacophoridae*) включают кладку в пенные гнёзда, которые подвешивают над водой. Преимущество таких кладок состоит в том, что яйца в них защищены от водных хищников; кроме того, у головастиков, вылупляющихся на ранних стадиях, появляется возможность задержаться в гнезде и выйти в водоём подросшими и более развитыми: это повышает их конкурентоспособность и сокращает время пребывания в водоёме. Однако вне воды кладкам тоже угрожает специфическая для Юго-Восточной Азии опасность: хищничество личинок мух рода *Caiusa* (*Calliphoridae*), специализированных на питании яйцами и эмбрионами из кладок лягушек и причиняющих им большой ущерб.

Значительно лучшую защиту для кладок и развивающихся личинок создаёт использование для размножения микроводоёмов: заполненные водой ямки в земле или дупла деревьев с дождевой водой, а также междоузлия бамбука. Однако в этом случае вступает в действие другой лимитирующий фактор: ограниченность пищевых ресурсов. Лягушки рода *Theloderma* (Rhacophoridae), размножающихся в древесных микроводоёмах, отчасти преодолевают это ограничение за счёт очень небольших кладок и относительно крупных яиц с увеличенным запасом желтка. Эмбриональный период телодерм увеличен, и головастики выходят в воду на более продвинутых стадиях. В условиях ограниченных ресурсов и хорошей защищенности личиночное развитие происходит долго, иногда несколько месяцев, и после метаморфоза ювенильные особи несильно отличаются размерами от взрослых.

Более полное преодоление трофических ограничений у видов, размножающихся в микроводоёмах, возможно двумя путями. У видов с эндотрофными головастиками эволюция пошла по пути увеличения запасов желтка в яйце, вплоть до того, что вылупившиеся личинки развиваются и проходят метаморфоз, не питаясь, только за счёт внутренних ресурсов. Для видов с экзотрофными головастиками, получающими питание извне, удачной стратегией оказалась оофагия — питание конспецифическими яйцами. Головастики-оофаги имеют специализированную морфологию с рядом особенностей ротового и гиобранхиального аппаратов, а также пищеварительного тракта.

Наконец, виды с прямым развитием, при котором из яйца выходит полностью сформированный лягушонок, полностью избавились от необходимости искать нерестовые водоёмы и решать проблему питания головастиков. Для этих видов характерны особенно крупные яйца и очень продолжительный эмбриональный период, тогда как стадия личинки отсутствует. При таком типе развития происходит сильная перестройка онтогенеза за счёт утраты некоторых личиночных структур и гетерохронных сдвигов в развитии.

Изучение разнообразия репродуктивных стратегий амфибий в различных районах южного Вьетнама показало, что оно заметно выше в горных лесах, нежели в равнинных. Если на равнинах подавляющее большинство амфибий размножается в дождевых водоёмах, то в горных условиях

таких водоёмов мало, а размножение в быстротекущих реках или каскадных ручьях требует особых адаптаций кладок и головастиков. Недостаток подходящих нерестовых водоёмов вынуждает амфибий приспосабливаться за счёт использования различных микроводоёмов или переходить к прямому развитию. Таким образом, горные условия способствуют эволюции различных репродуктивных адаптаций и форм онтогенеза.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА У ВОЛЬВОКСА

Десницкий А. Г.

Санкт-Петербургский государственный университет,  
кафедра эмбриологии, Россия, Санкт-Петербург, 199034

E-mail: adesnitskiy@mail.ru

Род *Volvox* (Chlorophyta, Volvocaceae) объединяет 22 вида жгутиковых водорослей, которые предоставляют возможность изучать молекулярно-генетические механизмы развития, дифференцировки и эволюционных преобразований онтогенеза в относительно простой системе, состоящей из двух типов клеток, соматических и репродуктивных. Однако настоящее сообщение посвящено теме, которая обычно не привлекает внимание исследователей вольвокса: анализу некоторых экологических аспектов эволюции его онтогенеза.

В лабораторных культурах нескольких видов вольвокса (например, *Volvox carteri* и *V. spermatosphaera*), а также более примитивно организованных колониальных вольвоксовых (например, *Pandorina morum*, *Eudorina elegans*, *Pleodorina californica*) продолжительный период зависимого от света роста гонидий (бесполох репродуктивных клеток) сопровождается палинтомической серией быстрых делений без клеточного роста, которые могут проходить в темноте. Проведённый нами филогенетический анализ показывает, что этот тип развития является анцестральным для семейства Volvocaceae, тогда как тип развития с медленными и зависимыми от света делениями гонидий (например, у *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius*) возникал конвергентно, по крайней мере, в трёх эволюционных линиях рода *Volvox*. У данных видов вольвокса с редуцированной палинтомией период

дробления гонидий растянут на несколько дней. Деления начинаются утром первого дня, останавливаются ночью, возобновляются утром следующего дня, снова останавливаются ночью и т.д. Обнаружено, что *V. aureus* способен завершить цикл бесполого развития при режиме культивирования 8 ч свет / 16 ч темнота (вместо стандартного для всех видов *Volvox* режима 16 ч свет / 8 ч темнота). Рост и развитие культур этого вида вольвокса в условиях короткого фотопериода продолжают, однако замедленными темпами: длительность бесполого жизненного цикла возрастает от 4–5 до 8–9 суток. Напротив, у *V. carteri* при таком свето-темновом режиме дробление гонидий не происходит, развитие останавливается и культуры гибнут в течение нескольких суток точно так же, как если бы они все это время находились в полной темноте.

Мы собрали данные по географическому распространению всех представителей рода *Volvox* и выявили как космополитные виды (*V. aureus*), так и виды с локальным распространением (например, *V. gigas*, *V. powersii*, *V. spermatozophora*). Была предпринята попытка выявить корреляцию широтного распространения вольвоксов с типом свето-темнового контроля в ходе циклов бесполого развития. Оказалось, что в относительно высоких широтах Северного полушария (к северу от 50–57° с. ш.) встречаются только *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius*, у которых медленные деления гонидий начинаются в утренние часы и временно блокируются ночью. Возможно, что эти особенности имеют адаптивное значение в условиях длинных летних дней, и они могли бы быть важны для формирования современной (голоценовой) флоры колониальных вольвоксовых водорослей Северного полушария. Интересно отметить, что в Южном полушарии к югу от 35–36° ю. ш. также встречаются только пять видов вольвокса с редуцированной палинтомией: *V. aureus*, *V. barberi*, *V. globator*, *V. perglobator* и *V. tertius*. В более низких широтах обоих полушарий (между 50–57° с. ш. и 35–36° ю. ш.) сосуществуют палинтомические виды *Volvox* и виды с редуцированной палинтомией.

Семейство Volvocaceae, по которому нет палеонтологических данных, произошло, согласно имеющимся в литературе молекулярно-генетическим данным, по крайней мере, 180 млн лет назад. Следовательно, эволюция вольвокса и других колониальных вольвоксовых происходила преимущественно в условиях тёплого климата юрского и мелового

периодов, а также значительной части кайнозойской эры. Даже зимой и осенью (в условиях короткого светового дня) на относительно высоких палеоширотах в обоих Северном и Южном полушариях температура могла быть благоприятной для роста и развития популяций водорослей рода *Volvox*. Например, для палеоширот 55–65° в литературе имеются данные, что средняя температура самого холодного месяца была, как правило, около +10°C. Поэтому есть основания предполагать, что упомянутые выше эволюционные перестройки онтогенеза вольвокса, осуществленные путём редукции палинтомии (прежде всего связанные с изменениями скорости и свето-темнового контроля делений гонидий), могли иметь место как адаптации к коротким зимним и осенним дням в относительно высоких широтах в условиях тёплого климата в глубоком прошлом. Таким образом, высказанное предположение даёт ответ на вопрос о том, почему в ходе эволюции *Volvox* серия быстрых клеточных делений, которые могли протекать в темноте, замедлялась и становилась зависимой от света.

Из трёх упомянутых выше эволюционных линий вольвокса, в которых происходит редукция палинтомии, только для одной из них, ведущей к *V. tertius* и *V. dissipatrix*, можно в очень осторожной форме высказать предположение, где могло бы произойти такое событие. При этом важно учитывать два обстоятельства.

Во-первых, *V. dissipatrix* характеризуется весьма ограниченным географическим распространением (Австралия, Индия, Филиппины) и не встречается в умеренных широтах и субтропиках Северного полушария, тогда как *V. tertius* характеризуется более широким распространением и встречается в обоих полушариях и на нескольких континентах, в том числе в Австралии и Южной Азии.

Во-вторых, согласно имеющимся в литературе молекулярно-генетическим данным, преобразования онтогенеза, приведшие к редукции палинтомии в эволюционной линии, включающей *V. dissipatrix* и *V. tertius*, произошли в интервале между 45 и 60 миллионами лет назад. Поскольку часть Австралии находилась тогда в относительно высоких широтах Южного полушария, есть определённые основания думать, что именно на этом континенте имело место, обсуждаемое нами эволюционное событие.

## **ЖЕЛТОЧНЫЙ СИНЦИТИАЛЬНЫЙ СЛОЙ — ПРОВИЗОРНАЯ СТРУКТУРА ЖИВОТНЫХ С МЕРОБЛАСТИЧЕСКИМ ТИПОМ РАЗВИТИЯ.**

**Кондакова Е. А.<sup>1</sup>, Ефремов В. И.<sup>1</sup>, Козин В. В.<sup>1</sup>, Назаров В. А.<sup>2</sup>,  
Неклюдова И. В.<sup>3</sup>, Богданова В. А.<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет,  
Биологический факультет, кафедра эмбриологии,  
Россия, Санкт-Петербург, 199034*

<sup>2</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет,  
Биологический факультет, кафедра ихтиологии и гидробиологии,  
Россия, Санкт-Петербург, 199178*

<sup>3</sup>*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
кафедра эмбриологии,  
Россия, Москва, 119234*

<sup>4</sup>*Государственный научно-исследовательский институт  
озерного и речного рыбного хозяйства,  
Россия, Санкт-Петербург, 199053  
E-mail: katekondakova1989@gmail.com*

Симпластическая организация провизорных систем, в частности, утилизирующих желток, широко распространена в различных таксонах Metazoa. ЖСС можно определить как один из вариантов организации желточных синцитиев. Желточный синцитиальный слой Teleostei — это провизорная многофункциональная структура, представляющая собой симпласт с многочисленными полиморфными полиплоидными ядрами, расположенный на периферии желточной сферы. Этот тип провизорных структур характерен для животных с меробластическим типом дробления, и, соответственно, меробластическим модусом развития. Этим животным свойственны полилецитальные телolecитальные обособленножелтковые яйцеклетки, которые отличаются пластичностью структуры и в значительной степени определяют большие эволюционные возможности меробластического модуса развития. Эта особенность организации яйца предусматривает образование специализированных провизорных систем, осуществляющих ассимиляцию желтка, которая, впрочем, не является их единственной функцией. Аналоги ЖСС Костистых рыб имеются

у Миксин, Хрящевых и Панцирнкообразных рыб и Головоногих моллюсков, а также у ранних зародышей птиц. У Хрящевых рыб, наряду с ЖСС, ассимиляцию желтка осуществляет внезародышевая энтодерма. ЖСС Teleostei образуется на стадии бластулы. Его ядра претерпевают несколько митотических делений. Сначала ЖСС представляет собой кольцо по краю бластодиска, затем формируется его внутренняя, расположенная под бластодермой область. После своего образования ЖСС становится активным компонентом желточной сферы, состоящей из желточного цитоплазматического слоя и собственно желтка, который может содержать жировые капли.

ЖСС Teleostei выполняет морфогенетическую, иммунную и трофическую функции. (Nagai *et al.*, 2015; обзор Кондаковой и др., 2016). Исследование ЖСС Костистых рыб вносит вклад в представления о развитии и функционировании провизорных систем и может оказаться полезным для дальнейших прикладных исследований в области аквакультуры, а также биомедицинских исследований. В представленной работе обобщены наши новые и опубликованные ранее данные по структуре ЖСС представителей Perciformes (*Gasterosteus aculeatus*), Salmoniformes (*Coregonus peled*, *Coregonus muksun*, *Coregonus nasus* и *Stenodus leucichthys nelma*) и Cypriniformes (*Danio rerio*, *Cyprinus carpio* (Cyprinidae), *Misgurnus fossilis* (Cobitidae)). Исследованные карпообразные — это представители видов с полиплазматическими яйцеклетками, желток которых состоит из пластинок. Сиговые и трехглая колюшка, напротив, имеют крупные яйцеклетки с жидким желтком и жировыми каплями.

Использовались трансмиссионная электронная микроскопия (исследование ЖСС личинок данио-рерио) и гистологические методы: окраска серийных парафиновых срезов железным гематоксилином по Гейденгайну либо гематоксилином Караччи с эритрозином или эозином. Получение срезов, фотографирование и измерения проводили в РЦ РМиКТ и «Хромас» СПбГУ.

Структурно-функциональная регионализация ЖСС характерна для всех названных видов и обнаруживается уже на ранних стадиях эмбриогенеза. Она выражается в разной толщине ЖСС, в неодинаковой длине и густоте расположения микроворсинок апикальной поверхности, а также в различиях структуры цитоплазмы ЖСС по переднезадней и дорзовентральной осям, в том числе по количеству желточных включений



и распределению органелл. Особенности структуры отражают специфику функционирования определённого участка ЖСС.

Зародышам и личинкам видов, имеющих в составе желточного комплекса одну и более жировых капель (Coregonidae, колюшка), свойственна более сложная и динамичная организация ЖСС. Так, в передней области желточного комплекса колюшки имеется несколько жировых капель, окруженных ЖСС. ЖСС сиговых рыб также окружает жировые капли, но, по всей вероятности, цитоплазматическая прослойка между желтком и крупными ЖК остается не замкнутой.

Для зародышей и личинок всех исследованных видов характерны полиморфные, разных размеров ядра ЖСС, причем ядра наиболее сложной формы свойственны сиговым. Увеличение размеров ядер ЖСС, а также усложнение их формы приурочены к раннему эмбриогенезу (бластула, гаструла). Ядра ЖСС могут быть очень светлыми либо содержать большее количество гетерохроматина и окрашиваться более интенсивно.

В ходе личиночного периода желточный комплекс претерпевает ряд изменений: усложнение формы, увеличение толщины синцития, количества желточных включений и длины микроворсинок. Эти изменения отражают интенсификацию метаболизма желтка и проявление взаимодействия с прилежащими органами и тканями, включая печень и сосуды желточного мешка.

Несмотря на фундаментальное сходство организации желточного комплекса большинства изученных костистых рыб, вариации строения ЖСС наблюдаются у филогенетически близких видов, принадлежащих к одному семейству и роду, начиная с ранних стадий развития. Это отличия по толщине и форме отдельных участков, а также встречаемости ядер определенной формы. Отмечена следующая тенденция: разнообразие в организации ЖСС проявляется в наибольшей степени на ранних эмбриональных стадиях, затем организация ЖСС становится более сходной, а в ходе личиночного периода вновь возникают заметные морфологические различия.

Мы предполагаем, что особенности структуры ЖСС определяются в большей степени организацией желтка, в первую очередь наличием или отсутствием жировых капель, чем систематическим положением.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-34-00391).*

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОЦЕНКА РОЛИ ГЕТЕРОХРОНИЙ В ЭВОЛЮЦИИ ПИГМЕНТНОГО РИСУНКА КОСТИСТЫХ РЫБ (*Teleostei*)

Праздников Д. В.<sup>1</sup>, Шкиль Ф. Н.<sup>1,2</sup>

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

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

E-mail: pdvfish3409@rambler.ru

Костистые рыбы обладают самым большим разнообразием пигментных рисунков среди позвоночных животных. Изучение путей и механизмов формирования наблюдаемого разнообразия является одной из актуальных задач современной эволюционной биологии развития. В качестве одного из наиболее вероятных эволюционных механизмов предполагаются гетерохронии, изменения сроков и темпов онтогенеза. Однако до настоящего момента роль гетерохроний в эволюции пигментного рисунка у рыб не имела экспериментальных подтверждений и оставалась гипотетической.

В связи с этим, нами экспериментальными методами были смоделированы гетерохронии у нескольких видов костистых рыб из семейств Cichlidae и Poeciliidae, для которых пигментный рисунок играет важную эволюционную роль и имеет разную степень выраженности метаморфных преобразований. Гетерохронии вызывались путём искусственного изменения уровня тиреоидных гормонов (ТГ) в плазме крови рыб на различных стадиях их онтогенеза. ТГ являются регулятором активности транскрипции многих генов и тем самым определяют сроки и темпы различных онтогенетических событий, в том числе и метаморфных преобразований. Благодаря этому искусственные изменения уровня ТГ являются хорошим инструментом для индукции гетерохроний в развитии рыб. Также этот метод позволяет получить данные по механизмам гормональной регуляции морфогенеза и влиянию рассогласования временных параметров онтогенеза на дефинитивный фенотип.

Экспериментальное изменение уровня ТГ в онтогенезе двух видов американских цихлид (*Amatitlania nigrofasciata* и *Andinoacara*

*rivulatus*) показало, что в условиях гипертиреозидизма (высокого уровня ТГ) происходит ускорение темпов развития пигментного рисунка. Преждевременная смена элементов личиночного рисунка дефинитивными элементами окраски приводит к изменению общей геометрии пигментного рисунка и изменению соотношения клеточных популяций хроматофоров разного типа, что отражается на рисунке взрослых рыб. В условиях гипотиреозидизма (дефицита ТГ) происходит замедление темпов развития и метаморфных преобразований пигментного рисунка. У гипотиреозидных цихлид отмечена задержка формирования взрослых элементов пигментного рисунка, сохранение некоторых личиночных элементов окраски и изменение соотношения популяций хроматофоров разного типа. Всё это привело к образованию нетипичного для данного вида фенотипа. Таким образом, в результате искусственно индуцированных гетерохроний, ускорения или замедления развития, происходило формирование нехарактерных для данных видов цихловых рыб пигментных рисунков. Некоторые элементы данных рисунков являются характерными для видов, принадлежащих другим близкородственным таксонам. Кроме того, проведённые эксперименты позволили определить фенокритические периоды развития рисунка у изучаемых видов цихлид.

У *Poecilia wingei* искусственно вызванные гетерохронии привели к значимому росту изменчивости различных элементов дефинитивного пигментного рисунка. Была выявлена индивидуальная изменчивость реакции на изменение уровня ТГ. При построении вариационных рядов наглядно продемонстрировано, как из одного элемента рисунка, например, мелановорной полосы, возникают пятна, в том числе сложной глазоподобной формы. Кроме этого, при анализе диапазона изменчивости пигментных рисунков в группах *P. wingei*, содержащихся в условиях гипер- и гипотиреозидизма, были обнаружены фенотипы, характерные для близкородственных видов *P. obscura* и *P. reticulata*.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что метаморфные преобразования пигментного рисунка и дифференцировка разных типов хроматофоров у исследуемых рыб регулируются уровнем тиреоидных гормонов. Изменения активности тиреоидной оси приводят к гетерохрониям в развитии пигментного рисунка, которые, в свою очередь, вызывают рост фенотипической изменчивости. Полученные в ходе

экспериментальной работы состояния признаков рисунка, свойственные другим видам, указывают на высокую вероятность участия гетерохроний в формировании наблюдаемого разнообразия окрасок костистых рыб.

## О МАСШТАБАХ РАССМОТРЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ШКАЛЕ ДЛЯ ЕЁ ИЗМЕРЕНИЯ

Савостьянов Г. А.

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова*

*РАН, Россия, Санкт-Петербург, 194223*

*E-mail: gensav@iephb.ru*

В настоящее время эволюция рассматривается в трёх масштабах: микро-, макро- и мегаэволюция (Гринин, Марков, Коротаев, 2008). Представление результатов такого развития до сих пор носит качественный характер и проводится путём построения генеалогических деревьев, сводимых иногда в круговые диаграммы (Baldauf, 2008; Adl et al., 2012). Однако количественных критериев для выделения этих масштабов пока не существует и не ясно, все ли они учтены. Степень развития в каждом из них выражается интуитивно, длиной стволов и ветвей деревьев. Нет также параметров для количественной оценки развития. Это не позволяет строить полные параметрические системы, способные прогнозировать развитие и измерять его.

Для поиска таких параметров было проведено моделирование многообразия идеализированных многоклеточных организмов, развитие которых осуществляется на основе разделения функций между клетками (Савостьянов, 2016). Для количественного описания такого разделения были введены необходимые понятия. Это понятия перечня  $L$  функций, подлежащих разделению, а также понятия о трёх режимах выполнения этих функций. Первым является режим автономного выживания (РАВ), когда функции выполняются только для себя и потенциал к разделению не имеют. Организм, выполняющий все функции в этом режиме, является исходным. Вторым является режим, в котором функции за счёт инноваций приобретают генеративные потенциалы к разделению, т. е. переходят в режим, допускающий специализацию (РДС). Третьим является режим, в

котором приобретенные потенции преобразуются в структурные и реализуются, благодаря чему клетки переходят в режим осуществляемой специализации (РОС). Возникающие специализированные клетки интегрируются в элементарные единицы многоклеточности, названные «гистионами». Параметр  $m$  обозначает число функций гистиона, которые приобрели потенции, а параметр  $n$  — число функций, реализовавших потенции (или — число специализированных клеток гистиона). Смена режимов составляет элементарные акты развития этих гистионов. Тогда общее число  $N$  осуществленных актов развития равно

$$N = 1/2 (1 + m)m + n$$

Это — важный новый параметр для характеристики прогрессивного развития. С его помощью выяснено, что в развитии гистионов действует закон, согласно которому при монотонном росте числа  $N$  актов развития число  $n$  клеток гистиона периодически изменяется. На этом основании строится количественная параметрическая система гистионов в виде двухмерной периодической таблицы. В ней  $m$  обозначает номер строки,  $n$  — номер столбца,  $N$  — номер ячейки с гистионом. В ячейке с нулевыми значениями  $m$  и  $n$  находится исходный гистион. Каждая строка таблицы отражает цикл развития и начинается с нулевого столбца с родоначальником, полным потенций, а завершается их реализацией. В рамках каждого цикла действует закон сохранения потенций, при этом их динамика поддается количественному описанию (Савостьянов, 2016).

Построенная таблица может учитывать и качественный состав наборов функций, вовлекаемых в разделение. Этот учёт делает таблицу трёхмерной и позволяет ввести понятие о направлениях и последовательности развития гистионов. Предельное число таких направлений для нулевого столбца находится как число сочетаний  $S$  из  $L$  по  $m$ , а число последовательностей вовлечения функций равно числу  $m!$  В рамках каждого направления для ячеек таблицы возможно множество  $H$  изотопов, различающихся составом функций в РДС и РОС. Для каждой ячейки таблицы это множество находится как число сочетаний  $S$  из  $m$  по  $n$ . При этом важно подчеркнуть, что каждое из этих множеств делится на  $m$  пересекающихся подмножеств, имеющих хотя бы одну общую функцию.

Полученная трехмерная таблица является номогенетической и отражает два виде развития: прогрессивное и девиантное. В прогрессивном

растет  $N$  и, соответственно,  $m$  и  $n$ . В девиантном эти параметры не меняются, а происходит выбор и реализация изотопов. Такое развитие также поддается измерению (Савостьянов, 2016).

Тогда множество всех направлений развития, возможных в рамках трёхмерной периодической таблицы, можно представить в виде круговой диаграммы. В её центре находится исходный (нулевой) гистион, который порождает различные направления развития (секторы диаграммы) в виде деревьев. Их стволы состоят из отдельных циклов, упорядоченных по возрастанию  $N$ . Число таких направлений равно числу  $m$  функций, получивших потенции. Число ветвей и их длина определяются числом изотопов. Даются также шкалы для оценки развития. На радиальной шкале откладываются значения  $m$ ,  $n$  и  $N$ , она служит для измерения прогрессивного развития. На дугах откладываются значения  $H$ , они служат для измерения девиантного развития. При этом оказалось, что для описания развития гистионов необходимы не три, а пять различных масштабов.

Так, круговая диаграмма в целом соответствует трехмерной периодической таблице гистионов, включает все циклы развития (по числу строк периодической таблицы) и учитывает реализацию генерального множества изотопов. Это множество составляет репертуар «тераэволюции». Совокупности циклов в рамках каждого сектора с реализацией лишь подмножества изотопов отражают репертуар «гигаэволюции». Совокупность циклов без реализации изотопов отражает репертуар «мегаэволюции». Реализация отдельных циклов составляет репертуар макроэволюции. Наконец, небольшие изменения гистионов в рамках цикла в окрестностях какой-либо ячейки составляют репертуар микроэволюции.

Таким образом, построенная круговая диаграмма впервые показывает принципиальную возможность количественного представления многообразия направлений развития, их масштабов и параметров для измерения. Эту диаграмму можно использовать как модель при построении подобных диаграмм для систематики, измерения и прогнозирования развития реальных организмов.

## РОЛЬ ПЕДОМОРФОЗА В СТАНОВЛЕНИИ И ДИВЕРСИФИКАЦИИ *Acipenseriformes (Actinopterygii)*

Цессарский А. А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: sturiones@gmail.com

Ныне живущие осетровые (*Acipenseridae*: *Acipenser*, *Huso*, *Scaphirhynchus*, *Pseudoscapirhynchus*) и полиодонтиды (*Polyodontidae*: *Psephurus*, *Polyodon*) вместе с двумя ископаемыми семействами (*Chondrosteidae*, *Peipiaosteidae*) составляют crown-group *Acipenseriformes*, которой принято приписывать ранг отряда.

Относительно положения *Acipenseriformes* в системе рыб в филогенетике достигнут устойчивый консенсус: *Acipenseriformes* являются сестринским таксоном по отношению к *Neopterygii* (*Amia*, *Lepisosteus*, *Teleostei*) и наряду с *Polypterus* занимают наиболее базальное положение на кладограмме рецентных лучепёрых.

Менее оптимистично выглядит проблема выявления ближайшей к осетрообразным родственной группы среди ископаемых лучепёрых ниже неоптеригийного уровня — так называемых «палеонисков». Триасовые *Birgeria* и *Saurichthys*, которых на основании немногих скелетных признаков традиционно помещают в одном с осетрообразными или в соседних узлах кладограммы, являются весьма абберантными высокоспециализированными группами и вряд ли могут претендовать на близкое родство с осетрами и веслоносами.

Не лучше обстоит дело и с внутриотрядной систематикой. Остаются неразрешенными существенные противоречия между системами, построенными на основе молекулярных и цитогенетических данных с одной стороны, и результатами анализа морфологических признаков с другой. Кроме того, вопреки традиционным представлениям, не подтверждается монофилия таких морфологически и биологически близких представителей, как *Huso huso* и *H. dauricus*, и *Scaphirhynchus* и *Pseudoscapirhynchus*. Более того, морфологическими методами не удастся установить монофилию даже для рода *Acipenser*.

В настоящем сообщении приводятся результаты анализа онтогенетического развития представителей обоих семейств осетрообразных (*Polyodon spathula*, *Acipenser baeri*, *Huso huso*), что позволило сформулировать следующие предположения касательно происхождения и дальнейшей диверсификации отряда.

Установленные автором гомологии челюстной дуги и этмоидной области головы осетрообразных сделали возможным сравнение морфологии головы этих рыб на разных стадиях развития с таковой других лучепёрых. Это сравнение показало, что свойственные осетровым и полиодонтидам дефинитивные соотношения между челюстной дугой и осевым черепом в главных чертах соответствуют раннему постэмбриональному состоянию других лучепёрых (*Amia*, *Lepisosteus*, *Salmo*, *Esox*). Этот факт наряду с комплексом других признаков позволяет говорить о том, что основным движущим фактором, определившим становление уникального структурного типа черепа осетрообразных, служил пedomорфоз.

Сопоставление ряда морфологических признаков и временных параметров онтогенетического развития осетра и белуги показывает, что в основе трансформации исходного аципенzeroидного морфо-функционального типа черепа в состояние, свойственное виду *Huso huso*, лежали процессы «глобального» пedomорфоза, возникшего в результате общей ретардации развития. В рамках этой гипотезы сходство между белугой и калугой следует считать гомопластическим проявлением единого механизма, основанного на пedomорфных преобразованиях исходного аципенzeroидного состояния.

У веслоноса *Polyodon spathula* процессы пedomорфоза зашли наиболее далеко, что привело к полной утрате в дефинитивном состоянии протракции челюстей и стало основой формирования фильтрационного челюстного аппарата.

Механизмом реализации пedomорфных преобразований морфологии *Huso* и *Polyodon* предположительно послужило увеличение длительности ранних стадий анцестрального онтогенеза и, соответственно, сохранение на более длительный период аллометрических параметров роста, свойственных этим стадиям.

Описанные механизмы диверсификации *Acipenseridae* и *Polyodontidae* позволяют предположить, что сходный механизм (гетерохронные



преобразования онтогенеза) лежал и в основе независимого возникновения *Scaphirhynchus* и *Pseudoscaphirhynchus*.

Повторные независимые пedomорфные преобразования, выявленные в разных филетических линиях осетрообразных, показывают, что в эволюции этих рыб эффективно реализуется дополнительный канал онтогенетической изменчивости, основанной на гетерохронных сдвигах параметров развития. Это расширяет пространство адаптивных возможностей, которые могут быть реализованы без существенной перестройки исходной морфо-функциональной организации, и может служить одним из возможных объяснений необычно низкой изменчивости митохондриальных генов и низких темпов молекулярной эволюции, отличающих эту группу.

## **ГЕТЕРОХРОНИЯ КАК ОСНОВА ВИДОВОГО И ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ КОЖНЫХ ДЕРИВАТОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

**Чернова О. Ф., Киладзе А. Б.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: chernova@sevin.ru*

Гетерохрония (ГХ) принадлежит к одному из фундаментальных понятий современной биологии развития, но оно неоднозначно: ГХ отражает (1) связь между индивидуальным развитием организма и эволюционным процессом (Haekel, 1866; Матвеев, 1971; Иорданский, 2001; Gilbert, 2006; Воробьева и др., 2014; Шишкин, 2014), (2) процесс роста в пре- и постнатальном онтогенезе, определяя темпы трансформаций и уровень синхронизации функциональной адаптации морфологических структур (Анохин, 1948; Северцов, 1949). Наше исследование посвящено второму аспекту проблемы. Оно основано на оригинальных данных и сведениях из литературы, а также рассмотрено с точки зрения технологии и медицины. Цель работы заключается в следующем.

1) Представить примеры ГХ слоев кожи и её дериватов из практики зоологии, морфологии, биомедицины и животноводства, и по резуль-

татам собственных исследований в области гистологии волос, игл и желёз у различных представителей позвоночных.

2) Показать, что неравномерность созревания отдельных компартментов комплексных органов обеспечивает меж- и внутривидовую изменчивость дериватов.

Примеры ГХ кожи многочисленны. К ним можно отнести рост костной чешуи и соответствующего ей чешуйного кожного кармана у костистых рыб, щиткование рогового панциря у черепах, смена генераций и неравномерность формирования слоёв кожи и дериватов, видовая специфика окраса волосяного покрова у зебр, развитие дериватов «модульного строения» (термин по: Марфенин, 1999; Нотов, 1999; Терский и др., 2003; Севастьянов, 2005). Мы определили «унитарные объекты» (обычные кожные железы) и «структурно-функциональные единицы» (термин по: Хрущов, Бродский, 1961) (комплексы чешуи и кожного кармана, волосяного фолликула и доли специфических желёз и др.). Для рассмотрения мы выбрали ГХ изученных нами боковых желёз землеройковых *Soricidae*, хвостовую мускусную железу и проктодеальную железу выхухоли *Desmana moschata*, параназальную железу гладконосых летучих мышей *Vespertilionidae*, апокриновые, сальные и гепатоидные железы в анальных органах волчьих *Canidae* и различных железах полорогих *Bovidae*, а также волос разных категорий и игл у ежовых *Erinaceidae* и грызунов *Rodentia*. Например, отдельная доля специфической гепатоидной железы рассматривается нами как структурно-функциональная единица вкпе с разветвленной транспортной системой выводных протоков, сопутствующими структурами (волосом, волосяной воронкой, мышцей и цистерной, в которой депонируется и «созревает» секрет), апокриновыми и сальными железами, образующими с гепатоидными железами общие протоки и смешанные доли. Такая структурно-функциональная единица обеспечивает синтез, созревание и выделение собственно секрета гепатоидных желёз, дополняя его другим белком или гликопротеидом, липидами и меланином. Комбинаторика сроков формирования различных компартментов такой структурно-функциональной единицы обеспечивает видовые, половые, возрастные различия. Так, значение ГХ апокриновых желёз в структурно-функциональной единице циркуманальных желёз собаки и хвостовой железы кошки как пахучих органов, характерное для детенышей, сохраняется на всю жизнь;

меняется лишь адресат, которому предназначена запаховая информация, производимая вначале крупными апокриновыми (или комплексом из апокриновых и гепатоидных желез), а впоследствии — мощно развитыми гепатоидными железами. Следуя представлениям о ГХ в индивидуальном развитии как разновременном формировании органов и их отдельных частей, в том числе структурно-функциональных единиц, мы выявили значение ГХ для возникновения индивидуальных, внутри- и межвидовых различий строения и функционирования различных дериватов. Представленные сведения о ГХ структур наружных покровов позвоночных демонстрируют «пластичность» этой системы органов в онтогенезе, что отражает универсальные и единые механизмы асинхронности пре- и постнатального развития, сопряженные с адаптационно-эволюционным процессом. Эктосоматичность наружных покровов и их дериватов определяет уровень морфологической толерантности в пре- и постнатальном онтогенезе, при этом природа ГХ кожи и ее придатков может иметь различный характер. За редким исключением (когда ГХ служит маркером патологии), данный процесс обусловлен адаптационно-экологической или физиологической необходимостью, позволяя виду прогрессировать в эволюционном плане. ГХ служит ключевым механизмом для формирования видового и внутривидового разнообразия кожи и ее дериватов, как на уровне структурно-функциональных единиц, так и цельных органов, что обеспечивает широкие возможности морфологических адаптаций к условиям обитания, в том числе для коммуникационных процессов. В случае ГХ в тканевых процессах именно замедление или чрезмерная активизация клеточной кинетики формирует общую гистологическую картину. Эти процессы связаны со степенью синхронизации развития многоклеточных структур, которые предопределяют функциональную специализацию отдельных популяций клеток в тканевой системе (Савостьянов, 2014). Постижение методов управления кинетикой клеточных структур имеет весомое значение в медицине, так как лежит в основе общей патологии кожи. Практический аспект ГХ заложен в научных основах животноводства, эксплуатирующего хозяйственно полезные признаки домашних животных, так как именно высокоинтенсивный темп «созревания» животных выступает в качестве ключевого элемента экономической эффективности всего агропромышленного комплекса. Необходимо отметить, что в настоящее время ученые

активно изучают фундаментальные вопросы ГХ на примере широкого биологического материала, пытаясь объяснить эволюционный смысл «часов развития», отчитывающих, по выражению Л. В. Белоусова (2014), «реперные точки морфогенеза».

## **ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА КАК ИСТОРИЯ ПОДДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЗАЦИОННОЙ НОРМЫ**

**Шишкин М. А.**

*Палеонтологический институт РАН им. А. А. Борисяка,*

*Россия, Москва, 117647*

*E-mail: sch-oks@mail.ru*

Каждый акт воспроизведения нормальной живой организации связан с неравновесным переходом между двумя её индивидуальными воплощениями. Этот переход и есть онтогенез, который в данном понимании является универсальной характеристикой живых систем независимо от уровня их сложности. Процесс нормального онтогенеза выражает саморегуляцию системы развития в *направлении её специфического равновесия (взрослой нормы)*. Эта трансформация ограничивается одним циклом развития, и ее вектор самоочевиден.

В отличие от онтогенеза, эволюционное событие означает переход к *новому типу взрослого равновесия* взамен утраченного. Этот неравновесный этап охватывает сумму онтогенетических циклов, реализуемых на популяционном уровне. Содержанием процесса является здесь не сама по себе направленная саморегуляция развития (ослабленная в новых условиях), а восстановление ее эффективности. Последнее достигается отбором индивидуальных вариантов онтогенеза в сторону максимального соответствия их итога формируемому состоянию взрослого равновесия. Таким образом, процесс создания новой взрослой нормы не сводим к чисто онтогенетическим событиям, и имеет иную природу целеполагания; его вектор не очевиден априори.

Нетождественность эволюционных и онтогенетических процессов подчеркивалась неоднократно. Тем не менее, вся магистральная

история эволюционизма по сути подразумевает их отождествление, при котором ключевые механизмы эволюции могут быть прямо экстрагированы из онтогенеза, а *вектор их действия совпадает с онтогенетическим* («центральная догма» эволюционного мышления: Шишкин, 2016). Этот взгляд строится на убеждении, что содержание филетического процесса сводимо к изменениям последовательных стандартных онтогенезов, т.е. что «онтогенез творит филогению» (Garstang, 1922). И, следовательно, зародышевые изменения первичны по отношению к сменам взрослой организации.

Такое понимание сути эволюции редуцирует путь системных преобразований живой организации к линейной проекции (записи) его готовых результатов. Создание нового типа взрослого равновесия превращается здесь из совершенствования способа его онтогенетической реализации в прямое готовое следствие предшествующего онтогенеза.

Этот подход ведет к неизбежным противоречиям. Если эволюционное новшество возникает непосредственно в зиготе, то для декларируемой при этом творческой роли онтогенеза не остается места. Если же, напротив, новый тип взрослой организации создаётся в процессе онтогенеза, то, следуя Гарстангу, но вопреки им же принимаемой концепции, мы признаем, что *эта организация возникает исторически раньше, чем соответствующий ей нормальный тип зиготы* (Garstang, 1922: «первое многоклеточное возникло из онтогенеза Protozoa; первая птица вылупилась из яйца рептилии»).

Этот парадокс усугубляется тем, что в коллективном сознании идея примата гаметных изменений в эволюции действительно сосуществует с доминирующим признанием, *что первые исторические изменения организации чаще всего или всегда проявляются на поздних стадиях развития*. Данное убеждение обнаруживается при различных теоретических взглядах его сторонников, варьируя от концептуального до эмпирического обобщения. К первой из этих категорий относятся представления Ламарка и Геккеля (эволюция управляется дефинитивными изменениями). В других случаях одним из главных побуждений к тому же выводу служит феномен конденсации и спрямления (ускорения) развития в ходе его терминальных эволюционных изменений. Независимо от способа объяснения этого эффекта — дарвинистского (Мюллер, 1940; Würtenberger, 1880; Balfour, 1880) либо какого-то иного (Cope, 1904, Weismann, 1875;

Mehnert, 1898, Северцов, 1922), здесь всегда подразумевается *вторичность таких изменений онтогенеза по отношению к начальному изменению его взрослой стадии*. Второй главной эмпирической причиной идеи терминальных изменений служит факт консерватизма ранних стадий развития, указывающий на сниженную вероятность их безопасного нарушения по сравнению с поздними (Дарвин, 1952; Морган, 1936; Roux, 1911; Naef, 1913). Этот же аргумент лежит и в основе генетических объяснений иницирующей роли изменений позднего онтогенеза (Haldane, 1932; Stebbins, 1974). В последних случаях, как и во всех объяснениях конденсации развития (а также первоначально в теории Северцова), в качестве общей закономерности признается *распространение эволюционных новшеств от взрослой стадии к более ранним*.

Понятно, что эта констатация *первичности позднего проявления новшеств* не может играть содержательной роли в рамках линейной схемы эволюции, ибо в ней устойчивое взрослое изменение есть лишь следствие изменения родительских гамет (в неодарвинистском варианте — их наследственных факторов). Соответственно, мысль о том, что *взрослые изменения сами по себе существенны для эволюции*, расценивается как признание «наследования приобретенных признаков». Но, как много раз указывалось, в действительности все признаки организма «приобретаются» в каждом цикле развития заново на основе имеющейся нормы реакции (Johannsen, 1926). Проблема «унаследования» состоит лишь в том, могут ли внешние факторы, отвечавшие за неустойчивое появление нового признака у предка, заместиться у потомка внутренними, обеспечивающими стабильность этого же процесса (de Beer, 1940; Шмальгаузен, 1982).

Положительный ответ на этот вопрос подразумевает влияние взрослых анцестральных изменений на свойства гамет у потомков. В рамках «центральной догмы» (см. выше) такая связь непонятна и поэтому либо отрицается (в неодарвинистской доктрине), либо получает иррациональные объяснения. Напротив, ее признание оказывается ключевым для организмоцентрического подхода, рассматривающего эволюцию как *путь эпигенетических системных преобразований организации, направленных на поддержание устойчивости ее терминального состояния*. При таком понимании (Шмальгаузен 1982; ср. Шишкин, 2006, 2010, 2016) устойчивость (наследуемость) взрослого плана строения — это не свойство частиц,

возникшее в гаметах, а выражение итога регуляторных взаимодействий в системе развития, обеспечивающих достижение ею равновесия. Этот механизм создается путём отбора на все более надёжную реализацию взрослого изменения (первично индуцированного средой) в качестве нормы. Стабилизируя новоприобретение, отбор усиливает независимость его морфогенеза от исходных внешних стимулов (путём интеграции последнего с ранее сложившимися формативными процессами) и тем самым *все глубже перестраивает в поколениях весь ход развития*.

На уровне зигот эта стабилизация не может означать их прямого выбора на основе специфических частных различий. Сортируя зиготы лишь «задним числом» *по осуществленному ими результату развития*, отбор тем самым сохраняет и преобразует в каждом новом поколении *все то пространство их неидентичных состояний, которое эквифинально реализовало необходимый взрослый результат*. Общее изменение структуры зародышевой клетки наступает уже как итог указанного процесса.

Из этих представлений очевидно следующее.

1) При понимании эволюции как механизма поддержания равновесия живой организации, иницирующая роль взрослых изменений неизбежна.

2) При отборе на сохранение таких изменений, их исходная лабильность закономерно сменяется у потомков растущей наследуемостью.

3) Эволюционная перестройка факторов развития, лежащая в основе этого процесса, распространяется в поколениях *от поздних стадий к начальным, а не наоборот*.

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ КАК НОСИТЕЛЬ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Шкиль Ф. Н.<sup>1,2</sup>, Борисов В. Б.<sup>1,2</sup>, Селезнев Д. Г.<sup>3</sup>, Смирнов С. В.<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>3</sup>Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,  
Россия, Ярославская обл., 152742  
E-mail: fedorshkil@yandex.ru

Подход EvoDevo предполагает изучение и сравнение особенностей онтогенеза филогенетически близких и удалённых групп организмов. В качестве одного из методов в EvoDevo используется сравнение последовательностей онтогенетических событий (далее — последовательность). Традиционно считается, что последовательность является устойчивым видоспецифическим признаком. Отталкиваясь от постулата, что с ростом филогенетической дистанции между сравниваемыми объектами происходит увеличение различий в их последовательностях, многие исследователи применяют метод сравнения последовательностей для оценки степени родства между исследуемыми группами. До настоящего времени сравнение проводилось либо на группах очень удалённых филогенетически, либо, наоборот, на близкородственных объектах, что не позволяет в полной мере оценить адекватность и применимость данного метода.

Нашей группой проведено сравнение последовательности в развитии костного черепа (последовательность появления костей) на разных уровнях филогенетической дистанции: от внутривидового до видов, принадлежащих разным родам. В качестве объектов исследования были выбраны представители одной из наиболее интересных с точки зрения филогении группы карповых рыб — усачи р. *Barbus sensu lato* (Barbinae; Cyprinidae; Teleostei). Род насчитывает более 800 видов, обитающих в Азии, Европе и Африке и различающихся по уровню плоидности. Внутривидовую изменчивость последовательности мы оценивали на одном



из видов крупных гексаплоидных Африканских усачей *Labeobarbus megastoma*. Сравнение близкородственных видов осуществляли на трех симпатрических формах крупных африканских гексаплоидных усачей (*L. intermedius*, *L. megastoma* и *L. brevicephalus*). Кроме того, в анализ включены два «хороших» географически разделённых вида тетраплоидных европейских усачей (*Luciobarbus sclateri* и *Barbus ciscaucasicus*). Также проведено сравнение трех видов диплоидных усачей: африканский малый усач — *Barbus humilis*, азиатский *B. titteya* и азиатский *Puntius tetrazona*. В качестве внешней группы при межвидовом сравнении последовательностей нами использовалась карповая рыба — *Danio rerio* (Danioninae).

Так как темпы и сроки онтогенеза исследуемых видов различаются, для сравнения были использованы относительные ранги, полученные на основе порядковых номеров событий в последовательности. Для сравнения ранговых последовательностей использовались коэффициенты ранговой корреляции Кендалла  $\tau$ , а также метод «складного ножа», принадлежащего к группе методов генерации повторной выборки, с 10000 повторений. Кластеры строились методом Уорда с обратной корреляционной матрицей (1- $\tau$ ) в качестве меры различий. Изменчивость отдельных онтогенетических событий оценивалась при помощи дисперсии рангов.

Высокие значения коэффициента корреляции ( $\tau \geq 0,94$ ) были получены при сравнении последовательности внутри одного вида, что свидетельствует о низкой внутривидовой изменчивости и видоспецифическом характере данного признака. Межвидовая оценка коэффициентов корреляции показала, что наибольшие значения данного показателя наблюдаются при сравнении симпатрических форм гексаплоидных усачей ( $\tau_{\text{ср}} = 0,94$ ). Внутри группы европейских тетраплоидов коэффициент корреляции составил,  $\tau = 0,90$ . Внутри диплоидов —  $\tau_{\text{ср}} = 0,88$ . Таким образом, наименьшие различия в последовательности обнаружили при сравнении близкородственных симпатрических форм, а наибольшие — внутри группы диплоидов. Дальнейшее сравнение выявило, что африканские гексаплоиды несколько ближе к европейским тетраплоидам ( $\tau_{\text{ср}} = 0,90$ ), чем к диплоидам ( $\tau_{\text{ср}} = 0,87$ ). Между тетраплоидами и диплоидами коэффициент корреляции составил,  $\tau_{\text{ср}} = 0,86$ . При сравнении последовательностей усачей и *D. rerio* были получены наименьшие значения коэффициентов корреляции ( $\tau = 0,67-0,75$ ,  $\tau_{\text{ср}} = 0,72$ ), значимо отличающиеся от таковых,

полученных при сравнении усачей между собой ( $p \leq 0.05$ ). Результаты всех вышеперечисленных сравнений были подтверждены методом «складного ножа» и кластерным анализом. Кластерный анализ выделил *D. rerio* и три кластера усачей: гексаплоиды, тетраплоиды и диплоиды.

Помимо сравнения полной последовательности в краниогенезе исследуемых видов, нами было проведено сравнение последовательностей в различных морфофункциональных отделах черепа. Полученные результаты различались между собой и в корне отличались от результатов, наблюдаемых при сравнении общей последовательности. Наиболее наглядно это продемонстрировал кластерный анализ. Для каждого из отделов черепа виды кластеризовались по-своему, что указывает на нецелесообразность сравнения коротких последовательностей при филогенетических построениях.

Оценка дисперсии рангов позволила обнаружить наиболее изменчивые, с точки зрения порядкового номера появления, онтогенетические события. Установлено, что ранние и поздние стадии краниогенеза демонстрируют относительную стабильность. В то же время, ряд событий, происходящих в «средней части» краниогенеза, демонстрирует высокий уровень изменчивости. Также были определены наиболее стабильные и изменчивые морфофункциональные отделы черепа. К первым относятся: затылочный отдел и кости оперкулярного отдела. Ко вторым — гиодная дуга и элементы жаберных дуг.

Таким образом, установлено, что последовательность онтогенетических событий является носителем филогенетической информации, и метод сравнения последовательностей может быть применим при филогенетических построениях, особенно в тех случаях, когда другие методы недоступны. Однако данный метод стоит использовать с большой осторожностью и включать в анализ как можно больше онтогенетических событий.

*Исследования поддержаны грантом РФФИ 17-04-01617.*

## Секция ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

### Стеновые доклады

#### НАЧАЛЬНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ РОСТА — ВРОЖДЁННАЯ ОСОБЕННОСТЬ РАСТЕНИЙ

Галицкий В. В.

*Институт физико-химических и биологических проблем  
почвоведения РАН, Россия, Пущино, 142290*

*E-mail: galvv@rambler.ru*

В работах (Галицкий, ЖОБ, 2010) была выделена секционная структура дерева с периодическим ростом и описана модель динамики зелёной биомассы секции как разность биомасс соосных смежных виртуальных деревьев, вложенных друг в друга. С использованием предположения о монотонности и ограниченности динамики зелёной биомассы дерева модель продемонстрировала как ряд свойств, имеющих аналоги в реальности, так и возможность варьированием трёх параметров модели получать распределения биомассы по высоте (секциям) дерева, которые могут ассоциироваться с довольно далёкими друг от друга видами деревьев. В работе (Галицкий, ЖОБ, 2012) секционная модель дерева была распространена на систему ветвей дерева, которые несут зелёную биомассу соответствующих секций, которая может располагаться и между мутовками регулярных ветвей. Эта особенность модели, как оказалось, является весьма существенной для модели ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.).

Приложение модели системы ветвей к натурным данным (Цельникер, 1994) о временах жизни ветвей  $t_{d,j}$  четырёх порядков ( $j=1, \dots, 4$ ) ели обыкновенной показало, что в этом случае кроме системы регулярных ветвей, описываемой этой моделью, необходимо учитывать также две известные особенности ели — начальное торможение роста (Казимиров, 1971) и межмутовочные ветви (Крамер, Козловский, 1983; Трескин, 1973). Дополненная соответствующими субмоделями модель (7 параметров) практически идеально согласуется с натурными данными (Цельникер, 1994), тогда

как модель только регулярных ветвей (3 параметра) показывает наличие ветвей лишь 1-го порядка. При дополнении её только субмоделью начального торможения роста (+2 параметра) получаем морфологическую модель «*прото-ели*», которая демонстрирует наличие ветвей всех 4-х порядков, но с временами жизни, заметно отличающимися от реальных.

Фрактальный параметр  $\mu$ , связывающий ( $B \sim H^\mu$ ) *зелёную биомассу*  $B$  и высоту  $H$  дерева и отвечающий за морфологическую эффективность использования им света, является основным индикатором эволюции распределения биомассы в пространстве кроны и, соответственно, системы ветвей дерева. Для современной ели  $\mu \approx 1.8$ . Была рассмотрена (Галицкий, ЖОБ, 2016) эволюция системы ветвей модели *прото-ели* при изменении  $\mu$  в реальном диапазоне (0, 3). С увеличением  $\mu$  последовательно появляются ветви от 1-го до 4-го порядков (первые три в диапазоне  $\mu < 1$  и четвертый при  $\mu \approx 1.5$ ) и растут от нуля их времена жизни. При этом зависимости  $t_{D,j}(\mu)$  для ветвей порядков  $j = 2$  и 3 имеют разрывы непрерывности 1-го рода при  $\mu \approx 1.4$  и 2.9 соответственно.

Очевидно, что это есть иллюстрация, так сказать, «базовой» эволюции растения, обусловленной внутренними (в данном случае морфологическими) причинами, не связанными явно с любыми другими (например, экологическими) и направленная на оптимизацию собственной структуры для более эффективного использования света. Можно отметить, по крайней мере, две особенности этой *морфологической* эволюции ели в пространстве параметров модели вдоль направления, коллинеарного оси  $\mu$  при сохранении значений остальных «еловых» параметров. Первая — это обнаруженный разрыв непрерывности зависимости  $t_{D,2}(\mu)$  для 2-ветви при  $\mu \approx 1.4$ , который объясняет причину несоответствия «усечённой» (без учёта межмутовочных ветвей) модели ели натурным данным и может обсуждаться как источник дивергенции различных видов «елей», тем или иным способом преодолевших этот разрыв непрерывности. Реальная ель преодолела разрыв путем появления у неё межмутовочных ветвей (Галицкий, ЖОБ, 2012). У некоторых других хвойных (и не только) нет межмутовочных ветвей. По-видимому, они преодолели разрыв какими-то другими способами.

Вторая особенность — наличие ветвей (а следовательно, зелёной биомассы) в диапазоне  $\mu$  (0, 1), что говорит о реализации там зеленой

биомассы в виде множества зеленых (фотосинтезирующих) точек, т.к. согласно фрактальной геометрии точечным множествам соответствуют значения  $\mu < 1$ . Это позволяет интерпретировать растущее множество точек в пространстве как модель эндосимбиоза протиста и цианобактерий (Маргелис, 1983; Галицкий, ЖОБ, 2016; Galitskii, Paleo. Jour. 2016). Было показано, что равномерное случайное и шаговое размещения точек дают  $\mu = 1$ , а при размещении групп точек случайно или с шагом —  $\mu < 1$ . Наиболее существенное свойство размещения группами — качественное различие поведения  $\mu$  при увеличении общего числа точек на интервале в зависимости от того, что увеличивается — число групп или число точек в группах. В первом случае  $\mu$  уменьшается от 1 к  $\approx 0.25$ , что соответствует росту множества при исходном отсутствии инфраструктуры у хозяина, во втором — рост  $\mu$  к 1, когда инфраструктура появляется в ходе эволюции хозяина. Следует отметить, что соответствующие появлению 1-ветвей значения  $\mu$ , полученные из модели системы ветвей ели, и полученные независимым моделированием точечных групповых множеств практически совпадают:  $\mu \approx 0.25$ .

Если, используя модельную составную с минимумом траекторию эволюции  $\mu$  для растущего множества точек, обратиться к связи биомассы (число цианобактерий) и размера фотосинтетической системы проторастения  $B \sim H\mu$ , то можно увидеть начальный замедленный рост размера  $H$  при экспоненциальном росте биомассы, который сменяется экспоненциальным ростом размера при снятии ограничения числа точек в группах. Начальное торможение роста высоты обнаруживается и у современных растений, как было показано на модели изометрического роста дерева И. А. Полетаевым (1966) по данным (Молчанов, 1964). В обоих случаях действует общий принцип — характерный размер фотосинтезирующей системы должен соответствовать фрактальным свойствам размещения растущей биомассы. Это вместе с изложенным выше позволяет предположить, что подобное свойство имманентно и является следствием «симбиоза» начал фрактальной геометрии, эндосимбиотического происхождения и метамерного характера морфологии растений.

## Секция ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

### Устные доклады

#### ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ И РЫБООБРАЗНЫХ ИЗ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП. СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ

Голованов В. К.

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,  
Россия, Ярославская обл., п. Борок, 152742  
E-mail: vkgolovan@mail.ru*

Терморегуляционное поведение — уникальная форма адаптации животных к градиентным условиям температуры среды — широко распространено среди различных классов животных. Эта форма адаптации существенно отличается от других — акклимации, адаптации к верхней и нижней сублетальной температуре, а также зимней или летней «спячки» животных. Несмотря на широкое распространение, изученность терморегуляционного поведения животных явно недостаточна. Наиболее изучены рыбы. Возможно, это связано с тем, что рыбы являются пойкилотермными, т. е. температура их тела тесно связана с температурой среды и сильно зависит от нее. Тем не менее, в термоградиентных условиях у рыб всегда или почти всегда наблюдается эффект самопроизвольного выбора температуры, отличающейся от температуры предварительного содержания или акклимации особей (Fry, 1947, 1971; Reynolds, Casterlin, 1979; Cherry, Cairns, 1982; Golovanov, 2013; Голованов, 2013; Golovanov et al., 2014). Эту «всегда» избираемую зону температуры принято называть «окончательно избираемая температура» (ОИТ) или final thermal preferendum. В связи с этим возникает вопрос, до какой степени пойкилотермны рыбы, если они стремятся «уходить» от существующих температур обитания в другие зоны, соответствующие области эколого-физиологического и, возможно, биохимического оптимума (Jobling, 1981; Golovanov, 2013). Существуют некоторые особенности температурного выбора рыб в условиях градиента температуры.

Особи разного возраста, в разные сезоны года и в различное время суток, кроме того, различного иммунного и физиолого-биохимического статуса избирают неодинаковые зоны ОИТ. В целом известно, с чем это связано и как это проявляется, однако многое ещё только предстоит выяснить.

Пространственно-временной градиент температуры, хотя и технически трудно, но возможно создать в лабораторных условиях. В естественной среде — реках, озёрах, морях, водохранилищах и временных водоёмах — он непостоянен и появляется периодически. Однако когда он возникает, то используется максимально возможно (достаточно вспомнить явление суточных вертикальных миграций рыб и беспозвоночных). Получается так, что градиент температуры играет роль своего рода «лакумусовой бумажки» оптимальных условий обитания рыб. А сама реакция терморегуляционного поведения — яркий пример эффективной оптимизации жизненных условий существования. Возможно, именно поэтому она и возникла в процессе эволюции, адаптируя организмы посредством поведения к циклически меняющимся условиям среды.

Температурный диапазон жизнедеятельности рыб достаточно широк, от  $-1.5$  до  $+43-45^{\circ}\text{C}$ . И среди различных семейств рыб находят самые разные виды, которые приспособлены и к сравнительно узкому интервалу или необычно высоких, или сравнительно низких температур. Так, представители семейства карпозубые переносят очень высокие температуры и, очевидно, избирают зону ОИТ на уровне от  $30$  до  $35^{\circ}\text{C}$ . В то же время, некоторые антарктические виды существуют в диапазоне температуры от  $-2$  до  $+6^{\circ}\text{C}$ . Но даже в этом узком диапазоне реакция поведенческой терморегуляции проявляется. Известна она и у тропических видов, диапазон температурной жизнедеятельности которых столь же узок, как и у антарктических, но несравненно выше — от  $28$  до  $35^{\circ}\text{C}$ . Как это ни удивительно, но зоны ОИТ у тропических видов столь же высоки, как и у многих теплолюбивых видов, населяющих водоёмы умеренных широт.

Далеко не все семейства рыб изучены в полной мере. Наиболее исследовано семейство карповые, в котором значения ОИТ известны по крайней мере для  $\sim 60$  видов. Количество значений ОИТ для других семейств существенно ниже. Если рассматривать такие семейства как карповые, окуновые, осетровые, сиговые и лососевые, то можно отметить, что многие показатели и особенности термоизбирания у них весьма различны.

Так, диапазон значений ОИТ у карповых ~ от 17 до 34°C, у окуневых ~ от 18 до 30°C, у осетровых ~ от 18 до 25°C, у сиговых ~ от 12 до 20°C и у лососевых ~ от 10 до 18°C.

В рамках каждого семейства существуют виды, у которых предпочтение отдаётся или более высоким температурам (например, карп, серебряный и золотой караси), или более низким (например, лещ, плотва, синец, густера и другие). Такие данные позволяют классифицировать различные виды рыб по их отношению к температурному фактору среды, а также по степени их эвритермности или стенотермности (Голованов, 2013; Golovanov, 2013). Актуален вопрос, в какой степени зона ОИТ каждого вида рыб связана с регионом его происхождения в процессе эволюции.

Все виды рыб, независимо от места происхождения, теплолюбивости, эвритермности проявляют реакцию терморегуляционного поведения. Однако скорость выбора зоны ОИТ, траектории достижения этой зоны, значения ОИТ у молоди и взрослых рыб и в разные сезоны года существенно отличаются. Внутри одного и того же семейства возможны разные варианты выбора зоны ОИТ. Установлено, что существуют виды, избирающие во все сезоны года одну и ту же зону ОИТ, и виды, у которых разница сезонных значений ОИТ отличается. У многих существуют свои специфические особенности термоизбирания.

Исследование экологических и эволюционных особенностей терморегуляционного поведения рыб перспективно, поскольку позволяет выявлять адаптационные стратегии и тактику рыб в гетеротермальных средах.

*Исследование выполнено при поддержке Программы Президиума РАН: 1.21П Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга. 2.5. Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии, а также Программ Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-7894.2016.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».*



## **ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ, КООПЕРАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СОЦИАЛЬНОСТИ У ГРЫЗУНОВ**

**Громов В. С.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: vsгромов@mail.ru*

Под социальностью обычно понимается групповой образ жизни (Alexander, 1974; Lee, 1994). Несмотря на большое количество исследований, посвящённых изучению феномена социальности, до сих пор нет единства мнений по вопросу, какого рода группировки образуются в популяциях грызунов. Для описания этих группировок используются такие термины, как агрегации, ассоциации, колонии, гаремы, коммунальные группировки и семейные группы, при этом одним термином (например, колонии) могут обозначаться разные категории группировок, а для описания одного типа группировок (например, семейных групп) могут использоваться разные термины. Не разработаны также и единые подходы к классификации группировок в популяциях грызунов.

Подобная классификация может быть основана на критериях оценки пространственно-этологической структуры (ПЭС) популяций грызунов, которая, в свою очередь, характеризует особенности распределения особей в пространстве и систему взаимоотношений между ними (Громов, 2005, 2008). В соответствии с этой классификацией, в популяциях грызунов существует два основных типа группировок:

- 1) агрегации взрослых особей с перекрывающимися участками обитания и
- 2) семейные группы, объединяющие взрослых особей с потомством.

Для агрегаций типичны эквипотенциальные отношения между самками, занимающими в той или иной степени изолированные участки обитания, а также иерархия доминирования среди самцов, конкурирующих за самок и занимающих перекрывающиеся участки обитания. Семейные группы разделяются на две субкатегории: простые (с ранним

расселением молодняка) и сложные (с отсроченным расселением молодняка и дифференциацией поведенческих ролей между членами группы). Для семейно-группового образа жизни грызунов типична в той или иной степени развитая кооперация, которая распространяется на рытьё нор и подземных коммуникаций, фуражирование и запасание корма, охрану и запаховую маркировку территории, заботу о потомстве.

Под эволюцией социальности у грызунов можно понимать трансформацию ПЭС при переходе от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому. Согласно социоэкологической концепции (Crook, 1970; Alexander, 1974; Crook et al., 1976), такая трансформация, контролируемая внешними факторами (в первую очередь, прессом хищников и распределением кормовых ресурсов), должна приводить к укрупнению группировок (group-size evolution). Однако у грызунов этого не происходит. Более того, как показывает детальный анализ (Gromov, 2014, 2017), влияния одних лишь экологических факторов недостаточно для формирования ПЭС, характерной для видов с семейно-групповым образом жизни. В этом процессе ведущую роль играют не экологические, а социальные факторы, способствующие укреплению парных связей, стимуляции родительского поведения самцов и развитию кооперации.

На примере многомерного статистического анализа полевых и экспериментальных данных, полученных для 42 видов мышевидных грызунов, показано, что критерии оценки различных параметров ПЭС и кооперации могут быть использованы для выделения трёх групп видов (кластеров), характеризующихся определенным сходством и различиями, позволяющими говорить о возможных путях эволюции социальности у грызунов. Один из кластеров объединяет виды, для которых типичен условно одиночный образ жизни: например, *Gerbillus perpallidus*, *Psammomys obesus*, *Microtus montanus*, *Peromyscus leucopus*. Другой кластер объединяет виды с агрегациями взрослых особей, в том числе *Clethrionomys gapperi*, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*, *Microtus agrestis*, *Microtus pennsylvanicus*, *Cricetulus migratorius*, *Phodopus campbelli*, *Mus musculus* и *Rattus norvegicus*. И, наконец, в третий кластер объединены виды с семейно-групповой социальной организацией: в частности, *Meriones unguiculatus*, *Rhombomys opimus*, *Ellobius talpinus*, *Microtus ochrogaster*, *Microtus pinetorum*, *Microtus socialis*, *Lasiopodomys brandti*, *Lasiopodomys*

*mandarinus*, *Lagurus lagurus*, *Ondatra zibethica* и *Peromyscus californicus*. Некоторые виды (например, *Microtus arvalis* или *Peromyscus maniculatus*), занимают промежуточное положение между выделенными кластерами, что свидетельствует о переходных характеристиках их ПЭС.

В процессе эволюции социальности трансформация ПЭС от её примитивного варианта, характерного для условно одиночных видов, может идти двумя путями — в сторону образования агрегаций или семейных групп. Направление вектора трансформации ПЭС определяется приоритетом тех или иных социальных и физиологических факторов в их сложном взаимодействии с внешними (экологическими) условиями.

Предлагаемый подход может быть альтернативой существующей социоэкологической концепции, в которой не находится адекватного объяснения феномену социальности у грызунов.

## **УСЛОВИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ КАК ФАКТОР РАННЕГО ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО ПРОФИЛЯ У ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ (*Larus ridibundus*)**

Друзьяка А. В.<sup>1,2</sup>, Минина М. А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091

<sup>2</sup>Новосибирский национальный исследовательский  
государственный университет, Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: decartez@gmail.com

Устойчивые сочетания поведенческих характеристик среди животных, «поведенческие синдромы», известны уже около 20 лет. Существующие эволюционные объяснения этого феномена опираются на жёсткую связь между отдельными поведенческими характеристиками особи. Вместе с тем, с позиций классической концепции естественного отбора, у особей в популяции, находящейся в состоянии, близком к оптимальному, существование жестких поведенческих «каркасов» маловероятно. Скорее можно ожидать, что индивидуальные связи между разными поведенческими контекстами будут меняться в онтогенезе. В силу

постепенности формирования поведения, наибольшей пластичности поведенческих профилей следует ожидать именно на ранних стадиях онтогенеза вследствие изменения среды обитания молодой особи по мере её роста и развития, а также по причине того, что наибольшее давление отбора приходится именно на молодые возрастные группы.

Насыщенность социальной среды колоний птиц делает их обитателей удобным объектом для изучения влияния социальных факторов формирования индивидуальных поведенческих характеристик в онтогенезе. Одним из важных факторов, определяющих частоту и характер социальных взаимодействий в колонии птиц, является плотность гнездования. Эффект плотности гнездования опосредован разными факторами, значимость которых меняется с возрастом птенцов. Среди них: материнские эффекты, родительская забота о выводке, собственный опыт контактов с соседями. Мы полагаем, что разнонаправленное и меняющееся с возрастом действие этих факторов может способствовать пластичности индивидуальных поведенческих характеристик на ранних стадиях жизни птенцов в колонии.

В данной работе мы проверяем предположение о пластичности индивидуальных поведенческих характеристик в раннем возрасте и её значении для выживания детёнышей на примере озёрной чайки. Для этого мы рассматриваем влияние факторов, связанных с условиями гнездования родительской пары, на процесс формирования поведенческих профилей птенцов, а также приспособительную ценность различных профилей в зависимости от гнездовой плотности.

Исследования проводили в 2013 г. в колонии озёрных чаек, расположенной на тростниковом займище на оз. Кривое в Карасукском районе НСО. В качестве параметра гнездовой плотности выбрали среднее расстояние до трёх ближайших гнёзд соседей. Поведенческий синдром выявляли на основе реакции на мягкое стрессовое воздействие, дополняя тесты наблюдениями за поведением птенцов в колонии. Данные о поведении 75 птенцов собирали для возрастных групп: 7-9, 13-15 и 19-21 день с момента выклева старшего птенца в выводке. Среди естественного поведенческого репертуара птенцов, регистрировали клептопаразитизм, защиту гнездовой территории и выпрашивание корма у родителей. Реакцию птенцов на стрессирующую ситуацию определяли, изымая выводок

из гнезда и помещая в близкую по характеристикам, но новую для них среду (огороженный участок гнездового водоёма в стороне от колонии, т. н. «Закрытое поле», ЗП). Об активности реакции птенца судили по интенсивности попыток вернуться на родное гнездо. Уровень неophobia птенца оценивали по времени подхода к незнакомой кормушке, установленной в ЗП. Заботу родителей о выводке характеризовали продолжительностью пребывания на гнездовом участке.

Индивидуальный уровень активности птенцов в стрессирующей ситуации оставался постоянным с 13- до 21-дневного возраста и коррелировал с их поведением на гнёздах. Так, птенцы, активно реагировавшие на ЗП, во всех возрастах интенсивнее выпрашивали пищу у родителя, чаще вступали в территориальные конфликты, а в возрасте 7-9 дней отличались сниженной неophobia. Следовательно, можно говорить о скоррелированных поведенческих профилях птенцов, различаемых по реакции на стрессирующую среду и составляющих поведенческий синдром в пределах, по крайней мере, одной колонии. Птенцы из одного выводка, как правило, обладали сходными поведенческими профилями.

Поведенческий профиль 7-9-дневного выводка зависел от плотности гнездования: в разреженно расположенных гнёздах преобладали птенцы «активного» типа, отличавшиеся сниженной неophobia и интенсивным выпрашиванием корма у родителей. Однако в дальнейшем (13-15 и 19-21 день жизни) их поведенческий профиль нередко менялся на противоположный, активность реакции на ЗП отрицательно коррелировала с продолжительностью присутствия родителей на гнезде в раннем возрасте. Среди птенцов, переживших 8 дней, средневыводковый срок жизни на обширных гнездовых участках был больше у «активных», и меньше — у «пассивных» птенцов, в среднем же по колонии срок жизни носителей разных поведенческих профилей не отличался.

Следовательно, поведение родительской пары позволяло скорректировать формирование поведенческих профилей выводка в сторону того варианта, который обеспечивал носителям наилучшую выживаемость в конкретных условиях гнездовой плотности, а значит, и определенного давления kleptoparasитов и агрессивно обороняющих свои участки соседей. Т. е., пластичность индивидуальных поведенческих профилей в раннем онтогенезе озёрной чайки способствует подготовке

птенца именно к тому специфическому набору «вызовов», который сформирован гнездовым поведением его родителей.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00702.*

## **ПОЛЁВКИ КАК ПЕРСПЕКТИВНЫЙ ОБЪЕКТ НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ**

**Купцов П. А., Плескачева М. Г.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
кафедра высшей нервной деятельности,  
Россия, Москва, 119234  
E-mail: kuptsov.pavel@gmail.com*

Ориентация и навигация в пространстве — одна из важнейших и универсальных когнитивных функций человека и животных. Нормальное функционирование нейронной системы, контролирующей такую форму поведения, обеспечивает как выживание животных в сложной, меняющейся среде, так и полноценную жизнь человека. Дезориентация в пространстве, наблюдаемая при ряде заболеваний человека и возрастных изменениях мозга, серьезно нарушает качество жизни. В подавляющем большинстве работ изучение нейробиологических основ пространственной когнитивной деятельности проводится на лабораторных животных (мыши и крысы). Феномены, выявленные на модельных видах, находят своё подтверждение и в исследованиях на человеке. Так, ключевую роль в пространственной навигации играет гиппокамп и связанные с ним структуры (O’Keefe, Nadel, 1978; Moser et al., 2014; Strange et al., 2014). Однако для лучшего понимания эволюционных процессов, приведших к появлению и развитию нейронных механизмов пространственной когнитивной деятельности, необходимо исследовать и другие виды животных.

Мы проводим сравнительные исследования поведения полёвок разных видов: наши эксперименты были проведены на рыжей европейской полёвке (*Clethrionomys glareolus*), а также серых полёвок рода *Microtus*, отличающихся по некоторым экологическим характеристикам: размерам индивидуального участка, способам добывания корма, характеру биотопа, распределению по территории кормовых ресурсов, и др.

Ранее мы показали, что рыжие полёвки характеризуются большой величиной площади проекций инфра- и интра- пирамидных мшистых волокон в поле СА3 гиппокампа. Было также обнаружено, что площади проекций у рыжих полёвок намного больше, чем у полёвок экономок (*Microtus oeconomus*) (Pleskacheva et al., 2000). Оба вида этих полёвок успешно обучались в водном тесте Морриса, однако рыжие использовали более эффективную пространственную стратегию.

Мы тестировали полёвок в батарее лабораторных тестов на исследовательское поведение и тревожность. Были обнаружены существенные различия в поведении полёвок разных видов, отражающие особенности их видоспецифического репертуара. В частности, в тесте «открытое поле с объектами» рыжие полёвки демонстрировали высокую пугливость, они реже выходили в центральную часть установки и реже подходили к новым предметам, чем полёвки рода *Microtus*. Высокая пугливость рыжих полёвок сделала их неподходящим объектом и для использования в другом тесте на пространственную память. В этом эксперименте с быстрым, однодневным обучением в модифицированном лабиринте тестировали лабораторных мышей и обыкновенных полёвок (*Microtus arvalis*). Животных обучали находить выход в домашнюю клетку в конце одного из рукавов. Обнаружено, что активация гиппокампа была выше у полёвок, проходивших процедуру обучения пространственной задаче, по сравнению с животными контрольных групп, взятых из домашней клетки или обученных выходить в домашнюю клетку через такие же рукава, но вне среды лабиринта.

Однако в обеднённых условиях лабораторных тестов невозможно выявить всю сложность и полноту механизмов навигационных возможностей животных. Нейробиологические основы пространственного поведения необходимо также исследовать в естественной среде. В настоящее время начато исследование вовлеченности разных отделов гиппокампа рыжих полёвок в процесс хоминга в природных условиях. Картирование производится иммуногистохимическим методом (по уровню экспрессии c-Fos). Мы начали изучение хоминга — возврата животного на домашний участок (при выпуске на расстоянии до 300 м от него) у полёвок разных видов. Показано, что большинство полёвок успешно возвращались на место поимки с расстояния до 200 м. Первые результаты показали, что гиппокамп рыжих полёвок вовлечен в контроль навигационных процессов

при хоминге в природных условиях. Выявлено, что разные отделы гиппокампа по-разному активируются при хоминге.

Таким образом, использование в качестве экспериментальных объектов для нейробиологических исследований мелких грызунов, обитающих в естественных условиях, позволяет, с одной стороны, избежать акцентирования на узкоспециализированных для лабораторных животных феноменов, а с другой стороны, выявить видоспецифические особенности грызунов, занимающих в природных условиях определённые экологические ниши. В этом случае, обнаружение сходных для диких и лабораторных грызунов явлений позволит с большей надёжностью рассматривать их как базовые (по крайней мере, для мышевидных грызунов).

*Поддержано грантом РФФИ № 16-04-01169, тема Госрегистрации «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» NAAA-A16-116021660055-1.*

## **КОГНИТИВНЫЕ АСПЕКТЫ СТРАТЕГИИ ФУРАЖИРОВОЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПО ОТНОШЕНИЮ К ОПАСНОЙ ДОБЫЧЕ У БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ**

**Маслов А. А.<sup>1</sup>, Пантелеева С. Н.<sup>1,2</sup>, Резникова Ж. И.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>*Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091*

<sup>2</sup>*Новосибирский национальный исследовательский  
государственный университет, Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: random115@mail.ru*

В эволюционной экологии поведение консументов традиционно описывают в рамках концепции оптимальной фуражировки, в основе которой лежит сравнение энергетических затрат на добывание и обработку пищевой единицы и получаемой энергетической выгоды. Это требует когнитивных ресурсов; для многих видов птиц и млекопитающих показаны способности к оценке относительного количества объектов. В моделях риск-чувствительной фуражировки учтены некоторые из возможных рисков при добывании пищи — ситуации истощения пищевых ресурсов,



истощения внутренних ресурсов консумента и другие. Риски, связанные с опасностью, исходящей от самой добычи, ранее не исследовались. В таких ситуациях отношение консумента к добыче становится двойственным: пищевая ценность привлекает, а опасность отталкивает. Консумент должен оценивать порог численности добычи, позволяющий безопасное потребление. Таким образом, животные вынуждены «разумно нарушать» правила оптимальной фуражировки, выбирая не большее, а меньшее количество пищевых единиц. Такую стратегию выбора мы назвали амбивалентной фуражировкой (Резникова и др., 2015). Впервые эта закономерность была выявлена на примере взаимодействия мышевидных грызунов с рыжими лесными муравьями, представляющими одновременно высокую пищевую ценность и значительную опасность (Panteleva et.al., 2013).

Фуражировочное поведение больших синиц *Parus major* (Linnaeus, 1758) по отношению к опасной и безопасной добыче сравнивали, предоставляя птицам возможность свободно посещать два искусственных «пищевых пятна». «Пищевые пятна» создавали в съёмных секциях (два куба с ребром 15 см), которые прикрепляли к клетке на время теста. Между тестами синицы содержались в тех же клетках со свободным доступом к корму и воде. В тестах с опасной добычей в «пищевых пятнах» было 10 и 15 муравьёв, с безопасной добычей — личинки мух в количестве 3 и 6, 10 и 15 в разных тестах. В контрольных тестах предлагали пустые «пищевые пятна».

В контрольных тестах синицы после оценки обстановки (до 10 с) покидали «пятно», а после 3–5 повторных посещений теряли интерес к пустому «пятну» до конца теста. Попадая в «пищевое пятно» с безопасной добычей, синицы оставались в нём до тех пор, пока могли обнаружить доступные пищевые единицы, после чего перемещались в следующую съёмную секцию. Подобное поведение соответствует теореме о пороговой ценности пищевого пятна (Charnov, 1976). В тестах с опасной добычей синицы эффективно охотятся и поедают добычу при численности до 10 муравьёв на «пятно». При больших количествах муравьёв (11–15) синица не может ни эффективно охотиться, ни поесть добычу. Средняя длительность посещения «пищевого пятна» при этом достоверно уменьшается ( $p < 0.05$ , критерий Пирсона), поскольку исходящая от муравьёв опасность не позволяет долго находиться в «пятне». Большие синицы, как и полевые мыши в аналогичных опытах (Panteleva et.al., 2013), при больших количествах опасной

добычи не всегда приступают к обработке добычи сразу после её обездвиживания. Сначала они убивают и бросают опасное насекомое. С уменьшением количества живых муравьёв снижается опасность, и при достижении определённого количества (6–10 на «пятно») муравьёв синица начинает поедать их непосредственно во время охоты, а затем уже подбирает и поедает ранее убитых муравьёв. Некоторые птицы переносили пойманных муравьёв в относительно безопасное место и уже там обрабатывали и поедали добычу.

Способности больших синиц к оценке количества единиц опасной добычи мы исследовали в прозрачной арене размерами  $57 \times 39 \times 28$  см. Птице предлагали на выбор две кормушки с разными количествами муравьёв: 5 и 10, 25 и 10 и 50 и 10 в разных сериях тестов. Выбором считали неслучайное (серией ударов клювом) открывание кормушки, случайные (крылом, током воздуха) открывания кормушки не учитывали. Выбор между 5 и 10 муравьями синицы делали случайно ( $p > 0.05$ , критерий Пирсона). Выбирая между 25 и 10 муравьями, синицы демонстрировали значимое предпочтение большего количества муравьёв ( $p < 0.05$ , критерий Пирсона). Это означает, что 25 муравьёв в экспериментальных условиях не только не несут значительной опасности для синицы, но и являются ценным пищевым ресурсом. Выбирая между 50 и 10 муравьями, синица выбирала меньшее их количество в 100 % случаев, что говорит о когнитивном потенциале, позволяющем птице сравнивать риск и пищевую ценность. Стоит отметить, что, выбирая между 50 и 10, синицы не открывали «опасную» кормушку с 50 муравьями, хотя до этого не сталкивались с таким количеством муравьёв. При этом в первой и второй сериях тестов (5 и 10, 25 и 10 муравьёв соответственно) синицы часто открывали обе кормушки по очереди. В первой серии ни одна из кормушек не представляет реальной опасности. Во второй серии после открывания более опасной кормушки (25 муравьёв) нет причин не посещать менее опасную.

Таким образом, большие синицы могут учитывать опасность, исходящую от добычи, при принятии решений о фуражировке. Можно полагать, что в основе амбивалентной фуражировки у большой синицы лежат когнитивные способности к оценке риска на основе количественного соотношения единиц опасной добычи.

*Исследования поддержаны грантом РФФИ No. 17-04-00702.*

## ФАКУЛЬТАТИВНОЕ ОХОТНИЧЬЕ ПОВЕДЕНИЕ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ И ЕГО АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Пантелеева С. Н.<sup>1,2</sup>, Левенец Я. В.<sup>1</sup>, Резникова Ж. И.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091

<sup>2</sup>Новосибирский государственный университет,  
кафедра сравнительной психологии,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: psofia@mail.ru

Многочисленные данные о спектрах питания мышевидных грызунов, основанные, главным образом, на анализе желудков, говорят о значительной роли беспозвоночных в их рационах. В то же время детальные исследования охотничьего поведения по отношению к подвижным насекомым (сверчкам) были проведены ранее только на примере нескольких видов: хищного южного кузнечикового хомячка *Onychomys torridus* (Coues, 1874), всеядных белоногого и оленьего хомячков *Peromyscus leucopus* (Rafinesque, 1818) и *P. maniculatus* (Wagner, 1845) (Langley, 1986; Timberlake, Washburne, 1989), серой крысе *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Haug, Johnson, 1991), сирийском хомячке *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839) (Polsky, 1977) и некоторых других. Важно отметить, что роль опыта оказалась различной. Специализированные кузнечиковые хомячки проявили врождённый охотничий стереотип по принципу «всё и сразу», тогда как у белоногого и оленьего хомячков эффективное взаимодействие с добычей требовало накопления опыта. Это значит, что у разных видов грызунов координация моторных актов при охотничьем поведении управляется генетическими программами в различной степени. В наших исследованиях (Panteleeva et al., 2013) была впервые выявлена активная охота полевых мышей на такую опасную, хотя, видимо, очень ценную для них добычу, как рыжие лесные муравьи. Сравнение поведения зверьков, пойманных на территории муравьёв, и «наивных» (выращенных в лаборатории) показало, что эти зерноядные грызуны обладают не менее эффективным врождённым стереотипом охотничьего поведения

по отношению к подвижным насекомым, чем «хищные» виды хомячков. Однако, речь идет о факультативном поведении, выраженном не у всех животных. Мы предположили, что наличие в популяциях зерноядных и зеленоядных грызунов носителей эффективного врожденного стереотипа охотничьего поведения может позволить им расширить пищевой спектр за счёт подвижных насекомых.

В работе исследуется стереотип охотничьего поведения по отношению к насекомым (мраморный таракан) у трёх видов грызунов с различными типами питания: зерноядной полевой мыши *A. agrarius* (n=26), зеленоядной узкочерепной полёвки *Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779) (n=46) и эврифага — хомячка Кэмпбелла *Phodopus campbelli* (Thomas, 1905) (n=19). Все особи хомячка Кэмпбелла и 9 полевых мышей не имели опыта охоты на насекомых, то есть были «наивными». В качестве «эталона хищника» для сравнения рассмотрено поведение обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Linnaeus, 1758) (n=11).

В прозрачных аренах животным предлагалась подвижная добыча и производилась видеозапись их реакций (всего 97 часов наблюдений). Тем особям, которые охотились при первом предъявлении подвижного насекомого, последовательно предлагали ещё до трёх единиц добычи. Наблюдения длились до завершения поедания жертвы, либо, если животное не проявляло интерес к добыче, прекращались через 10 мин. Для получения сопоставимого количества поведенческих последовательностей полевые мыши и обыкновенные бурозубки тестировались 2 раза, узкочерепные полёвки — 3, а хомячки Кэмпбелла — 7 раз. С помощью программы Noldus Observer XT 10.1 были получены и проанализированы последовательности элементов поведения. Всего было выделено 19 элементов, по 2 из них наблюдались только у бурозубок или грызунов. Детально анализировались только акты успешной охоты, закончившиеся поимкой и поеданием добычи. Сравнения долей охотившихся и не охотившихся особей у разных видов, а также успешных и неуспешных атак у разных особей, проводились с помощью точного теста Фишера с поправкой Бонферрони. Для построения схемы стереотипов охотничьего поведения рассчитывались матрицы вероятностей перехода от одного поведенческого элемента к другому.

В отличие от насекомоядного вида с облигатным проявлением охотничьего поведения (охотились все 11 особей), у исследованных видов

грызунов охотничье поведение проявлялось факультативно. При первом предъявлении подвижной добычи охотничье поведение продемонстрировали 65,4 % (17 из 26) особей полевых мышей, 36,8 % (7 из 19) хомячков Кэмпбелла и лишь 18,5 % (9 из 46) узкочерепных полёвок. После проведения повторных тестов количество особей проявивших охотничье поведение возросло: у полевых мышей — до 80,8 % (21 из 26), у хомячков Кэмпбелла — до 63,2 % (12 из 19), и до 39,1 % (18 из 46) у узкочерепных полёвок. По результатам всех тестов соотношение зафиксированных успешных и неуспешных актов охоты у полевых мышей (83 и 39 соответственно), хомячков Кэмпбелла (43 и 42) и обыкновенных бурозубок (61 и 34) не различалось, успешность охоты узкочерепных полёвок была самой низкой (34 и 92) ( $p < 0,0024$  для всех случаев).

Во всех случаях у «наивных» грызунов проявление успешного охотничьего поведения не требовало предварительного опыта, что указывает на его врождённый характер. Характер охотничьих атак у грызунов и насекомоядных различен: грызуны после захвата добычи зубами осуществляют захват лапами, а бурозубки используют только зубы. Тем не менее, взаимодействие с подвижной добычей включало все компоненты стереотипного охотничьего поведения: ориентацию в направлении добычи, сближение, нападение, обработку (обездвиживание и перехватывание добычи), умерщвление и поедание (Caro, 1980). Следует также отметить сходство тактик охоты (совокупности приёмов для максимально быстрого повреждения (умерщвления) добычи и переходу к её поеданию) у полевой мыши, узкочерепной полёвки и обыкновенной бурозубки: быстрое повреждение добычи продолжительной серией укусов.

Таким образом, полевая мышь, узкочерепная полёвка и хомячок Кэмпбелла обладают одинаково эффективным стереотипным охотничьим поведением, сходным с поведением специализированного насекомоядного вида — обыкновенной бурозубки. Лабораторные эксперименты, по-видимому, отражают соотношение «охотников» и особей, равнодушных к насекомым, в естественных популяциях исследованных нами видов. Примечательно, что хотя «охотников» среди зеленоядных полёвок в наших экспериментах было вдвое меньше, чем среди полевых мышей, стереотип охоты на насекомых у них оказался столь же эффективным, что и у остальных видов. Это позволяет предположить, что

в популяциях грызунов с разными типами питания постоянно присутствует та или иная доля особей, способных активно охотиться на насекомых. Охотничье поведение грызунов можно рассматривать как эволюционно стабильную стратегию, поддерживающую способность популяций использовать охоту на подвижных насекомых для добычи дополнительных пищевых ресурсов.

*Исследования поддержаны грантом РФФИ No. 17-04-00702.*

## **КОГНИТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ ГРЫЗУНОВ (НА ПРИМЕРЕ ЛАБОРАТОРНОЙ МЫШИ) В СОПОСТАВЛЕНИИ С РАЗМЕРОМ МОЗГА И УРОВНЕМ ТРЕВОЖНОСТИ**

**Перепёлкина О. В., Тарасова А. Ю., Огиенко Н. А.,  
Полетаева И. И.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет Россия, Москва, 119991  
E-mail: ingapoletaeva@mail.ru*

Исследование когнитивных способностей лабораторных грызунов исследуются как в целях формирования генетических и/или фармакологических моделей нарушений мышления человека, так и для исследования фундаментальной проблемы — роли особенностей субстрата мозга в экспрессии когнитивного поведения. В теоретическом плане следует отметить, что под термином «когнитивные способности» нередко понимается достаточно широкий спектр проявлений пластичности поведения, включая, и достаточно примитивные. Не подвергая такой подход критической оценке, отметим, что под «когнитивными способностями» животных *per se*, мы понимаем такие проявления адаптивного поведения, которые основаны не на формировании условно-рефлекторных связей (разной степени сложности), а на понимании животным закономерностей, связывающих предметы и явления окружающего мира (по Крушинскому). Одним из наиболее простых тестов на выявление таких способностей является предложенный Л. В. Крушинским тест на способность к экстраполяции (Э) направления движения стимула (пищевой приманки),

скрывшегося из поля зрения животного. Эта способность позволяет (или не позволяет!) животному определить место расположения этого стимула после перемещения и построить поведение его отыскания соответствующим образом. Ещё один тест (доступный для решения его грызунами) — это puzzle-box задача или тест на отыскание входа в укрытие. Он основан на наличии у животного понятия «неисчезаемости» по Ж. Пиаже, т. е. на понимании животным того, что некий объект не перестает существовать, если он перестает быть видимым для животного. Высокий уровень внутривидовой изменчивости в успешности решения теста на Э поставил вопрос о существовании определённого уровня генетической изменчивости в экспрессии этого признака. Опыт селекции крыс на высокие показатели теста на Э был неудачным и показал, что эта способность тесно связана с высоким уровнем тревожности животных. Уже в F3-F4 этого селекционного эксперимента крысы, селектированные на высокие показатели решения теста на Э, были настолько тревожными, что эксперименты с ними пришлось прекратить. Начиная с 2009 г. проводится эксперимент по селекции мышей (из генетически гетерогенной популяции) на высокие показатели решения теста на Э при одновременном отборе против проявлений тревожности во время его предъявления. В первых поколениях отбора доля мышей (линия ЭКС), успешно решивших тест на Э, стало превышать 50 % случайный уровень (тогда как в контрольной, неселектированной группе мышей этот показатель был неустойчивым по величине). Уровень тревожности в стандартном тесте ПКЛ у мышей ЭКС в этих поколениях также был ниже. Однако начиная с F9 «успешность» такой селекции (доля правильных решений теста на Э) у мышей ЭКС снизилась, а также и произошло усиление их тревожности. В тоже время выполнение теста на «неисчезаемость» (поиск входа в укрытие), в котором мышь должна найти замаскированный (разными способами) «лаз» в безопасное темное отделение камеры, достоверно более успешно решали мыши ЭКС. Следует отметить, что данный тест выполняется на основе оборонительной мотивации, т. е. путём выполнения реакции избегания, тогда как тест на Э основан на пищевой мотивации (пищевая и питьевая депривация в течение 8-10 часов). У мышей ЭКС (в ряде экспериментов разной конфигурации) была также более четко выражена реакция на новизну. Совокупность наших экспериментальных данных показывает, что

состояние тревоги, которое мыши обнаруживают в специальных тестах на тревожность (и которое не снизилось в ходе селекции мышей ЭКС) не идентично тому состоянию, которое обнаруживается у животного при попадании его в новую (но не пугающую) обстановку. В целом, данные по селекции мышей ЭКС показывают, что признак «способность к решению теста на Э» — сложный и многокомпонентный. Мы полагаем, что селекция мышей на его высокие показатели вызвала изменения в поведении (точнее в способности к реализации поведения), но собственно выполнение теста на Э при этом практически не изменилось. Имеются также данные по сопоставлению уровня межсамцовой агрессии у линии ЭКС с уровнем тревожности — в первых поколениях селекции (когда тревожность была ниже) мыши ЭКС были достоверно агрессивнее, тогда как в последующих поколениях, когда тревожность ЭКС стала выше, их межсамцовая агрессия стала слабее. Изменения, которые произошли в линии ЭКС, затронули также такой интегральный показатель ЦНС, как относительный вес мозга — у линии ЭКС в течение ряда последних поколений он был достоверно выше, чем в контроле. Параллельно поддерживающиеся в лаборатории линии мышей с большим и малым относительным весом мозга (БМ и ММ) обнаруживают различия, которые свидетельствуют о более высоких когнитивных способностях мышей БМ. Данные по уровню когнитивных способностей, тревожности, реакции на новизну и межсамцовой агрессии в ходе селекции мышей на высокие показатели решения теста на Э, т. е. на один из сложных когнитивных признаков, позволяют сделать некоторые предварительные выводы о возможной адаптивной роли полученных изменений в поведении (лабораторной) мыши. Можно заключить, что результаты данного селекционного эксперимента позволяют утверждать следующее. В условиях лаборатории выполнение данного когнитивного теста требует от животного сбалансированного проявления и реакции на новизну, и определённого уровня «общей тревожности», но эта же селекция сказывается на потенциальных способностях мозга мышей селектируемой линии, поскольку средний вес относительного веса мозга у мышей ЭКС стал выше. Следует также отметить, что данные по пластичности поведения, полученные в лаборатории, не всегда отражают адаптивную способность мышей в условиях, приближенных к естественным. Показано, что выживание мышей в больших открытых вольерах



в течение ряда сезонов сопровождалось и усилением их тревожности, и неожиданными, не совпадающими с установленными в лабораториями, корреляциями в морфологии переднего мозга.

*Поддержано грантом РФФИ №16-04-01169 и Госпрограммой N NIOKTR AAAA-A16-116021660055-1.*

## **ИЗУЧЕНИЕ СТРАТЕГИЙ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ЛАБИРИНТАХ КАК ОДИН ИЗ ПОДХОДОВ К ИССЛЕДОВАНИЮ МЕХАНИЗМОВ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА**

**Плескачева М. Г., Купцов П. А.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
кафедра высшей нервной деятельности,  
Россия, Москва, 119234  
E-mail: mpleskacheva@yandex.ru*

Способность к эффективному поиску и достижению цели, часто невидимой и неосязаемой с места старта — базовый компонент поведения животных, обеспечивающий выживание. Возврат к месту, где ранее был обнаружен корм, находилось убежище, гнездо, другие животные — сложный процесс, требующий хорошей памяти, способности к самоидентификации в пространстве и выбору необходимого направления для достижения цели. В зависимости от видоспецифических особенностей животных и конкретных условий среды для достижения цели могут быть использованы различные стратегии поиска, которые контролируются и разными структурами мозга. Одна из известных классификаций (Redish, 1999) способов навигации включает таксонную (навигация по ориентиру, виден сам объект или заметный ориентир около него), праксисную (использование выученных моторных программ), маршрутную (совмещающую обе предыдущие) и навигацию по «карте». В последнем случае речь идет о пространственной навигации с использованием ментального представления о среде, так называемой когнитивной карты (Tolman, 1948; O'Keefe, Nadel, 1978). Такая «карта», основанная на обучении, формируется при исследовании среды, запоминании и интеграции всей информации о ней. Если

субъекту известно своё местоположение на данной территории и положение целевого объекта, тогда может быть спланировано и осуществлено передвижение к нему по оптимальной траектории из разных мест старта.

Экспериментальное исследование механизмов навигации и пространственной памяти животных, главным образом лабораторных крыс и мышей, проводится с использованием установок разных типов. Лабиринты, представляющие сеть туннелей с поворотами и тупиками, дают возможность анализировать, особенно в условиях, когда не доступны внешние ориентиры, практическую навигацию, способность животных выучить последовательность поворотов. В водном лабиринте Морриса (Morris, 1981) животные, плавая в бассейне, должны запомнить местоположение скрытой под водой платформы для избавления. Необходимым условием обучения является наличие комплекса дистантных зрительных ориентиров, дающих потенциальную возможность формирования и использования ментального представления среды, осуществления пространственной навигации по «карте». Несмотря на то, что тест Морриса, применяемый в этой «пространственной» версии, не сложен для крыс разных линий (напр. Плескачева и др., 2002) и рыжих полёвок (*Clethrionomys glareolus*) (Pleskacheva et al., 2000; Лебедев и др., 2013), на ранних этапах обучения животные могут использовать другие стратегии поиска. Практическая стратегия (движение по кругу, по спирали и др.) часто встречается и у лабораторных мышей (Wolfer, Lipp, 2000), которые в целом, хуже, чем крысы, обучаются в этом тесте. Хорошо известно, что обучение в водном лабиринте по пространственной версии зависит от функционирования гиппокампа (Morris et al., 1982; Moser et al., 1995). В то же время, повреждение гиппокампа не всегда препятствует обучению. Например, в том случае, когда животное может ориентироваться на конкретный зрительный ориентир, определяющий местоположение скрытой платформы, т. е. использовать таксонную навигацию («сигнальная» версия теста Морриса), или выучить последовательность поворотов при движении к цели, практическая навигация обычно не нарушается.

Другие тесты, где эксперименты проводятся по сходному принципу (формированию в ходе обучения пространственной карты), тест Барнес (Barnes et al., 1980) с круглой платформой и радиальный лабиринт (Olton, Samuelson, 1976), дают возможность изучать поведение в более слож-

ных условиях, когда число потенциальных мест, где может находиться целевой объект, увеличено. В этих случаях также пространственные, гиппокамп-зависимые стратегии поиска сочетаются с проявлением непространственных стратегий: поиск по кругу (посещение подряд рукавов лабиринта или заглядывание в соседние отверстия платформы Барнес), или использование сигнального ориентира у цели.

Получившие мировую известность тесты позволили накопить обширный экспериментальный материал для понимания фундаментальных нейробиологических основ навигации, даже несмотря на то, что исследования проводили на крысах и мышах в небольших аппаратах в лабораторных условиях. Развитие технологий сделало возможным исследование поведения человека в виртуальной пространственной среде. Разработанные для исследования навигации и пространственной памяти грызунов тесты, применив ключевые подходы и процедуры, реализовали в виртуальной среде. Виртуальные аналоги теста Морриса, радиального и других лабиринтов в последнее время используются для оценки навигационных способностей и памяти человека в норме и при патологии (Astur et al., 2002; 2004; Iaria et al., 2003; Spieker et al., 2012; Lithfous et al., 2013 и др). Сочетание обучения в виртуальной среде и картирования активности разных отделов мозга с помощью функциональной магнитно-резонансной томографии и других современных приёмов позволило показать универсальность основных нейробиологических механизмов контроля разных способов навигации у человека и животных. Специфические нарушения обучения и памяти в разных вариантах тестов в лабиринтах позволяют предположить, какие именно структуры мозга человека повреждены, что очень важно для ранней диагностики и выявления патологических процессов.

*Поддержано грантом РФФИ № 16-04-01169, тема Госрегистрации «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» № ААА-А16-116021660055-1*

## ИССЛЕДОВАНИЯ СПОСОБНОСТИ ЖИВОТНЫХ УЗНАВАТЬ СВОЁ ОТРАЖЕНИЕ

Смирнова А. А., Самулеева М. В.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет, Россия, Москва, 119991  
E-mail: annsmirnl@gmail.com*

Узнавание своего отражения в зеркале отсутствует у детей младше 18-24 месяцев, а также у людей, страдающих некоторыми формами аутизма и шизофрении (Gallup et. al., 2011).

О том, что зеркало влияет на поведение животных, писали Дарвин, Романес, Ладыгина-Котс (Darwin, 1872; Romanes, 1883; Ладыгина-Котс, 1935). Чаще всего наблюдатели описывали это поведение, как социальное: свидетельствующее о том, что своё отражение в зеркале животные воспринимают как другую особь. Но были описаны и другие случаи, когда человекообразные обезьяны исследовали при помощи зеркала те части своего тела, которые иначе они не могли увидеть (язык, зубы, гениталии). Для объективной оценки этой способности у животных Гэллап предложил и успешно использовал «тест с меткой» (Gallup, 1970): на участок тела, находящийся вне поля зрения животного (например, на его лоб или ухо), наносят метку, а затем сравнивают поведение животного в тесте (с зеркалом) и в контроле (без зеркала). Положительный результат в классическом тесте с меткой выявлен лишь у некоторых животных с высокоорганизованным мозгом: у человекообразных обезьян (например, Gallup 1970; Povinelli et al., 1993; Allen, Schwartz, 2008; Suddendorf, Butler, 2013; Miles, 1994), дельфинов (Reiss, Marino, 2001), слонов (Plotnik et al., 2006), а среди птиц — у сорок (Prior et al., 2008).

Имеющиеся к настоящему времени данные указывают на то, что на проявление этой способности влияет не только уровень организации мозга, но и степень ознакомления животного со свойствами отражающей поверхности зеркала. Так макаки, с подобным тестом обычно не справляются (Anderson, Gallup, 2011), причём даже в том случае, если перед проведением теста они в течение нескольких лет живут в вольере с зеркалом (Anderson, 1983; Suarez & Gallup, 1986). При этом известно, что при помощи отражения в зеркале они могут находить спрятанные объекты (Bayart,

Anderson, 1985; Anderson; Itakura, 1987; Heschl, Burkart, 2006; Macellini et al., 2010). Недавно получены данные о том, что макаки все же могут справиться с тестом с меткой при условии длительного предварительного обучения, в результате которого они начинают понимать свойства отражающей поверхности (Chang et al., 2015; Chang et al., 2017).

Мы исследовали способность к самоузнаванию у серых ворон. Представители семейства врановых обладают высокоорганизованным мозгом и широким спектром высших когнитивных способностей, сравнимым с тем, что был выявлен у антропоидов. Недавно было обнаружено, что попугаи и врановые по числу нейронов паллиума превосходят не только других птиц, но и некоторых приматов (Olkowicz et al, 2016). У представителей врановых ранее была обнаружена способность к самоузнаванию: 2 из 5 сорок продемонстрировали положительный результат в тесте с меткой (Prior et al., 2008).

На первом этапе исследования способности ворон узнавать свое отражение мы использовали методику, максимально приближенную к той, что была успешно применена на сороках (Prior et al., 2008). В качестве метки использовали кусочки красной бумаги, которые наклеивали на оперение птицы, на участок тела, находящийся вне поля зрения птицы (шею или лоб). Эксперимент состоял из трёх этапов: ознакомления ворон со свойствами отражающей поверхности зеркала (с зеркалом, но без метки; 8 сессий по 30 мин); собственно «теста с меткой» (с зеркалом и с меткой; 4 сессии по 30 мин) и контроля (с меткой, но без зеркала; 4 сессии по 30 мин). При анализе результатов два наблюдателя независимо просматривали видеозаписи; каждый фиксировал поведенческие реакции, направленные на чистку различных участков тела в тесте и в контроле и подсчитывал потраченное на эти реакции время. Для дальнейшего анализа оставляли только те акты, которые были зафиксированы обоими наблюдателями. Суммарное время, потраченное вороной на чистку зоны нанесения метки, делили на суммарное время, потраченное птицей на чистку остальных частей тела (отдельно для тестовых и контрольных сессий). Полученное значение называли «долей реакций, направленных на чистку зоны нанесения метки». Этот показатель ни у одной из ворон не был выше в тесте (с зеркалом) по сравнению с контролем (без зеркала). Таким образом, признаков самоузнавания ни у одной из шести ворон

обнаружено не было. Более того, у четырёх из шести ворон этот показатель был достоверно выше в контроле. Это может свидетельствовать о том, что птицы ощущали присутствие метки на теле.

Во второй серии экспериментов участвовали 4 серые вороны из числа тех 6, что были задействованы в первой серии. Перед проведением этой серии экспериментов мы дали возможность птицам лучше ознакомиться со свойствами зеркала — для этого зеркало на 6 месяцев было установлено в их жилом вольере. Кроме того, мы изменили способ нанесения метки: её наклеивали на нижнюю поверхность опахала отдельного пера на лбу птицы (или имитировали этот процесс, если метка не требовалась). Такой способ нанесения предотвращал склеивание нескольких перьев между собой и минимизировал возможность тактильного восприятия метки (кусочка золотистой плёнки каплевидной формы; длина 10 мм, ширина 5 мм, вес 5 мг). Кроме того, мы внесли изменения в обстановку эксперимента: в каждой экспериментальной сессии одновременно участвовали две вороны, помещённые в две соседние клетки. В присутствии другой вороны та птица, которая находилась в клетке с зеркалом, получала возможность увидеть и сравнить два отражения: своё и знакомого сородича. В клетках находились различающиеся предметы (кормушки, поилки, игрушки), что также могло способствовать идентификации отражения.

У трёх ворон из четырёх доля реакций, направленных на зону нанесения метки, была достоверно больше в тесте (с зеркалом), по сравнению с контролем (без зеркала). Таким образом, получены данные, указывающие на то, что вороны могут узнавать свое отражение в зеркале.

*Поддержано грантом РФФИ № 16-04-01169, тема Госрегистрации «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» № AAA-A16-116021660055-1.*

## СОЦИАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ У Equidae (Perissodactyla, Mammalia): ПЕРЕОСМЫСЛЕНИЕ НАКОПЛЕННЫХ ДАННЫХ

Спасская Н. Н.

*Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ  
им. М. В. Ломоносова, Россия, Москва, 125009  
E-mail: equusnns@mail.ru*

Семейство Equidae в настоящее время прошло пик эволюционного расцвета, утратив былое видовое разнообразие, но сохранив важное свойство — высокую адаптационную способность. Адаптации связаны не только с организменным уровнем (морфологические, физиологические), но и с надорганизменным, в том числе за счёт пластичности социального поведения. Г. Клингель первым попытался обобщить разнообразие социального поведения Equidae и предложил выделить два типа социально-территориальной организации (Klingel, 1972, 1979): гаремный нетерриториальный и территориальный с устойчивыми связями между самкой и её потомством. Д. Гинсберг (Ginsberg, 1988) расширил типологию, определив пять вариантов: территориальные самцы; мигрирующие гаремы; гаремы с эксклюзивными участками обитания; территориальные гаремы; самцы, следующие за отдельными самками. Однако предложенная Г. Клингелем схема оказалась более популярной и используется во всех работах, посвящённых этой тематике.

За последние несколько десятков лет проведены многочисленные исследования разных видов семейства, в том числе многолетние исследования с индивидуальной идентификацией животных. Анализ результатов этих исследований (см. подробнее Спасская, 2016) показал следующее. Во-первых, выявлена существенная внутривидовая вариабельность социально-пространственной организации, как на уровне подвидов, так и на уровне отдельных популяций. Наиболее ярко эта закономерность проявляется у одичавших популяций одомашненных видов — лошадей и ослов. С помощью человека они распространены практически повсеместно, образуют разнообразные сообщества, занимают разные климатические зоны и демонстрируют великолепную адаптивность поведения.

Во-вторых, выявлена схожесть изменчивости социальных образований внутри семейства, которая размывает отличия двух ранее выделявшихся основных типов социально-пространственной организации. У видов, имеющих разный тип организации, в случае возникновения вторичной симпатрии формируются отклонения от видового стандарта в направлении другого типа организации.

Какие существуют объяснения столь высокой пластичности социального поведения и структур у представителей Equidae? Одно из основных предположений, обосновывающее формирование в процессе эволюции социально-территориальной организации, — это приспособление к разным условиям существования (Klingel, 1972, 1979; Rubenstein, 1989, 1994). Так, территориальный тип организации возник у видов, живущих в аридных местообитаниях с ограниченными ресурсами, с постоянно или регулярно меняющимися условиями. Нетерриториальный тип организации, видимо, является адаптацией к постоянно меняющимся и непредсказуемым условиям окружающей среды, а необходимость постоянного обеспечения кормом побуждает к миграции. В качестве основных факторов внешней среды, оказывающих влияние на разнообразие, стабильность и пространственное распределение социальных образований Лошадиных, называют плотность, непрерывность распределения и объём пищевых ресурсов, доступность водопоев и пресс хищников (Duncan, 1983; Rubenstein, 1989, 1994; Moehlman, 1998; Feh et al., 2001; Shah, Qureshi, 2007). Помимо факторов окружающей среды, на формирование тех или иных социальных структур могут оказывать влияние некоторые внутрипопуляционные параметры, такие как плотность и половозрастная структура популяции (Спасская, 2016).

Показано, что для Equidae в целом характерен некоторый ограниченный набор стереотипов социально-территориального поведения. Анализ подтвердил ранее полученный вывод, согласно которому устойчивые социальные связи формируются при обильных ресурсах и/или высоком уровне предсказуемости ресурсов во времени. Основные различия между видами затрагивают степень устойчивости сообществ животных — постоянства их состава и длительность существования. Соответственно именно указанные характеристики крайне важны при описании таких сообществ. Можно предполагать, что набор социально-территориальных



стереотипов на комбинаторной основе формирует некое «пространство логических возможностей» (термин Заварзина, 1974). Поскольку комбинация социальных связей имеет ограниченное количество вариантов, эволюция видового поведения происходит в рамках некоторого заданного канала. Согласно этому их «канализованные» преобразования могут быть представлены как гомологические ряды изменчивости социальных стереотипов (форм социальных связей). Выбор какой-то одной из возможных комбинаций в рамках такого «пространства» в той или иной мере диктуется определённым сочетанием внутренних (популяционная структура) и внешних (условия обитания) факторов.

В результате анализа результатов многочисленных исследований социального и территориального поведения Лошадиных стало понятно, что необходимо существенно менять методические подходы. В дальнейшем, несомненно, надо переходить на специфические методики, основанные на сочетании индивидуального опознавания и долгосрочных (по продолжительности сопоставимых с индивидуальной жизнью животных) наблюдений в природных условиях при минимальном вмешательстве со стороны человека. Только в таком случае, а не при краткосрочных спорадических наблюдениях, мы можем рассчитывать на получение результатов, позволяющих делать достаточно надёжные экстраполяции.

## **КОЭВОЛЮЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИ И КУЛЬТУРНО НАСЛЕДУЕМЫХ ПРИЗНАКОВ В ДИАЛЕКТАХ КОСАТОК (*Orcinus orca*)**

**Филатова О. А., Данишевская А. Ю.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Биологический факультет, Россия, Москва, 119991  
E-mail: alazorro@gmail.com*

Поведение многих видов высших животных является продуктом взаимодействия двух различных эволюционных процессов: генетической и культурной эволюции. Культура в данном случае определяется как поведение, передаваемое путём социального обучения. Естественный отбор генетически наследуемых признаков является важным компонентом

эволюции поведения и может ограничивать культурную эволюцию, но культурная эволюция также может оказывать влияние на генетически наследуемые признаки. Культурно наследуемые признаки передаются другими способами, нежели генетические, и, таким образом, могут иначе влиять на поведенческое разнообразие на популяционном уровне.

Биологические и экологические особенности косаток делают их особенно интересным объектом для исследования проблемы коэволюции генетически и культурно наследуемых признаков в вокальных диалектах. Вокальные диалекты — это наборы стереотипных звуков, которые служат для коммуникации, координации и распознавания членов своей группы. Диалекты передаются путём социального обучения, но в целом сохраняют видоспецифические черты, что даёт основание предполагать некоторый уровень генетической наследуемости структуры звуков.

Косатка традиционно считалась полиморфным видом с обширным ареалом и широкой экологической нишей, но исследования последних четырёх десятилетий показали, что этот вид представлен набором форм с узкой экологической специализацией — экотипов. В прибрежных водах северной части Тихого океана обитают два экотипа косаток — рыбадные и плотоядные. Рыбадные косатки питаются в основном разными видами лосося и некоторыми другими рыбами, а плотоядные охотятся на морских млекопитающих — тюленей, дельфинов, морских свинок и даже крупных китов (Ford et al., 1998; Saulitis et al., 2000).

Культурные традиции, по-видимому, являются основным фактором, послужившим отправной точкой для разделения косаток на рыбадный и плотоядный экотипы (Riesch et al., 2012). Очевидно, предпочтения рыбы или морских млекопитающих в качестве добычи передаются путём социального обучения, так как в неволе плотоядные косатки успешно переходят на питание рыбой. Специализация на разных объектах питания, в свою очередь, приводит к различиям в образе жизни, поведении и морфологии. Таким образом, культурные традиции влекут за собой изменения в генетически наследуемых признаках.

Скрещивания косаток рыбадного и плотоядного экотипов в природе не зарегистрировано (Barrett-Lennard, 2000). В неволе прямых скрещиваний косаток этих экотипов не проводили, но те и другие успешно скрещивались с североатлантическими косатками, отловленными

в водах Исландии, и давали плодовитое потомство. Очевидно, степень генетической дифференциации между рыбацкими и плотоядными косатками недостаточна для обеспечения репродуктивной изоляции на генетическом уровне. В природе изоляция достигается за счет того, что группы рыбацких и плотоядных косаток никогда не вступают в социальные взаимодействия; при встрече они игнорируют либо избегают друг друга (Ford, 2002). Таким образом, здесь, по-видимому, можно говорить о поведенческой репродуктивной изоляции.

Но какие же культурные традиции могут обеспечивать распознавание особей чужого экотипа? Очевидно, традиции охоты на рыбу или на теплокровную добычу для этого плохо подходят, так как в таком случае косаткам приходилось бы наблюдать охотничье поведение друг друга перед спариванием. Однако исследования свидетельствуют о том, что в репродуктивных скоплениях охотничье поведение встречается редко (Filatova et al., 2009). Но у косаток есть ещё одна разновидность культурных традиций: это вокальные культурные традиции — вокальные диалекты, которые могут использоваться для различения особей своей и чужой популяции.

Целью данной работы было исследование соотношения культурных и генетических факторов в формировании вокальных диалектов. В работе мы использовали записи из трех географических регионов — северо-западной Пацифики (восточное побережье Камчатки и Командорские о-ва), северо-восточной Пацифики (западное побережье Канады и Аляски) и северо-восточной Атлантики (акватория Исландии и Норвегии). На первом этапе работы мы проанализировали имеющиеся записи, составили каталоги звуков всех популяций и сравнили соотношение разных классов звуков в репертуаре и частотно-временные параметры у представителей разных популяций и экотипов.

По частотным параметрам звуки исландских и норвежских косаток оказались близки к звукам тихоокеанских косаток рыбацкого экотипа, но отличались от звуков косаток плотоядного экотипа. По данным генетического анализа, тихоокеанские плотоядные косатки являются наиболее дивергировавшей группой косаток вообще, то есть тихоокеанские рыбацкие генетически ближе к атлантическим (норвежским и исландским), чем к тихоокеанским плотоядным. Эта картина полностью

соответствует тому, что мы получили по распределению частот звуковых сигналов: тихоокеанские рыбацкие сходны с атлантическими, а тихоокеанские плотоядные отличаются от них всех. Таким образом, вероятно, такое различие частот звуков является отражением филогенетического происхождения этих групп.

Мы предлагаем две гипотезы, объясняющие полученные нами результаты. Во-первых, возможно, такое различие в звуках — это следствие чисто культурной эволюции. Тихоокеанские плотоядные раньше отделились от общей ветви (по некоторым оценкам, около 700 тыс. лет назад), поэтому время их независимой культурной эволюции значительно дольше, чем у тихоокеанских рыбацких и атлантических, которые разошлись значительно позже (по-видимому, несколько десятков тысяч лет назад). Таким образом, возможно, что более низкие частоты в звуках плотоядных косаток — результат культурного дрейфа частотных параметров звуков в условиях долгой изоляции от других экотипов.

Во-вторых, возможно, что более низкие звуки плотоядных косаток — результат ген-культурной коэволюции: косатки этого экотипа имеют генетическую предрасположенность к издаванию звуков с более низкой частотой. Хотя косатки выучивают звуки своего диалекта, некоторые параметры звуков вполне могут наследоваться генетически. Подобное явление, например, наблюдается в песнях певчих птиц: хотя песня у многих видов выучивается, тем не менее она сохраняет видоспецифическую структуру, то есть птицы имеют врожденную склонность к издаванию звуков с определенными характеристиками. Возможно, плотоядные косатки имеют врожденную предрасположенность к выучиванию звуков с более низкой частотой по сравнению с тихоокеанскими рыбацкими и атлантическими популяциями. Это может быть как результатом генетического дрейфа, так и адаптацией к каким-то особенностям их экологической специализации.

## Секция ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

### Стендовые доклады

#### ЭВОЛЮЦИЯ БРАЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ГРУППЕ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ *Drosophila virilis*

Белкина Е. Г.<sup>1</sup>, Веденина В. Ю.<sup>2</sup>, Лазебный О. Е.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>2</sup> Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН,  
Россия, Москва, 127051  
E-mail: ellida69@mail.ru

Группа близкородственных видов *Drosophila virilis* является известной модельной системой для изучения видообразования. В этой группе выделяют 11 видов-двойников, обитающих в различных регионах мира, способных к скрещиваниям между собой в условиях лаборатории. Брачное поведение в этой группе исследовалось мало; в то же время, именно брачные сигналы дрозофил являются одним из важнейших факторов репродуктивной изоляции близкородственных видов. В процессе ухаживания самец и самка обмениваются сигналами всех основных модальностей: химическими, акустическими, зрительными и тактильными.

Целью нашего исследования было сравнение изменчивости структуры брачного поведения у трёх видов-двойников группы *D. virilis*: филогенетически близких *D. virilis* и *D. lummei*, составляющих филладу *D. virilis*, и удалённого от них *D. littoralis*, входящего в филладу *D. montana*. Последний вид был представлен двумя линиями, основатели которых были выловлены в местах обитания южной и северной рас *D. littoralis* (по некоторым данным статус географических рас *D. littoralis* соответствуют подвидам). Мы исследовали поведение ухаживания в кон- и гетероспецифических ссаживаниях. Гетероспецифические ссаживания были следующие: южная и северная расы *D. littoralis* (как наиболее близкие формы), *D. virilis* и *D. lummei* (филогенетически близкие и не встречающиеся

в природе), *D. lummei* и *D. littoralis* (филогенетически далекие и встречающиеся в природе), *D. virilis* и *D. littoralis* (филогенетически далёкие и не встречающиеся в природе). Таким образом, мы собирались оценить уровень дивергенции между ссаживаемыми видами/расами.

Поведение ухаживания регистрировали методом видеотипирования: все взаимодействия между самкой и самцом записывались на видеокамеру и анализировались на компьютере. Мы фиксировали латентный период и длительность каждого из восьми элементов ухаживания: преследование самки самцом, ощупывание самцом брюшка самки, лизание самцом гениталий самки, пение самца и пение самки, кружение самца вокруг самки, попытку копуляции и копуляцию.

В конспецифических тестах самыми длительными элементами брачного ритуала были ощупывание и лизание, которые осуществлялись почти одновременно и сопровождалось акустическими сигналами самки и самца. Длительность пения значительно уступала продолжительности ощупывания или лизания. Незначительными по продолжительности были преследование и кружение. Как правило, ритуал начинался с ощупывания и лизания, почти сразу после этого самец начинал петь, вскоре ему отвечала самка. Преследование обычно начиналось с задержкой, кружение — с существенной задержкой. В гетероспецифических тестах ощупывание было самым длительным актом ухаживания; длительность лизания, как правило, была достоверно ниже длительности ощупывания; лизание и пение были сходны по длительности.

Сравнение поведения ухаживания *D. virilis* и *D. lummei* не выявило достоверных различий в рисунке ухаживания. На фоне длительного ощупывания и лизания (в среднем 66-108 с) самец издавал время от времени акустические сигналы (суммарная средняя длительность 24-31 с). Кружение начиналось существенно позже вышеупомянутых актов и было очень кратковременным. Преследование самцом самки также занимало мало времени. Поведение ухаживания *D. littoralis* достоверно отличалось от поведения *D. virilis* и *D. lummei*: у *D. littoralis* длительность трёх основных актов была достоверно меньше, чем у других двух видов: ощупывание и лизание в среднем варьировало от 10 до 46 с, пение — 8 с. Кроме того, мы обнаружили различия между двумя расами *D. littoralis*, как по латентным периодам, так и по длительности основных актов ухаживания.

Несмотря на сходство брачного ритуала *D. virilis* и *D. lummei*, в обоих вариантах гетероспецифических ссаживаний *D. virilis* и *D. lummei* произошло сильное уменьшение длительности всех элементов брачного ритуала по сравнению с конспецифическими тестами. Больше половины гетероспецифических тестов *D. virilis* и *D. lummei* заканчивалось на стадии ощупывания, а число копуляций снизилось почти на порядок по сравнению с конспецифическими тестами. Сравнение гетеро- и конспецифических тестов для линий *D. littoralis* показало, что структура брачного ритуала гетероспецифических тестов является промежуточной в сравнении с таковой конспецифических тестов. Набор основных элементов и число успешных копуляций были сходны в кон- и гетероспецифических тестах *D. littoralis*, что свидетельствует о неглубокой дифференциации двух рас по репродуктивному поведению.

Особый интерес представляют результаты гетероспецифических ссаживаний *D. lummei* — *D. littoralis* и *D. virilis* — *D. littoralis*. Несмотря на различные нюансы структуры брачного ритуала, реципрокные сочетания сильно различались. Если самцов *D. lummei* ссаживали с самками *D. littoralis* обеих линий, то ухаживание, как правило, прекращалось на стадии ощупывания. То же самое наблюдалось при ссаживании самцов *D. virilis* с самками *D. littoralis*. Напротив, самцы обеих линий *D. littoralis* демонстрировали полный ритуал ухаживания за самками как *D. virilis*, так и *D. lummei*. В то же время, все эти ссаживания характеризовались нулевым или очень низким числом копуляций.

Сходство структуры брачного ритуала у *D. virilis* и *D. lummei* можно объяснить тем, что эти виды являются самыми близкими из всех пар видов-двойников этой группы. Сильное отличие *D. littoralis* от других двух видов по структуре брачного ритуала также соответствует показанным ранее филогенетическим отношениям. Различия в системах «сигнал — ответ» у близкородственных видов, которые приводят к «непониманию» партнеров в гетероспецифических вариантах тестов, скорее определяются филогенетическим родством, а не степенью аллопатрии/симпатрии. Система распознавания в разных филадах может различаться. Самцы *D. littoralis* проявляют низкую избирательность, активно ухаживая за самками *D. virilis* и *D. lummei*, тогда как самцы *D. virilis* и *D. lummei*, напротив, более селективны, отказываясь ухаживать за самками *D. littoralis*.

## ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ГРУППАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Каренина К. А.<sup>1</sup>, Гилёв А. Н.<sup>1</sup>, Малашичев Е. Б.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет,  
кафедра зоологии позвоночных,  
России, Санкт-Петербург, 199034*

<sup>2</sup>*Институт экспериментальной медицины,  
лаборатория молекулярной нейробиологии,  
России, Санкт-Петербург, 197376  
E-mail: angil\_1305@mail.ru*

В различных культурах и этнических группах большинство матерей предпочитают держать своего ребёнка с левой стороны от себя (Harris, 2010). Такая поведенческая латерализация не уникальна для человека и известна также для шимпанзе и горилл (Manning et al., 1994). Большинство современных теорий связывают возникновение латерализации материнско-детских пространственных взаимоотношений с межполушарной асимметрией (Todd, Banerjee, 2016). При расположении ребёнка/детёныша слева, сенсорная информация о нём поступает преимущественно в правое полушарие мозга матери, которое играет ведущую роль во многих аспектах социального поведения, как у человека, так и у других млекопитающих (Brancucci et al., 2009). К примеру, показано, что у женщин зрительное распознавание эмоций на лице ребёнка осуществляется преимущественно правым полушарием (Huggenberger et al., 2009). Доминирование правого полушария в контроле различных социальных реакций при взаимодействиях взрослых особей известно для представителей различных таксономических групп млекопитающих, однако материнско-детские взаимоотношения в этом аспекте ранее были исследованы только у приматов. Целью настоящего исследования являлось восполнение этого пробела, а именно, изучение латерализованного поведения в парах мать-детёныш в различных группах млекопитающих.

Были выбраны виды, у которых детёныш постоянно следует за матерью, что дало возможность наблюдать многократный выбор



взаимного расположения членами пары. Кроме того, были использованы виды с латеральным расположением глаз и сравнительно небольшим бинокулярным полем зрения, так как именно у таких животных проявление межполушарной асимметрии в виде односторонних предпочтений в поведении выражено наиболее ярко. В ходе наблюдений за поведением пар мать-детёныш регистрировали ситуации, в которых после пространственного разъединения детёныш подходил к матери сзади и выбирал один из вариантов латерального положения, то есть располагался так, чтобы мать была слева или справа. В результате было проанализировано 10 905 случаев выбора латерального положения, полученных от 175 индивидуально-идентифицированных пар мать-детёныш. Как показали предыдущие работы, межполушарная асимметрия в восприятии особей своего вида проявляется в пространственном расположении животного в группе/паре (Quaresmini et al., 2014), поэтому предпочтения в выборе латерального положения у детёнышей были использованы в качестве показателя латерализованного социального поведения.

Индивидуальные предпочтения детёнышей в выборе положения относительно матери были исследованы на основе продолжительных наблюдений за отдельными парами в природе у лошади (*Equus ferus caballus*) в одичавшем состоянии, тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*), сибирского тундряного северного оленя (*Rangifer tarandus sibiricus*), европейского сайгака (*Saiga tatarica tatarica*), овцебыка (*Ovibos moschatus*), серого (*Macropus giganteus*) и рыжего кенгуру (*M. rufus*). От одного до пяти типов поведения пар мать-детёныш было исследовано у каждого вида. При спокойном перемещении, исследованном у всех видов, большинство детёнышей (74–90 %) проявляли значимое предпочтение держать мать с определённой стороны от себя. Анализ группового тренда показал, что детёныши преимущественно держали матерей с левой стороны (одновыборочный критерий Вилкоксона,  $p < 0.01$ ). Такая латерализация проявлялась практически во всех исследованных типах поведения, причём как в рутинных, так и в связанных с беспокойством (например, при быстром перемещении при испуге). Помимо оценки индивидуальных предпочтений на основе продолжительных наблюдений за отдельными парами был также использован метод оценки групповых трендов по однократным наблюдениям за детёнышами (один детёныш — одно наблюдение выбора

положения). С помощью данного метода была исследована латерализация у архара (*Ovis ammon*) и южного гладкого кита (*Eubalaena australis*). У этих видов также была обнаружена тенденция к расположению детёныша таким образом, чтобы мать была с левой стороны от него (биномиальный критерий,  $p < 0.005$ ). Результаты работы подтверждают, что выявленная латерализация обусловлена именно предпочтением детёнышей держать мать слева, а не предпочтением определённой стороны тела матери. К примеру, детёныши моржей предпочитали держать мать с левой стороны, приближаясь к ней как сзади, так и спереди. То есть, предпочтение проявлялось вне зависимости от того, какой стороной тела мать была ориентирована к детёнышу. Специфичность латерализации была проверена на примере одичавших лошадей. Выбирая с какой стороны обходить крупные препятствия (неодушевлённые предметы), жеребята не проявляли одностороннего предпочтения.

Односторонние предпочтения в пространственном расположении относительно какого-либо стимула обычно отражают неравноценное использование полей зрения левого и правого глаз, обусловленное межполушарной асимметрией, что подтверждено многими исследованиями на различных видах позвоночных (Rogers et al., 2013). Выявленная в настоящей работе тенденция в расположении детёнышей, по всей вероятности, отражает предпочтение детёнышей использовать поле зрения левого глаза (по крайней мере, его внешнюю часть) и, следовательно, правое полушарие при восприятии матери. Такое заключение согласуется с результатами других исследований латерализованного социального поведения. Наблюдения за детьми в повседневных ситуациях (в школе и на игровой площадке) показали, что приближаясь к взрослому, ребёнок чаще располагается так, чтобы взрослый оказался с левой стороны (Forrester et al., 2014). Результаты работы демонстрируют, что человек — лишь один из многих видов, для которых характерна латерализация материнско-детских взаимоотношений. Так как правое полушарие точнее и быстрее осуществляет многие типы социальных реакций (Rosa Salva et al., 2012), обнаруженная латерализация, вероятно, обеспечивает детёнышам оптимальное восприятие социальной информации, исходящей от матери.

*Работа выполнена при поддержке РФФ (грант № 14-14-00284) и СПбГУ (НИР 1.42.508.2013).*

## Секция ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

### Устные доклады

#### ПАЛЕОФИТОЦЕНОЛОГИЯ: ПРОБЛЕМА СТАНОВЛЕНИЯ

Афанасьева Н. Б.

*Череповецкий государственный университет, кафедра биологии,  
Россия, Череповец, 162600  
E-mail: astnat@yandex.ru*

Палеофитоценология — находящийся в процессе становления раздел науки о растительности. Его задачи связаны с восстановлением истории фитоценозов, с попытками подойти к описанию реконструированного растительного покрова прошлого, используя понятийную базу современной фитоценологии. Истоки этого направления лежат в работах геоботаников середины-конца XX века, обратившихся к прямым методам изучения истории растительного покрова — В. Н. Сукачева, С. Н. Тюримова, Н. А. Березиной и др.

Главная особенность изучения растительности прошлого по сравнению с современной состоит в том, что исследователя интересует объект уже не существующий, и поэтому к нему не могут быть применены традиционные методы прямого наблюдения и эксперимента. На передний план выходит метод реконструкции, обязанный особой разнообразности конструирующей способности сознания. Объективной предпосылкой познания прошлого является наличие сохранившихся от него разнообразных следов — исторических источников, но вместе с тем, серьезной проблемой остается их неполнота. Известно, что только часть информации о стадиях изменений объектов фиксируется прямо, часть — разным образом искажается, и часть утрачивается навсегда, что ставит непреодолимую преграду перед полнотой и однозначностью исторических реконструкций (Ракитов, 1982; Мейен, 1984 и др.).

В процессе восстановления истории растительности приходится разными способами восполнять неполноту источников, и по существу, потом уже иметь дело не с самой растительностью прошлого, а со специфическими фактами, являющимися реконструкциями феноменов прошлого по остаткам. При этом, реконструируя факты, исследователь действует в соответствии со своими представлениями и аспектами исследования: сортирует и группирует следы, объясняет их, устанавливает эмпирические закономерности и строит теоретические модели. На геоботаническом материале еще в 1935 г. на это обратил внимание В. В. Алехин, который писал, что карта восстановленной растительности строится на основании уже имеющихся теоретических представлений с использованием приемов интер-, транс-, экстраполяции. Таким образом, и результат, и процесс восстановления истории растительности являются интерпретациями, так как зависят от наших установок и представлений о растительном покрове и его изменениях (Brzeziec et al., 1993 и др.). В этой связи возникает ряд сложных методологических проблем. Если факт, его объяснение и даже сбор данных изопрённо опосредованы теорией, если познание прошлого требует реконструирующей активности исследователя, то, как и насколько возможна полная и точная реконструкция минувшего?

Опыт исторического познания убеждает в существовании специфической проблемы восстановления прошлого, которая дает себя знать и в сфере традиционной истории, и в науках, изучающих эволюцию естественных систем (Черняк, 1986; Ильин, 1994 и др.). Так, в теории исторических реконструкций нет единой точки зрения на место реконструированного факта в познании. Обширная литература по теории истории касается, в основном, истории общества и рассматривает очень специфические вопросы — от подлинности документов до необходимости «вчувствования в контекст эпохи». А в биологии, по С. В. Мейену (1990), описываются не связанные единой нитью многочисленные критерии, носящие характер общих предостережений, проблема же полноты реконструкций сводится к указаниям, что они должны быть полнее, а достоверность их увеличится при учете всех критериев. Таким образом, речь должна идти о возможностях определить критерии полноты и точности реконструкций, назвать отвечающие им принципы и методы установления исторических фактов. Необходима постоянная рефлексия над тем, что и как получается

в палеоэкологических исследованиях, каковы источники возможных ошибок. Без этого палеофитоценолог оказывается обречён либо на минимальную реконструкцию, либо на отказ от попытки восстановления истории растительности, как заведомо обречённой на субъективизм.

Тему выявления принципов реконструкции истории природных объектов детально разрабатывал С. В. Мейен. Им был выделен ряд принципов исторических реконструкций (типологических экстраполяций, процессуальных реконструкций, мероно-таксономического несоответствия и др.). Традиционно палеоботаник неявно опирается на тождество современной и прошлой растительности, сохранившиеся остатки гомологизирует с современными элементами и по аналогии восстанавливает недостающее, не принимая во внимание критику возможностей суждений по аналогии, представленную в науковедческих работах.

Реконструируя историю растительности, исследователь выбирает элементы растительности прошлого по их следам, указывает таксоны, к которым они принадлежат, подтверждает заключение другими признаками, локализует полученное в пространстве и времени. Все это предполагает реконструкцию палеоокружения, основанную на дефектном палеоматериале. При этом, поскольку неполнота следов прошлого является следствием закономерных процессов жизни и осадконакопления, она сама должна быть предметом исследования.

Разбирая следы прошлого, палеофитоценолог выделяет условно-дискретные сообщества, при классификации которых на палеоматериал проецируются подходы практической геоботаники. Палеофитоценозы характеризуются неполным флористическим списком с процентами участия таксонов, а при интерпретации определяющее значение придается доминантам. Другие признаки фитоценозов, фигурирующие в палеофитоценологических интерпретациях, обычно косвенно выводятся из флористического состава по современным аналогам. Иногда есть возможность исследовать их специальными палеоботаническими методами: мозаичность болотной растительности — ботаническим анализом торфа, фенологический аспект — по остаткам растений в копролитах. Часть признаков, например, сезонная изменчивость, невосстановима. Для суждения о растительности прошлого необходимы также данные о комплексах фитоценозов и их размещении. Часто требуется осветить экологическую

приуроченность, степень редкости, сукцессионное положение фитоценозов, а также факторы, поддерживающие это и нарушающие. Специфика изучения палеорастительности делает существенной опору на косвенные сведения о среде, поэтому в обоснование восстановленной истории растительности входит разбор большого комплекса неботанических признаков (стратиграфия и т.п.). При этом мера независимости получающихся ботанических выводов от суждений других наук (палеогеографии, геологии) — требующий обсуждения вопрос.

Таким образом, восстановление истории растительности — это не пассивное чтение палеолетописи, а активная деятельность по реконструированию прошлого. Она опирается на специфические подходы, возможности и последствия применения которых должны быть явно определены формирующейся палеофитоценологией.

## БИОГЕОГРАФИЯ СИБИРСКОГО ОСЁТРА *Acipenser baerii* Brandt

Барминцева А. Е.<sup>1,2</sup>, Мюге Н. С.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Россия, Москва, 107140

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: bae69@mail.ru

Сибирский осётр *A. baerii* (Brandt, 1869) является потамодромным видом, широко распространённым во всех крупных реках Сибири от Оби до Колымы, а также в оз. Байкал.

Описан этот вид Брандтом из рек Обь и Лена, позднее Никольским описан отдельный вид — узкорылый осётр *A. stenorhynchus* из реки Енисей и его байкальская форма *A. stenorhynchus* var. *baikalensis*. В последующие годы проводились многочисленные ревизии, в результате в настоящее время принято деление сибирского осетра на три подвида — *A. b. baerii* (Обь-Иртышский бассейн), *A. b. stenorhynchus* (реки Енисей, Лена, и реки к востоку от Лены до р. Колымы и Индигирка) и *A. b. baikalensis* (оз. Байкал и впадающие в него реки Селенга и верхняя Ангара). Дальнейшее изуче-

ние сибирского осетра показало значительную внутрипопуляционную морфологическую изменчивость при отсутствии выраженных отличий между осетрами Оби, Енисея и Лены, что послужило основанием распространённого мнения о необоснованности выделения подвидов. Эти данные были подтверждены изучением полиморфизма мтДНК: при выявленной изменчивости по участку контрольного региона, показано отсутствие изменчивости по «баркодинговому участку» гена COI.

Целью настоящей работы является анализ природного генетического полиморфизма мт и ядерной ДНК сибирского осетра на основании материала, собранного по всему ареалу его обитания.

Была исследована 151 особь из пяти природных популяций сибирского осетра — бассейнов рек Обь (и приток Оби р. Иртыш), Енисей, Лена, Колыма и озера Байкал. Сборы материала были проведены в течение 2004—2015 гг.

Нами исследованы последовательности контрольного региона мтДНК длиной 685 п.н. Выявлено 50 различных мт гаплотипов, из которых 7 являются общими для разных популяций (двух—четырёх), остальные представлены только в одной.

В Обско-Иртышской популяции выявлено 27 гаплотипов (22 уникальных и пять общих). Енисейская популяция характеризуется 11 гаплотипами — 8 уникальных, 3 общих; Ленская популяция характеризуется 18 гаплотипами (16 уникальных, 2 общих); Колымская популяция представлена только двумя гаплотипами и оба являются общими для других популяций. В Байкальской популяции выявлен 21 мтДНК гаплотип, из них 14 уникальны для данной популяции, а семь — общие со всеми популяциями сибирского осетра, что позволяет предположить историческую связь современной популяции озера Байкал со всеми исследованными нами популяциями.

Все популяции значимо отличаются друг от друга по критерию  $F_{ST}$  за исключением Обь-Иртышской и Байкальской. Попарные межгаплотипные дистанции свидетельствуют о пониженном генетическом разнообразии популяции р. Колымы, в то время как наибольшее значение дистанций между гаплотипами в популяции оз. Байкал.

Исследование генетической структуры сибирского осетра с применением микросателлитных маркеров указывает на отсутствие мажорных

диагностических аллелей, специфичных для какой-либо из природных популяций. В тоже время результаты assignment test (Structure), указывают, что популяции имеют значимую дифференциацию между собой, хотя распределение выборок по группам не соответствует принятому делению этого вида на оз. Байкал и бассейны сибирских рек — Обь-Иртышский бассейн, Енисей, Лена и Колыма.

Четко обособленные популяционные кластеры образуют ленская, обь-иртышская популяция, также в отдельный кластер обособляется популяция р. Колымы, а особи из р. Енисей и оз. Байкал начинают разделяться на два кластера, не соответствующие популяционной принадлежности, что говорит о недостаточной генетической дифференциации популяций Байкала и Енисея.

Предыдущие исследования мтДНК показали, что сибирский осётр образует близкородственный кластер с такими видами как русский, адриатический и персидский осетры и имеет понто-каспийское происхождение. Миграция из каспийского в арктический бассейн (по данным анализа гена CytB — в начале миоцена) привела к вселению предков сибирского осетра в реки арктического бассейна и, с тех пор сибирский осётр сформировался как вид, четко отличающийся от русского осетра, как по морфологическим признакам, так и по эколого-биологическим характеристикам.

По результатам исследования мтДНК, можно предположить, что наиболее часто встречаются гаплотипы, оставшиеся со времён заселения бассейна реки и участвовавшие в формировании новой популяции, а редкие — это результат накопления мутаций после того, как популяция была основана. Это свидетельствует об эффекте бутылочного горлышка: резком снижении численности предковой популяции сибирского осетра и последующем демографическом росте в условиях отсутствующего (или сильно ограниченного) потока генов. Эта гипотеза подтверждается тем фактом, что все выявленные массовые гаплотипы являются общими и встречаются в двух и более популяциях.

Исследование мтДНК показало, что Байкальская популяция сибирского осетра, единственная из всех, несёт полный набор предковых мт гаплотипов и, следовательно, с большой вероятностью, является наиболее старой из всех природных популяций. Можно предположить, что



в один из периодов максимума оледенения Байкал являлся рефугиумом для сибирского осетра, который потом вновь распространился в основные сибирские реки через крупные послеледниковые озера, возникавшие в конце ледникового периода за счёт подпруживания ледниковым щитом текущих на север сибирских рек. Тогда же происходил и перелив этих озёр в бассейн Аральского и Каспийского морей, что могло привести к обратному вселению этого вида в бассейн Каспия, гибридизацией с каспийской популяцией русского осетра. Эта гипотеза объясняет происхождение так называемого *baerii*-like гаплотипа, встречающегося в настоящее время у 30 % особей русского осетра в каспийской популяции и практически отсутствующего в Чёрном и Азовском морях.

Исследование генетического полиморфизма популяции р. Колыма, самой восточной из исследованных нами популяций, привело к несколько неожиданному выводу. Ранее представлялось, что заселение р. Колыма сибирским осетром наиболее вероятно происходило из бассейна р. Лена, на основании морфологического сходства и географической близости. Однако, проведённый анализ не выявил схожести колымской и ленской популяций ни по митохондриальным, ни по ядерным маркерам. Популяция Колымы имеет наиболее массовым гаплотип, который встречается в оз. Байкал, но не в р. Лена. Анализ попарных расстояний ( $F_{ST}$ ) по микросателлитным маркерам также не выявляет близости популяций Колымы и Лены, анализ главных компонент располагает самую восточную популяцию скорее с популяциями Байкала и Енисея, но не с соседним бассейном реки Лена. Эти данные свидетельствуют о независимом заселении бассейнов рек Лена и Колыма из общего рефугиума.

Несмотря на то, что систематика сибирского осетра относит популяции оз. Байкал и р. Енисей к разным подвидам (байкальский и узкорылый осетры), нам не удалось выявить достоверных генетических различий между этой парой популяций. Это может объясняться существовавшей до последнего времени возможностью миграции осетров из оз. Байкал вниз по р. Ангаре до р. Енисей, и вероятно, существовавший, несмотря на различия в биологии байкальской и Енисейской популяции, поток генов.

В результате проведенного исследования показано, что сибирский осетр представлен генетически хорошо различающимися группировками, соответствующими гидрографическим бассейнам — Обь-Иртышская,

Байкало-Енисейская, Ленская и Колымская популяции. При получении и выпуске молоди сибирского осетра для искусственного воспроизводства, необходимо учитывать популяционную принадлежность производителей.

## **РОЛЬ БИОТЫ В РАЗВИТИИ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ПРИМЕРЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

**Дмитриев П. П.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,*

*Биологический факультет, Россия, Москва, 119991*

*E-mail: ppd@pisem.net*

Существенная роль биоты в формировании современных экосистем очевидна, хотя конкретные механизмы её воздействия и общие направления развития экосистем в этом плане практически не обсуждаются. Априори понятно, что биота определяет многообразные прямые и косвенные взаимосвязи организмов. Результатом этих отношений являются взаимоадаптации организмов друг к другу и связанное с этим видообразование. Ботаники, видимо, первыми обратили внимание на важную роль эдификаторов сообществ, введя сначала общий термин «фитосфера» (Быков, 1957), а потом более усложненный — фитогенное поле (Уранов, 1965). По-видимому, их можно рассматривать полем взаимодействия растений и окружающей среды, косной, биокосной и биологической. Примеров такого влияния растений на все компоненты экосистем можно назвать много, начиная от выветривания коренных пород (камнеломка), изменения экологических условий почв (микроклиматических условий, механической структуры, мульчирование) до развития растительных сообществ (прорывы полога, подкроновые группировки и др.). Тем не менее, конкретных исследований в плане развития, как структуры растительного покрова, так и экосистем мы не видим. То же относится и к средообразующей деятельности зверей, которой в нашей стране посвящен ряд монографий. Общераспространенно мнение, что эта деятельность ведет к возникновению пятнистости почвенного и растительного покровов, которая рассматривается как флуктуация и нивелируется впоследствии в результате сукцессий.

Изучая роль млекопитающих, прежде всего, активных землероев, мы выделили две основные формы развития экосистемы: по вертикали и по горизонтали. Под вертикальной структурой экосистемы, вернее, геосистемы (Сочава, 1978), мы понимаем всю вертикаль почвенного профиля, от коренных пород до подстилки, и все ярусы почвенной и наземной экосистемы. Горизонтальная структура определяется мозаичностью и комплексностью наземных сообществ.

Для участков экосистем, локализирующих жизнедеятельность зверей, был предложен термин **зоофитохора** (ЗФХ; Гуричева, Дмитриев, 1977, 1983; Дмитриев, Гуричева, 1978, 1983). В пределах ЗФХ под влиянием зверей, единичной особи, семьи, популяции или группы популяций, происходят относительно самостоятельные экологические процессы. Соответственно выделяют иерархию ЗФХ (элементарные, узловые, ЗФХ одновидовых или многовидовых поселений, покровные), типизация которых была разработана на примере роющей деятельности зверей в степных экосистемах Монголии.

Почти все млекопитающие открытых ландшафтов роют норы. Они разнообразны по назначению, по длине подземных ходов, глубине, объёму ёмкостей, площади занимаемой поверхности, величине и форме ходов и камер, по объёму выброшенного на поверхность материала, по относительному возрасту и по типу использования. Нора может быть малозаметной или, напротив, резко контрастировать с окружающим ее фоном. Последнее наиболее ярко проявляется в открытых ландшафтах пустынь, степей, пампас, прерий и тундр, особенно там, где развитие экосистем сдерживают жесткие лимитирующие факторы, геологические, климатические, антропоические и другие.

Важнейшим фактором развития вертикальной структуры экосистем является **зоологическое выветривание** (Дмитриев, Шауер, 1987), которое складывается из прямого выноса на поверхность камней и интенсификации на норах млекопитающих обычных механизмов выветривания коренных пород. В результате в элювии или в элюво-делювии коренных пород образуются своеобразные воронки, заполненные корой выветривания, вовлекаемой в процессы почвообразования. В пределах ЗФХ формируется своя почва, так называемый **зоопедон** (Дмитриев, Худяков, Лим, 1991), характеризующийся определенным экологическим режимом

(водным, воздушным, температурным и пр.), сложнейшим сообществом растений и животных. Общие направления развития почвы в пределах ЗФХ следующие: рост мощности почвенного профиля, увеличение содержание гумуса, углубление карбонатных горизонтов, увеличение доли мелкозема и т. д. Следовательно, зоопедон отличается от фоновой почвы не простым нарушением генетических горизонтов и зоопедотурбацией, так часто упоминаемой в литературе, а развитием всего почвенного профиля, т.е. формированием новой более продвинутой в развитии почвы.

Важнейшим фактором развития экосистемы является рост почвенного профиля не только вниз (выветривание, интенсивность почвообразования), но и вверх за счёт **зоологического осадконакопления** — включение в почвообразовательные процессы выброшенной зверьками на поверхность коренной породы (Дмитриев, 1988).

Формирование положительного и отрицательного нанорельефа на норах происходит не только путём выноса на поверхность грунта из нор, но также за счёт его денудации, ветровой и водной эрозии, а также за счёт золово-фитогенного осадконакопления. На сусликовинах и сурчинах при наличии уплотнённых (щебнем или цементирующим суглинком) поверхностных горизонтов формируются крупные бугры по типу **мима-бугров** (mima mounds, известных для американских и африканских ландшафтов; Dalquest, Scheffer, 1942; Сох, 1984 и др.). На наш взгляд, сусликовины и сурчины отличаются от мима-бугров усложнением рельефа, прежде всего, наличием и отрицательных форм рельефа. Образование наряду с буграми западин в поселениях сусликов приводит к резкому изменению гидрологического и солевого режима и формированию трехчленного комплекса. Рельеф приобретает серьёзные масштабы при интенсификации золового осадконакопления, связанного с развитием на норах специфической растительности (крупнодерновинные злаки, кустарники), задерживающей песок. Эффект усугубляется особенно в местах эрозии, прежде всего из-за перевыпаса скота (Дмитриев и др., 1982).

Классификация ЗФХ и их анализ приводит к пониманию определенных направлений в развитии экосистем. Уже сейчас можно выделять их на основе определенных экологических рядов сообществ с соответствующими ЗФХ поселений млекопитающих. Так мы приводим примеры развития степей: петрофитные варианты степей à разнотравно-

мелкодерновиннозлаковые степи à луговые разнотравные (и разнотравно-ковыльные) степи à луговые кустарниковые степи. Структура биогеоценотического покрова степей оказалась универсальной характеристикой экосистемы, свидетельствующей об ее происхождении, современном состоянии, стадии трансформации, о состоянии её основных компонентов, о степени антропоической нарушенности (Храмцов, Дмитриев, 1993; Дмитриев, 2006).

ЗФХ, следовательно, можно рассматривать в качестве единицы развития экосистемы. В её пределах сообщество претерпевает ряд циклических или необратимых изменений, связанных с историей населения. По существу, мы имеем дело с различными стадиями как первичных, так и вторичных сукцессий. Конечной стадией развития является характерный для данной природной зоны и для данного типа зоологического воздействия эдафический климакс (термин Одума, 1975), он может присутствовать наряду с другим эдафическим климаксом, представленным фоновым сообществом, в меньшей степени затронутым деятельностью зверей. Наличие на одной территории двух и более эдафических климаксов определяет комплексность биогеоценотического покрова.

## ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ УТИНЫХ (AVES, ANSERIFORMES) ЕВРАЗИИ В КАЙНОЗОЕ

Зеленков Н. В.

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,  
Россия, Москва, 117647*

*E-mail: nikita.zelenkov@gmail.com*

Утиные — характерный компонент современных и позднекайнозойских фаун позвоночных. Древнейшие представители кроновой группы Anatidae (т. е. клады, включающей ныне живущих представителей) известны начиная с олигоцена (25 млн лет); в неогене (миоцен — плиоцен) утиные становятся весьма обычны в палеонтологической летописи, их остатки часто многочисленны в птичьих местонахождениях этого периода. По сути, утиных можно считать такой же характерной неогеновой группой животных, как гоминид, лошадей или оленей из млекопитающих.

Относительно богатая палеонтологическая летопись утиных позволяет выделять основные этапы эволюции этой группы. В раннем олигоцене Евразии утиные представлены довольно примитивным подсемейством Romainvillinae, среди которых известны довольно крупные (с гуся) формы. Уже в раннем миоцене (около 20 млн лет) известное разнообразие утиных было достаточно велико: множество форм примитивных уток и гусей раннемиоценового возраста описано в основном из Евразии, обеих Америк, Новой Зеландии. Древнейшие сообщества утиных Евразии происходят из ранне- и среднемиоценовых местонахождений Западной и Центральной Европы; новые фауны этого возраста теперь известны из Монголии и Прибайкалья (остров Ольхон). В Европе раннемиоценовые утиные представлены, в основном, ископаемым родом *Mionetta*, близкие родственники которого известны также из отложений конца олигоцена-начала миоцена Африки, Австралии, Новой Зеландии и Северной Америки. Предполагаемое некоторыми авторами сближение *Mionetta* с современными Охуринае представляется крайне спорным. К среднему миоцену *Mionetta* и близкие формы практически исчезают из летописи и известны только из позднего миоцена Южной Америки, где они могли сохраниться как реликты. Изучение новых материалов из Азии показывает, что сообщества утиных раннего неогена имели в целом довольно однородный таксономический состав в умеренных широтах Евразии. Так, в Монголии и в Прибайкалье найдены те же роды уток, что присутствуют и в среднем миоцене Германии и Франции (некоторые из них также и в Северной Америке). Эти утки представлены ныне вымершими родами различных филогенетических линий. Примечательно, что в континентальных фаунах среднего миоцена Евразии представлено значительное число нырковых предположительно животоядных таксонов (*Protomelanitta*, *Nogusunna*, *Sharganetta*), по-видимому, близких современным Mergini (некоторые представители иногда относятся к современным родам Mergini). Из Монголии и Прибайкалья также известно значительное разнообразие предположительно не ныряющих уток (*Mioquerquedula*, *Chenoanas*), которые также известны из Западной Европы. Уже с раннего миоцена в фаунах Азии присутствуют формы, сходные с современными Aix. Все крупные утиные среднего миоцена Евразии (жизненная форма гуся), по-видимому, относятся к кладе Tadorninae. Некрупные Tadorninae,

очень похожие на современных *Tadorna*, также обычны в летописи начиная со среднего миоцена. В позднем миоцене на обширных пространствах Евразии происходит аридизация климата и общее похолодание. Сообщества околородных птиц существенно меняются: исчезают примитивные ранне- и среднемиоценовые роды, зато появляются представители *Anas* s.l. *Tadorninae* исчезают из летописи, зато появляются *Anserini* и *Cygnini*. Характерно исчезновение в континентальных отложениях примитивных нырковых уток, схожих с *Mergini*, и их замена представителями современного рода *Aythya*. Как показывает североамериканская летопись, именно с позднего миоцена представители клады *Mergini* начинают активно осваивать морские местообитания, что, по-видимому, связано с задокументированным для этого времени ростом продуктивности мирового океана. Плиоценовый и раннеплейстоценовые этапы эволюции сообществ утиных Евразии пока остаются очень слабо изученными.

## ПРИВЕДЕНИЕ В СИСТЕМУ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ «БИОЦЕНОЗ», «СООБЩЕСТВО», «ЭКОСИСТЕМА» НА ОСНОВЕ ПРИНЦИПИАЛЬНОГО РАЗЛИЧЕНИЯ ПОНЯТИЙ «ОСОБЬ» И «ОРГАНИЗМ»

Кондорский Б. М.

НПФ «Синбиас», Донецк, Украина

E-mail: bmkbox@mail.ru

Понятия «особь» и «организм» обычно используются как синонимы. Однако мы считаем, что эти две категории необходимо различать. У позвоночных особь и организм являются двумя гранями, двумя системами в рамках конкретного индивидуума. Для данной ситуации понятие системы, которое обычно ассоциирующее с будильником, не подходит. Организм следует воспринимать как термодинамическую, биохимическую, биомеханическую систему. Функциональные адаптации на уровне организма как термодинамической системы носят ситуативный характер, связанный с действием физических факторов. Основу функционирования организма составляет обмен веществ и энергии. Элементарным организмом в чистом виде является клетка.

Особь является носителем видовых признаков и адаптаций. Поведение, в собственном смысле этого слова, характерно для особи. Для индивидуума как организма присущи только таксисы. У беспозвоночных обычно имеет место своеобразное разделение особи и организма. Бабочку (имаго) чешуекрылых можно воспринимать как особь, хотя она и является одновременно организмом. Но гусеницу можно и нужно рассматривать только как организм.

Особь является элементом популяции. Т.е. популяция состоит только из особей, а не организмов. Популяция есть форма существования вида. Именно существования, а не видообразования. Позвоночные образуют популяции именно в качестве особей, а не организмов.

Разделение категорий «особи» и «организма» позволяет привести в систему такие понятия как «биоценоз», «сообщество», «экосистема», которые довольно часто используются как синонимы. Найти для каждого из них своё место.

Для примера возьмем ранневесенний комплекс листогрызущих чешуекрылых на дубе черешчатом *Quercus robur* (L.) и скальном *Quercus petraea* (Matt.) Севера Молдавии, изучением которого в своё время занимался автор. Объедание дуба черешчатого (3-4 генерации порослевого возобновления) в этом регионе происходило практически каждый год (в той или иной степени) в период распускания листьев. Было выявлено около 30 видов листоверток, пядениц, совков.

Комплекс видовых популяций ранневесеннего комплекса можно рассматривать как исторически сложившийся биоценоз. В отдельных урочищах и по годам соотношение видов могло различаться, но сути это не меняло. В данном случае элементом биоценоза является не вид, а именно видовая популяция.

В Татарии (Среднем Поволжье) также присутствовал ранневесенний комплекс, представленный листовертками, пяденицами, совками (совпадавший с молдавским по большинству видов). Но он, за исключением небольших, локальных вспышек дубовой листовертки, ничем себя не проявлял. Хотя речь также шла о лесостепной зоне и урочищах, состоящих из порослевого дуба черешчатого.

Существенные различия между региональными (географическими) популяциями можно проследить на примере непарного шелкопряда



*Lymantria dispar* (L.). Основной кормовой культурой этого вида является дуб черешчатый. Но на Южном Урале это место занимает береза, в Средней Азии — дикорастущие плодовые, а в Сибири — хвойные породы. Здесь кардинальные изменения претерпел не только обмен веществ, но и поведение бабочек при откладке яиц. При этом исследования показали, что отсутствуют различия между молдавской и сибирской популяциями не только касаясь видовых диагностических признаков, но и репродуктивной изоляции. Т. е. и в Молдавии и в Сибири обитает один и тот же вид *L. dispar*.

В рамках отдельного дерева (его кроны) мы имеем питающихся и взаимодействующих между собой в соответствии с эффектом плотности гусениц, представляющих совокупность организмов. Подобного рода систему (элементом которой является организм) можно назвать сообществом. При этом эффект плотности наблюдался вне видовой принадлежности гусениц и проявлял себя только в процессе их питания. В свою очередь, на уровне имаго (бабочек) нет эффекта плотности, нет прямой конкуренции.

Именно между организмами наблюдается конкуренция за пищевой ресурс, а не между видовыми популяциями в рамках биоценоза. Автором была установлена закономерность, что если выход гусениц ранневесеннего комплекса совпадал со стадией почки листьев дуба, то гусеницы непарного шелкопряда (регулярно дававшего здесь вспышки численности) могли оказаться без пищевого ресурса. Это приводило к подавлению вспышек непарного шелкопряда в отдельных урочищах. Т. е. получалась конкуренция между многовидовым сообществом ранневесеннего комплекса и одновидовым сообществом непарного шелкопряда.

В случае вспышек численности обычно говорят о динамике популяции. Однако это не совсем корректно. Элементом популяции является особь. Изменения же численности затрагивает гусениц как организмов. Здесь правильнее говорить о динамике сообщества, а не популяции.

Установлено, что вспышка численности интенсифицирует круговорот веществ, оптимизирует структуру лесного насаждения. В данном случае именно функциональную деятельность гусениц можно рассматривать в качестве элемента насаждения (его круговорота веществ и энергии) как экосистемы. В то же время в насаждениях из дуба скального объединения не наблюдалось, хотя там существовали популяции и непарного шелкопряда, и основных видов ранневесеннего комплекса. Но только как

элементы биоценоза. Насаждения этого дуба имели естественную, природную структуру, видную даже «невооруженным взглядом», и не было «потребности» в её оптимизации.

В публикациях часто можно встретить, что популяции того или иного вида являются элементом экосистемы. Однако в лесостепи один лось приходится на несколько небольших урочищ. Но если в качестве элемента экосистемы мы будем рассматривать поедание им древесно-кустарниковой и травянистой растительности, то всё станет на свои места. Здесь можно говорить о функциональных нишах экосистемы, которые занимают относительно небольшое количество видов. Например, тот же лось. Непарный шелкопряд формирует функциональную нишу только в период вспышки численности. Эта ниша принципиально отличается от видовой в рамках биоты.

Экосистема, в отличие от биоценоза как совокупности видовых популяций и сообщества как совокупности отдельных организмов, является чисто функциональной системой, в основе которой лежит круговорот веществ и энергии.

## **СТАЗИС, ЦИКЛИЧНОСТЬ И ПРЕРЫВИСТОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ БОЛЬШИХ ЭКОСИСТЕМ: МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ**

**Лихошвай В. А.<sup>1,2</sup>, Хлебодарова Т. М.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090*

<sup>2</sup> *Новосибирский национальный исследовательский государственный  
университет, Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: likho@bionet.nsc.ru*

Характерной особенностью палеонтологической летописи Земли является явление постоянства разнообразия живых организмов (стазис) в докембрии (старше 550 млн лет), которое в фанерозойскую эпоху (последние 500 млн лет) приобретает циклический и прерывистый характер, периодически сопровождающийся глобальными вымираниями. Причины, лежащие в основе данных явлений до сих пор не ясны. Мы представля-

ем математическую модель эволюции больших экосистем и показываем, что документированные факты стазиса, цикличности и прерывистости можно объяснить действием всего нескольких фундаментальных законов функционирования живых экосистем, как систем динамических, нелинейных, саморазвивающихся и диссипативных. К ним относятся тип размножения, мутационная изменчивость и эволюционный отбор наиболее приспособленных организмов к условиям обитания. Мы показываем, что преобладание в экосистеме бесполого типа размножения приводит к явлению стазиса, а преобладание полового типа размножения, требующего встречи двух особей, порождает цикличность и прерывистость.

## **ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ НА ЭВОЛЮЦИЮ СООБЩЕСТВ КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В КОНТЕКСТЕ ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВЫСШИХ НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ**

**Мосягина А. Р., Хабибуллин Р. Д.**

*Нижегородская областная общественная организация  
«Компьютерный экологический центр»,  
Россия, Нижний Новгород, 603005  
E-mail: asya.mosyagina@gmail.com*

Долговременная эволюция экосистемы формируется под влиянием аллогенных (геологических или климатических) и автогенных процессов (Одум, 1975).

Есть два подхода к изучению влияния изменения климата на трофические взаимодействия. Первый подход заключается в том, чтобы проверить взаимодействия между длительными (по времени) или широкими (в пространстве) наборами данных и абиотическими данными (обычно метеорологическими), которые представлены в том же ключе — либо по времени, либо в пространстве. Значения элементов — это результат всех взаимодействий между компонентами окружающей среды. Проблемы этого подхода в том, что в будущем могут появиться новые комбинации, которые не учитываются в этих исследованиях.

Второй подход — это моделирование взаимодействий на основе эксперимента, который должен включать в себя новые условия, ожидаемые в будущем. Проблема заключается в огромном количестве взаимодействий и сложности предсказания, какому из них надо уделить больше внимания.

В исследованиях такого рода должны быть приоритетными следующие вопросы:

Как температура и концентрация углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) влияют на фенологию и распространение видов?

Какова относительная скорость адаптации к изменению климата? Как это происходит — через изменение подходящего генотипа или через эволюцию возможных фенологических сигналов на разных трофических уровнях?

Могут ли функциональные группы организмов определяться на основе их ответов на изменение окружающей среды? И могут ли эти группы быть использованы для предсказания вероятностной степени разделения текущей структуры сообщества для предсказанных условий окружающей среды? Как изменения в синхронизации взаимодействий повлияют на динамику популяций?

Увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  приводит к уменьшению листового азота и к увеличению содержания углевода и фенолов в листьях. Некоторые листья могут стать «более вкусными» или «менее вкусными» для листоедов.

Существует очень немного исследований, которые изучают это влияние ассоциаций между трофическими уровнями в пространстве и во времени. Такие ассоциации могут быть нарушены, если увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  по-разному влияет на развитие отношений растения и связанного с ним насекомого. При увеличении концентрации  $\text{CO}_2$  изменяется время развития насекомых.

При увеличении концентрации  $\text{CO}_2$  время цветения растения может наступать раньше или позднее в зависимости от вида растения. Это может приводить к нарушению фенологии растения и их опылителей. Изменение температуры также влияет на нарушение синхронизации пары насекомое-растение. Температура и её изменение влияет на синхронизацию, которая определяется количеством морозных или тёплых дней.

Влияние изменения температуры на пространственную структуру выражается в миграции растения или насекомого вследствие потепле-

ния. Получается так называемый климатический конверт.

Таким образом, целью нашей работы является проследить, как меняется фауна высших ночных чешуекрылых в таёжных экосистемах Керженского заповедника в ответ на изменение погодных условий.

Материалом послужили собственные сборы высших ночных чешуекрылых в Керженском заповеднике в течение 2003—2016 годах.

В Керженском заповеднике в 2015 году было выявлено 320 видов. Из них дополнительными к списку видов бабочек Керженского заповедника (Мосягина, 2014) оказались 100 видов. Часть из этих видов были указаны ранее для территории Нижегородского Заволжья (Четвериков, 1993). Кроме того, большая доля «новых» видов имеют более южное распространение. Это такие виды как *Noctua orbona*, *Heliothis peltigera*, *Eucarta virgo*, *Isturgia arenacearia*, *Venusia blomery*, *Scopula emutaria* и некоторые другие. Это свидетельствует о продвижении южных видов на северные территории, то есть расширении границ ареалов, что, возможно, является следствием глобального изменения климата.

Анализ сезонной динамики аспектов видов высших ночных чешуекрылых сезона 2015 года показывает, что виды расширяют свои фенологические сроки лёта.

Наличие весенних видов в середине лета и осенью говорит о том, что эти виды имеют частичное второе поколение. Большая доля среднелетних и позднелетних видов в конце мая свидетельствует об увеличении сроков лёта. Таким образом, особенности сезонных различий сглаживаются. Это напрямую свидетельствует об изменении климатических условий.

Прежде всего, отметим, что бабочки раннелетнего аспекта, такие как *Hypomecis roboraria*, *Abrostola tripartita*, *Paradiarsia clavipalpis* встречаются на протяжении всего лета. Большая доля бабочек раннелетнего аспекта во второй половине лета может свидетельствовать о том, что их появление регулируется температурой. То есть при стабильно держащейся высокой температуре происходит интенсификация жизненного цикла. Наличие бабочек позднелетнего аспекта (*Cosmotriche lobulina*, *Laspeyria flexula*, *Chloroclista citrata*) в начале лета говорит о возможном кумулятивном механизме температурной регуляции их появления. То есть на их появление влияет количество дней с температурой, выше какого-то определённого значения.

Также раньше на одну декаду по сравнению с данными 2003—2006 годов (Мосягина, 2006), начинают летать бабочки среднелетнего аспекта (*Xestia triangulum*, *Xanthorhoe fluctuata*, *Herminia tarsicrinalis*, *Agrotis exclamationis*).

В результате работы было выявлено 500 видов ночных макро-чешуекрылых, из которых около 10 % имеют более южные ареалы и они появились в течение последних 3–5 лет. Также был отмечен сдвиг фенологических сроков лёта в сторону расширения. Такие результаты являются вполне закономерной тенденцией в реакции видов на изменение климата.

## БИОГЕОГРАФИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ОСЕТРОВЫХ

Мюге Н. С., Барминцева А. Е.

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного  
хозяйства и океанографии, Россия, Москва, 107140

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334  
E-mail: [mugue@mail.ru](mailto:mugue@mail.ru)

Мировая фауна отряда осетрообразных насчитывает 25 видов и делится на два семейства — веслоносы и осетровые. Хотя осетровые считаются одной из наиболее древних и примитивных групп позвоночных, они до недавнего времени являли пример успешного сосуществования с костистыми рыбами, находясь на вершине пищевой пирамиды и обладая большой эволюционной и адаптивной пластичностью. Однако браконьерство и нарушение местообитаний привели к тому, что начиная с начала XX века численность большинства популяций осетровых значительно снизилась и за редким исключением продолжает снижаться в настоящее время, приведя к полному вымиранию или поставив на грань вымирания ряд видов. Несмотря на высокую коммерческую ценность и широкое развитие осетроводства (товарной аквакультуры), осетры остаются одной из наименее изученных групп позвоночных.

Нами получена последовательность полной митохондриальной ДНК у 13 видов осетрообразных и проведено секвенирование экзонных фрагментов 10 генов ядерной локализации у 12 видов. Сравнительный

анализ митохондриальных геномов у 23 видов (включая данные Genbank) позволяет провести филогенетическую и филогеографическую реконструкцию этой группы позвоночных и оценить основные этапы их эволюции. Осетровые неоднократно проходили через полногеномную дупликацию генома (полиплоидизацию), что сказалось на наличие большого количества паралогичных копий в ядерном геноме. Сопоставление филогенетических деревьев, построенных по ядерным и митохондриальным локусам, указывает на необычно низкую скорость эволюции ядерного генома, низкий уровень диплоидизации паралогичных локусов и отсутствие в этой группе концертной эволюции, приводящих у других позвоночных к гомогенизации последовательностей tandemных повторов.

## ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА АРКТИЧЕСКИХ ТРАВояДНЫХ: ЖВАЧНЫЕ, ГУСИ, ЛЕММИНГИ

Розенфельд С. Б.<sup>1</sup>, Шереметьев И. С.<sup>2</sup>, Груздев А. Р.<sup>3</sup>

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

<sup>2</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия ДВО РАН,  
Россия, Владивосток, 690022

<sup>3</sup>Государственный природный заповедник «Остров Врангеля»,  
Россия, Чукотский АО, 689400  
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru

Гусеобразные, жвачные и лемминги — основные потребители фитомассы в Арктике, роль трофической конкуренции в динамике сообществ которых представляет значительный интерес. На о-ве Врангеля типичное сообщество травоядных, включающее малого белого гуся *Anser caerulescens caerulescens*, тихоокеанскую чёрную казарку *Branta bernicla nigricans*, гренландского *Dicrostonyx groenlandicus* и сибирского *Lemmus sibiricus* леммингов, северного оленя *Rangifer tarandus* и овцебыка *Ovibos moschatus*. В условиях островной изоляции и заповедного режима (с 1976 г.) наиболее очевидно, что любые характеристики этих сосуществующих видов зависят от количества ресурсов на долю каждого из них. Это позволяет

предположить, что соотношение этих травоядных по численности и/или по интенсивности ее изменений должно быть определено соотношением количества потребляемых трофических ресурсов, а следовательно, и перекрыванием трофических ниш и конкурентными преимуществами. В этом аспекте динамика сообщества травоядных о-ва Врангеля характеризуется следующими важными и, вероятно, взаимосвязанными моментами:

1. До нескольких тысяч казарок прилетают на остров на линьку в августе, а гнездятся единично и спорадически, тогда как ещё в 1930-х в годы лемминговых пиков и массового гнездования белых сов (*Nyctea scandiaca*) на острове гнезилось до 1 000 пар казарок.

2. Все гнездовые колонии гусей, кроме современной, исчезли уже в 1950-х гг. В середине 1970-х гг. их популяция находилась в глубокой депрессии, насчитывая около 60 тыс., и только к 2015 г. достигла 240 тыс., несмотря на охрану и экспоненциальный рост мировой популяции. Кроме того, до настоящего времени не восстановилась ни одна из исчезнувших ранее колоний.

3. Пятилетние 250—350-кратные лемминговые циклы в конце 1980-х удлинились до восьми лет, а в настоящее время выраженные пики численности леммингов не отмечаются.

4. Популяция северного оленя сразу после вселения в 1948 г. начала увеличиваться, достигая периодически 6 тыс., в 1980-х была искусственно сокращена до 1.5-2 тыс., к 2003 г. достигла 8 тыс., а с 2004 г. начала катастрофически сокращаться и теперь составляет около 0.34 тыс.

5. Популяция овцебыка почти сразу после вселения (в 1975 г.) начала увеличиваться, в 1980-х гг. заселила весь остров, а в 2010 г. насчитывала около 960 особей и замедлила рост.

Мы установили, что уровень перекрывания трофических ниш между этими видами является значительным. В некоторых межвидовых парах индекс Шимкевича-Симпсона достигает 100 %, показывая, что трофический спектр одного из сравниваемых конкурентов полностью перекрывается со спектром другого. Рассматривая ширину трофического спектра в качестве преимущества, мы определяем конкурентные ранги травоядных. В мае-начале июля, когда казарок на острове ещё нет, а насиживающие гуси интенсивно не питаются, эти ранги от высшего к низшему распределены следующим образом: овцебык; северный олень;



гренландский лемминг; белый гусь; сибирский лемминг. В июле-августе: овцебык; гренландский лемминг; северный олень и сибирский лемминг; белый гусь; черная казарка. В контексте трофической конкуренции эти данные позволяют охарактеризовать популяционные ранги в следующем порядке: 1 — овцебык (рост численности); 2 — северный олень (сокращение численности после расселения овцебыка); 3 — сибирский и гренландский лемминги (ограничение роста численности в присутствии овцебыка); 4 — белый гусь (сокращение численности в присутствии северного оленя и ограничение ее роста в присутствии овцебыка); 5 — чёрная казарка (ограничение роста численности в присутствии всех остальных видов). Эти результаты позволяют заключить, что:

- вселение в 1948 г. и интенсивный рост популяции северного оленя является одним из факторов, обусловивших депрессии популяций гусей и казарок;

- вселение в 1976 г. и размножение овцебыка является одним из факторов, обусловивших депрессии популяций северного оленя и леммингов;

- вселение жвачных могло обусловить торможение восстановления истребленных колоний гусей.

Механизм распределения трофических ресурсов между травоядными в течение летнего периода соответствует хронологическому принципу: *слабые конкуренты включаются после сильных*. В отсутствие истребления это определяет соотношение сосуществующих видов по численности и/или интенсивности её изменения и, вероятно, обуславливает долгосрочную стабильность сообщества. Последовательное вселение видов жвачных оба раза было вселением существенно более сильного трофического конкурента, и, следовательно, нарушением этого принципа, становившимся причиной дестабилизации. Последствия этих вселений с течением времени усиливались и до сих пор не преодолены.

Факторами описанной динамики сообщества травоядных были также истребление в XX в. и климатические изменения в XXI в. Однако, в отличие от конкуренции, истребление и климат объясняют динамику популяций не у всех рассмотренных видов. Главное, что влияние этих факторов не изменяет, а только дополняет вклад конкуренции в динамику сообщества.

В оценке динамики арктических сообществ травоядных в целом представленные результаты подтверждают, что вымирание овцебыка в Евразии это следствие истребления человеком. Таким же вероятным следствием истребления крупных травоядных в Арктике является многочисленность леммингов, гусей и казарок. Их существенное влияние на арктическую растительность обусловлено неконкурентным освобождением ресурсного пространства крупными травоядными.

## МИКРОБИОТА — ТРЕТИЙ КОМПОНЕНТ СИСТЕМЫ ХИЩНИК—ЖЕРТВА

Северцов А. С.<sup>1</sup>, Шубкина А. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
Биологический факультет, Кафедра биологической эволюции,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071  
E-mail: asevertsov@yandex.ru

Пищевые пирамиды являются основной экосистем, а хищничество — одной из сил, формирующих их структуру. Принято считать, что система хищник-жертва включает два основных элемента, т.е. является бинарной.

В многократных естественных экспериментах регистрировали поведение поиска и преследования модельного хищника (борзые собаки трех пород). Сравнивали добычу (*Lepus europeus*, *Saiga tatarica*) борзых и ружейных охотников-резидентов:

1. Отсутствуют различия выборок по массе тела и внешним признакам.

2. Присутствуют отличия благополучия: жертвы борзых в значимо большем числе случаев обладают признаками неблагополучия (патологии состояния внутренних органов, часто полиорганные; старые подкожные шрамы; сниженная величина жировой капсулы; повышенное количество кожной микрофлоры).

С помощью посекундной GPS регистрации показано, что успешность охоты преследуемой добычи не зависит от максимальной скорости преследования. Результаты преследования значимо различаются у представителей разных генетических групп борзых. Существует низкая успешность и высочайшая селективность отлова относительно отстрела.

Изучение динамики количества непатогенной микрофлоры у животных в разном физиологическом состоянии показало, что ее повышение характерно для неблагополучных особей. У зайцев, пойманных борзыми, значимо увеличено количество микрофлоры поверхности тела, что усиливает и изменяет запах добычи. Изменение запаха служит сигналом для продолжения преследования. Микрофлора является третьим компонентом во взаимодействии хищника и жертвы.

Исследование элиминации свободноживущих травоядных позволяет утверждать, что во взаимодействии консументов 1-2 порядков принимают участие прокариоты.

## ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ *Gadus microcephalus* ЮЖНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА НА ОСНОВЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНОГО АНАЛИЗА

Смирнова М. А.<sup>1</sup>, Орлова С. Ю.<sup>1</sup>, Калчугин П. В.<sup>2</sup>, Бойко М. И.<sup>2</sup>,  
Park J.-H.<sup>3</sup>, Орлов А. М.<sup>1,4,5,6</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, Россия, Москва, 107140

<sup>2</sup> Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
Россия, Владивосток, 690091

<sup>3</sup> National Institute of Fisheries Research (NIFS),  
Busan, Южная Корея, 46083

<sup>4</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071

<sup>5</sup> Дагестанский государственный университет,  
Россия, Махачкала, 367000

<sup>6</sup> Томский государственный университет, Россия, Томск, 634050  
E-mail: masmirnova209@gmail.com

Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* широко распространена в прибрежных водах Северной Пацифики от Берингова пролива на севере до залива Санта Моника (Калифорния) вдоль американского побережья и Жёлтого моря вдоль азиатского побережья на юге (Линдберг, Легеза, 1965; Марти, 1971; Никольский, 1971; Bakkala et al., 1984; Борец, 1997; Богданов, 2006) и является одним из важнейших промысловых видов рыб в морях Дальнего Востока.

Результаты исследований с применением различных методик (ихтиопланктонные съёмки, изучение размерно-возрастной структуры, молекулярно-генетические исследования и др.) свидетельствуют о неоднородности популяции тихоокеанской трески и существовании отдельных ее группировок. Внимание многих исследователей уделялось областям Японского и Жёлтого морей. Однако имеющиеся литературные данные описывают популяционную структуру трески лишь отдельных регионов данной акватории.

Целью настоящей работы является анализ популяционной структуры тихоокеанской трески в южной части видового ареала с привлечением данных из некоторых смежных акваторий на основе использования микросателлитных локусов.

Восемь выборок тихоокеанской трески, собранные в Жёлтом, Японском, Охотском морях и тихоокеанских водах Южных Курильских о-вов в период 2008—2015 гг. из уловов донных тралений и состоящие из половозрелых рыб, послужили материалом для исследований. Общее число проб составило 365 экземпляров.

Полученные результаты свидетельствуют о популяционной неоднородности тихоокеанской трески в пределах указанной акватории. Результаты попарной оценки генетической дифференциации и анализа главных компонент позволяют выделить, как минимум, три крупных группировки: треска вод Южной Кореи Жёлтого моря, треска из залива Петра Великого и вод восточного побережья Южной Кореи, треска вод Татарского пролива и Южных Курил (охотоморское и тихоокеанское побережья).

Полученные достоверные различия между выборками трески Жёлтого и Японского морей подтверждают полученные ранее результаты с использованием молекулярно-генетических маркеров (Grant et al., 1987; Gwak, 2011) и морфо-биологических характеристик (Park, 1965). Подобная обособленность трески Жёлтого моря с формированием популяции со специфическими морфо-биологическими характеристиками и генофондом связана, по всей видимости, с тем, что котловина данной акватории образовалась в сравнительно недавнее время, а в максимум вюрмского (последнего) оледенения Жёлтое море подвергалось пересыханию (Yabe, 1929, цит. по Шмит, 1936; Yafeng, Jinstai, 1979; Богданов, 1981; Liu et al., 2007). Треска Японского моря, в свою очередь, также неоднородна, о чем свидетельствует достоверное отличие выборок из вод Татарского пролива от трески Залива Петра Великого и восточного побережья Кореи. На формирование подобной популяционной структуры трески указанных акваторий, вероятно, оказали влияние климатические факторы, а именно расположение указанных популяций в разных системах течений Японского моря. Так, выборки залива Петра Великого и восточного побережья Кореи находятся в зоне действия холодных водных масс (Северо-Корейское

и Приморское течения), в то время как западная часть Татарского пролива находится под действием теплых вод Цусимского течения (Uda, 1934; Уооп, 1982).

Из Японского моря через пролив Лаперуза в юго-западную часть Охотского моря поступает одна из ветвей теплого Цусимского течения — Соя, что, по всей видимости, может обеспечивать обмен генетическим материалом между треской указанных акваторий и является результатом отсутствия достоверных различий между значениями  $F_{st}$  выборок Татарского пролива и Южных Курильских островов. В свою очередь, однородность южно-курильской трески охотоморского и тихоокеанского побережий можно связать с наличием генетического обмена между этими районами за счёт активных миграций трески через Курильские проливы (Моисеев, 1953).

Наконец, все выборки трески южной части ареала достоверно отличаются от трески северо-западной части Охотского моря, что говорит об отсутствии генетического обмена между указанными акваториями через Татарский пролив. Генетическая обособленность этой популяции трески, возможно, также обусловлена её обитанием в особых климатических условиях, которыми характеризуется данный район, на что указывалось ещё в середине прошлого века (Петрова-Тычкова, 1948).

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках гранта РФФИ 16-34-01285.*

## Секция ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

### Стендовые доклады

#### ПОЧВОЗАЩИТНЫЕ ФУНКЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ ЭКОСИСТЕМ

Афанасьев Р. А.

*ВНИИ агрохимии имени Д. Н. Прянишникова,*

*Россия, Москва, 127550*

*E-mail: rafail-afanasev@mail.ru*

С системных позиций дана новая трактовка известных фактов о реакциях луговой растительности на перегрузку пастбищ животными, в частности на массовое появление сорняков. При кормлении или миграции стадных животных, особенно копытных (туры, буйволы, тарпаны, бизоны, антилопы, сайгаки, лошади и другие), в историческом аспекте могли многократно возникать ситуации перетравливания пастбищ, разрушения дернины, что в сочетании с погодными аномалиями — проливными дождями, сильными ветрами, ураганами — должно было приводить к разрушению почвенного покрова и гибели биогеоценозов. В процессе биологической эволюции выжить могли только такие сообщества, которые по принципу естественного отбора выработали адекватные способы защиты, прежде всего почвы — основы существования растительных сообществ и лугопастбищного ландшафта в целом. Травянистые экосистемы воспринимают нарушение природной дернины как воздействие травоядных животных и пытаются препятствовать этому своими эволюционно выработанными средствами, прежде всего «гвардией» луговых сорняков. Отсутствие такой защиты приводило бы к исчезновению не только травянистой растительности, но и потере почвы вследствие эрозионных процессов, о чем свидетельствует, например, уничтожение почвы на Черных землях (Прикаспийская низменность), куда на зимние пастбища многие годы перегонялся скот из многих районов Северного Кавказа и Закавказья. Почва как биокосное тело, сформированное под влиянием растительности,

не может самостоятельно противостоять активным внешним воздействиям. Определенная роль защитников почвы от разрушения в биогеоценозе отводится сорнякам. К их числу относятся ядовитые и непоедаемые растения с резко выраженными свойствами отпугивания травоядных — ядовитостью, колючестью, ворсистостью, грубостебельностью, острым запахом и тому подобным. К этой группе принадлежат чертополохи, бодяки, осоты, дурманы, вех ядовитый, белена черная, живокость полевая, аконит, чемерица Лобеля — всего более 700 видов, или около 15 % флористического разнообразия природных кормовых угодий. При нарушении целостности дернины копытными животными сорняки быстро заполняют образовавшиеся бреши в травостое, препятствуя дальнейшему появлению животных на поврежденных местах. И чем больший вред причинен травостою, тем резче выражены отпугивающие животных свойства сорной растительности. В наше время наглядно такая реакция прослеживается около кошар, тырловок (временных стоянок) животных, где степень повреждения дернины убывает от центра повреждения к периферии местообитания. Характерно, что сорные растения не только отпугивают животных, но и способствуют восстановлению поврежденного травостоя. Появляясь на местах поврежденной дернины, сорняки проявляют по отношению к ювенильному подросту злаковых трав едва ли не отеческую заботу. Во-первых, это защита проростков медленно развивающихся многолетних злаков от вытаптывания животными, во-вторых, от их стравливания в молодом, неокрепшем возрасте, в-третьих, аккумуляция питательных веществ, особенно нитратов, образующихся при минерализации разрушенной дернины, предотвращение их от потерь вследствие вымывания и денитрификации, и, наконец, запрограммированное самоуничтожение сорной растительности с целью уступить жизненное пространство следующей за ней растительной формации, передавая ей “по наследству” питательные вещества, аккумулированные в растительных остатках. Последовательные смены ряда промежуточных ценозов на месте разрушенной дернины от бурьянистого перелога (по В.Р. Вильямсу) до устойчивого направлены на достижение вполне определенной цели — удержание, аккумуляцию в биогеоценозе накопленных ранее элементов минерального питания и восстановление “статус кво” с наименьшими потерями подвижных элементов питания растений из разрушенной дернины.



## ИЗМЕНЕНИЯ НАЗЕМНОЙ МАКРОТЕРИОФАУНЫ САХАЛИНА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Гасилин В. В.<sup>1</sup>, Горбунов С. В.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144*

<sup>2</sup>*Поронайский краеведческий музей, Россия, Поронайск, 694240  
E-mail: GasilinV@yandex.ru*

Современная наземная макротериофауна Сахалина разнообразна и состоит из видов, обитающих на континенте в Приморском, Хабаровском крае, на о-ве Хоккайдо, но по числу их значительно беднее. Виды-аборигены о-ва — интразональные и таёжные заяц-беляк, серый волк, лисица, бурый медведь, россомаха, выдра, рысь, кабарга и северный олень. В XX в. здесь реакклиматизирован соболь и завезён ряд других промысловых млекопитающих, из которых прижились енотовидная собака, колонок, американская норка, канадский бобр и ондатра (Воронов, 1982), интродуцированы лось и благородный олень. К настоящему времени колонки (Здорилов, 2011) и канадский бобр исчезли на о-ве.

Материал по палеофауне крупных млекопитающих происходит из 55 местонахождений, расположенных в разных частях о-ва; большинство их открыто и исследовано археологом С. В. Горбуновым. Естественное заселение Сахалина видами с материка в основном завершилось в раннем голоцене, когда, согласно данным геологии, состоялось разобщение о-ва и материка в результате отступления ледников и повышения уровня океана (Богатов, Питч и др., 2006). Впрочем, в зимнее время Сахалин соединялся с континентом благодаря ледоставу на Татарском проливе. Помимо указанных видов-аборигенов, в позднем плейстоцене здесь обитал мамонт (Соловьев, 1998) и, возможно, до среднего голоцена на Сахалине водились енотовидная собака, песец, гималайский медведь (Алексеева, Горбунов, 2011), соболь, степной хорь (?), тигр, дикая лошадь, благородный олень, сибирская косуля, лось (определение А. Н. Тихонова), бизон и снежный баран (Алексеева, Горбунов, 1993, 1996; Алексеева, 1995, 1996, 2011; Алексеева и др., 2004; Kuzmin et al., 2005; Кириллова, 2006). Не исключено, что ещё

в начале голоцена остров населял маньчжурский заяц, отличить остатки которого от беляка сложно по методическим причинам (Кириллова, 2006). Вид обитает в Приамурье, но к морю его ареал выходит в настоящее время только южнее, в Приморье. В материалах позднего голоцена не встречены остатки енотовидной собаки, гималайского медведя, хоря, тигра, лошади, благородного оленя, лося, бизона, снежного барана, зато отмечены кабан (Алексеева, 1990) и колонок (Алексеева, Горбунов, 1993). К XX в. в результате бесконтрольного промысла на о-ве выбиты песец, соболь, косуля, исчезли кабан и колонок. Интересно заметить, что в течение голоцена о-в не был вновь заселён благородным оленем и лосем в результате миграций. Судя по всему, о-в никогда не населяли речной бобр, красный волк, азиатский барсук, дальневосточный леопард, амурский лесной кот, пятнистый олень и амурский горал. Очевидно, это связано с тем, что северные границы их ареалов на материке располагались южнее Сахалина. Исключение составляют бобр, ареал которого в историческое время охватывал бассейн р. Амур и выходил на Охотское побережье (Лавров, 1981), и обитающий в Приамурье барсук. По-видимому, вселению зверей на остров по ледоставу препятствует их образ жизни в зимний период: барсук впадает в спячку, а бобр зимует в убежище. Из домашних животных у древнего населения Сахалина первой появилась собака. Домашняя свинья, вероятно, завезена на о-в в конце раннего железного века или в раннем средневековье. Кости домашней лошади, крупного и мелкого рогатого скота найдены в верхних слоях местонахождений, соотносимых со временем прихода на о-в русских колонистов. Данные по появлению домашних млекопитающих на Сахалине следует считать предварительными.

## **ДИАГНОСТИКА ВИДОВ СУРКОВ (*Marmota*) И ИЗУЧЕНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ В ГОЛОЦЕНЕ**

**Девяшин М. М.**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
лаборатория палеоэкологии, Россия, Екатеринбург, 620144  
E-mail: DevjashinM@yandex.ru*

Сурок степной (*Marmota bobak*), серый или алтайский (*M. baibacina*) и лесостепной (*M. kastschenkoi*) — близкие филогенетически виды, рассматриваемые некоторыми авторами как подвиды (Бибииков, 1986). Последние исследования (Брандлер и др., 2010) показывают, что генетически они входят в одну группу, при этом являясь самостоятельными видами. В настоящее время на юго-востоке Западной Сибири смыкаются ареалы этих трёх видов сурков.

Целью работы являлось изучение истории формирования современных ареалов трех видов сурков на территории юго-востока Западной Сибири. Для достижения этой цели решены следующие задачи:

- 1) модификация ранее предложенного набора диагностических признаков применительно к ископаемому материалу;
- 2) отработка методики видовой диагностики серого, степного и лесостепного сурков по нижней челюсти на рецентном материале;
- 3) реконструкция истории формирования современных ареалов трех видов сурков на основе анализа результатов диагностики ископаемых челюстей сурков.

Район исследования включает территорию от р. Иртыш на западе до р. Енисей на востоке и от г. Томск на севере до г. Усть-Каменогорск на юге. Изучаемая территория находится в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, на территории современных Омской, Новосибирской, Томской, Кемеровской областей и Алтайского края России, Павлодарской, Семипалатинской и Усть-Каменогорской областей Казахстана. В настоящее время ареал степного сурка заходит в Восточно-Казахстанскую область, занимая равнинные степи Центрального Казахстана до

Иртышского левобережья, где перекрывается с западной границей ареала серого сурка. Северная и западная границы ареала серого сурка на исследуемой территории ограничен степными районами Алтая и Казахстана. Лесостепной сурок обитает на территории лесостепи от широты Томска на севере до административной границы Алтайского края. В настоящий момент существует разрыв между ареалами лесостепного и серого сурков, обусловленный эколого-географическим фактором: зональная степь берегов Катуни и верхнего течения Оби, и черневая тайга Северо-Восточного Алтая (Тараненко, 2011).

Хронологический период, рассматриваемый в работе — голоцен (около 10 000 лет). Источником материала выступают во всех случаях археологические памятники. Всего известно около 100 субфосильных костей сурков из 18 местонахождений, расположенных практически по всей территории исследуемого региона.

Видовая диагностика современных представителей рода осуществляется по особенностям строения черепа и зубов (Громов, 1965; Галкина, 1970). Известные видоспецифические признаки на черепе описаны по качественным признакам. Эти признаки не совсем подходят для решения наших задач: целые черепа и нижние челюсти с зубами, встречаются на местонахождениях редко. Мы пошли по пути поиска морфометрических признаков, позволяющих диагностировать эти виды. Возможность дискриминации двух видов по морфометрическим признакам показана В. В. Гасилиным и П. А. Косинцевым (2011). Мы доработали методику и включили в рассмотрение третий вид.

В исследовании использовано 59 нижних челюстей и 53 черепа *M. bobak*; 55 челюстей и 50 черепов *M. baibacina*; 43 нижних челюсти и 51 череп *M. kastschenkoi* из коллекций ЗИН РАН, ИЭРиЖ УрО РАН, ИСиЭЖ СО РАН, Зоологического музея ТГУ. С челюстей снималось 24 промера, с черепов — 19. Полученные метрические данные по современным выборкам представляли собой обучающие группы в стандартном и пошаговом с включением анализе. Верность идентификации в этих выборках составила 97,8 % для челюстей и 97,6 % для черепов. Валидность полученной статистической модели проверена с помощью экзаменационных выборок по 3 экземпляра каждого вида. В результате все экземпляры этих выборок были определены верно.

Субфосильный материал составил 23 черепа и 50 нижних челюстей из 5 местонахождений, некоторые из которых удалось определить до вида. Модели для фрагментированных челюстей строили после предварительного отбора признаков в соответствии со степенью целостности подлежащих определению фрагментов в стандартном и пошаговом с включением дискриминантном анализе. Идентифицированными считались экземпляры, апостериорная вероятность отнесения которых к одному из видов была не ниже значения 0,90.

К лесостепному сурку отнесено 2 челюсти из Еловского поселения (Томская область, средний голоцен). Местонахождение располагается в пределах современного ареала этого вида. В материалах из Айдашинской пещеры (Красноярский край, поздний голоцен) удалось диагностировать остатки серого (1 череп, 8 нижних челюстей) и лесостепного сурков (2 черепа, 10 нижних челюстей). Сурки в настоящий момент там не обитают. Это свидетельствует, что в прошлом ареал рода был шире, чем в настоящее время. Можно говорить о перекрытии ареалов серого и лесостепного сурка в позднем голоцене, по крайней мере, в нижнем течении р. Чулым, где расположена пещера.

### **Заключение**

1) Степень дифференциации лесостепного сурка по полному набору морфометрических признаков близка к 1, что согласуется с представлениями о нём, как о самостоятельном виде.

2) В среднем голоцене ареал рода на юго-востоке Западной Сибири был шире, чем в настоящее время, занимая всю лесостепную зону.

3) Вероятно, ареалы алтайского и лесостепного сурков перекрывались в верхнем течении реки Чулым.

## **СПЕЦИФИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МАТЕРИАЛА ИЗ ПОГАДОК ХИЩНЫХ ПТИЦ ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛОКАЛЬНЫХ И ЗОНАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ**

**Кропачева Ю. Э., Смирнов Н. Г., Садыкова Н. О.**

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144  
E-mail: kropachevaje@yandex.ru*

Часть скоплений ископаемых остатков мелких млекопитающих имеет орнитогенное происхождение. Этот источник данных для исследования проблем эволюции сообществ нуждается в подробном рассмотрении с точки зрения специфики его формирования в разных условиях (Шепель, 1992; Andrews, 1990; Heisler, 2015). Эффективность оценки фаун и населения мелких млекопитающих по составу погадок птиц зависит от масштабов пространственных и временных процессов, которые находят отражение в этом источнике информации (Громов, 1957; Бородин, 1997; Schneider, 2009).

В данной работе рассмотрены некоторые аспекты накопления погадочного материала совами в четырёх регионах с различными ландшафтами. В тундрах полуострова Ямал в 1976 г. собран массовый материал по составу грызунов из погадок сов. В таежной зоне на Северном Урале на территории Печоро-Илычского заповедника собраны погадки филинов и сформированные на их основе субфоссильные отложения (Садыкова, Смирнов, 2005). Результаты анализа этих материалов сопоставлены с данными по отловам мелких млекопитающих (Бобрецов, 2002). В лесной зоне на западном склоне Среднего Урала на территории природного парка Оленьи Ручьи собраны погадки филина и проведены отловы грызунов (Садыкова, 2005). На восточном склоне Среднего Зауралья на ключевой орнитологической территории (КОТР СВ-001 «Лесной массив близ пос. Зайково», Ирбитский р-н Свердловской области) на базе экологического научно-просветительского центра «Скородум» проведен комплекс работ по изучению бородатых неясытей и их кормовой базы. На территории площадью около 5 км<sup>2</sup> Г. Н. и В. Н. Бачуриными было установлено 60 искусственных гнёзд

для привлечения бородатой неясыти (*Strix nebulosa*). Проанализирован состав погадок, накопившихся за осенне-зимний период 2014—2015 и 2015—2016 гг. и в период гнездования 1978, 2015 и 2016 гг.

Одной из специфических черт питания сов является доминирование в добыче остатков одного или немногих видов, имевших высокую численность (Садыкова, 2013; Granjon, Traore, 2007). В годы вспышек численности копытного лемминга наблюдалось резкое доминирование его остатков в погадках зимняков и сов. По этой же причине в погадках филина, собранных в 1986—1993 гг. в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника преобладали остатки лесного лемминга (Естафьев, Нейфельд, 1999). Такие вспышки могут иметь локальный или региональный характер и, несмотря на кратковременность, оставляют в тафоценозе заметный след. Имеются примеры, в которых доминирование остатков одного вида в отложениях доходило до 75-95 %. Динамика численности нескольких видов, накрадываясь друг на друга, формируют специфическое усредненное представление о локальном населении грызунов. Высокий уровень численности жертв во время гнездования обеспечивает его успешность (например, Wellicome et al., 2013). При низкой численности предпочтительных для рациона жертв они могут быть замещены альтернативными (Zarybnicka et al., 2013). В год низкой численности грызунов (2016) среди трофеев бородатых неясытей выросла доля альтернативной добычи — бурозубок. У сов, гнездившихся в глубине лесного массива, они составили основу рациона. Низкая численность жертв не позволила успешно завершить гнездование. При достаточной кормовой базе и успешном гнездовании накопление погадок происходит от заселения гнезда парой до оставления гнезд птенцами. При низкой численности жертв совы могут не загнездиться, либо гнездование может прерваться на стадии, наиболее чувствительной у данного вида к доступности пищи (Wellicome et al., 2013). С позиций выявления специфики погадочного материала необходимо учитывать, что состояние населения жертв при их низкой численности не находит отражения в «ле-тописи», формирующейся за счёт погадок.

В условиях, когда на охотничьей территории сов присутствуют лесные и открытые участки, доля жертв с открытых местообитаний в погадках всегда бывает завышена по сравнению с результатами отловов в каждом из биотопов (Агаджанян, 2001; Бородин, 1997; Садыкова, 2006;

Agadjanian, Serdyuk, 2005 и многие другие). Обитающие на Среднем Ямале в зарослях кустарников лесные полевки встречались в погадках сов исключительно редко (с долей менее одной тысячной) при абсолютном доминировании леммингов. В северной тайге, где открытые местообитания редки, появление большой гари в верховьях р. Илыч привело к увеличению доли тёмной полёвки в тафоценозах местонахождений Кыбла1 и Кыбла2 (Садыкова, 2011). В условиях незначительной доли луговых территории в окружении смешанных лесов в питании филина на территории пп. Оленьи Ручьи преобладала доля обыкновенной полевки (обитателя лугов) и занижена доля лесных красных и рыжих полёвок, преобладавших в отловах зоологов (Садыкова, 2005). У бородатых неясителей в КОТР «Лесной массив...», гнездившихся на опушке леса и у птиц в осенне-зимний период основной добычей были серые полевки, среди которых преобладала узкочерепная полевка – вид луговых местообитаний. Таким образом, при характеристике даже зональных фаун грызунов и структуры доминирования на основе изучения добычи сов всегда наблюдается завышение доли видов открытых местообитаний и, как правило, эти виды являются основным кормом сов.

Возможны различные варианты сезонных изменения в добыче сов в связи с гнездованием (Andrews, 1990; Kirk, 1992; Trejo, Guthmann, 2003). Состав и соотношение жертв в зимних погадках бородатых неясителей в КОТР «Лесной массив...» были сходны с весенними, накопленными в периоды гнездования сов, гнездившихся на опушке леса. Отличия зимних погадок заключались в большем количестве выявленных видов.

На многих примерах известна избирательность по размеру, возрасту и полу жертв (Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014; Lyman, 2016; Trejo et al., 2005). Закономерности, выявляемые в данном направлении различны как для разных видов птиц, так и местообитаний. Многие виды сов предпочитают добывать более взрослых и крупных особей (Шохрин, 2008; Karell et al., 2010; Sunde et al., 2012).

Примером отражения в питании сов изменений ландшафтов, связанных с человеческой деятельностью, могут служить смены соотношения долей остатков видов локальных тафоценозов грызунов, происходившие в позднем голоцене в Красноуфимской лесостепи (Смирнов, 1993) и на территории южной части Среднего Урала (Садыкова 2006, 2011).



Зафиксирована смена доминантов с лесных полевков на водяную полевку, затем на обыкновенную полёвку. В питании бородатой неясыти в КОТР «Лесной массив...» с 1978 по 2015 гг. произошла смена доминанта с обыкновенной полевки на узкочерепную в связи с сокращением пахотных площадей и усилением лугово-степного компонента в ландшафте предлесостепных лесов Среднего Зауралья (Смирнов и др., 2015).

*Работа выполнена при поддержке РФФИ № 16-04-01017 и УрО РАН № 15-12-4-8.*

## **СЕМИОТИЧЕСКАЯ ИНДИКАЦИЯ ФАУНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ**

**Малышев Ю. С.**

*Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН,*

*Россия, Иркутск, 664033*

*E-mail: biomgeo@irigs.irk.ru*

Фауногенетический анализ на региональном уровне послужил основой для более дробного разбиения типов фауны на комплекс фаунул, основы чего были заложены в свое время П. П. Сушкиным [1925] и развиты Е. Н. Матюшкиным [1972]. В настоящее время импульсом в развитии этого направления служит развитие молекулярно-генетических методов исследования. Получило развитие такое направление, как филогеография [Абрамсон, 2007]. Однако можно предполагать, что повышенные ожидания в этой сфере вряд ли оправданны. Накопление массовых данных, скорее всего, покажет неоднозначную картину, сложную для фауногенетических интерпретаций, что в общем и проявилось на опыте развития молекулярно-филогенетических построений в систематике [Павлинов, 2005].

Опыт показывает, что ещё не исчерпаны возможности фауногенетического анализа, если использовать более широкий контекст зоогеографических, экологических и биологических данных в сочетании с их семиотической индикацией. Особый интерес могут представлять попытки вскрытия фауногенетической и палеогеографической информации с использованием широкого контекста данных, допуская, что такая информация может быть зафиксирована в особенностях современного ареала, характеристиках состояния видов, структуры и динамики сообществ.

При этом приходится ориентироваться на косвенные индикаторы, которые могут свидетельствовать о сравнительном филогенетическом возрасте видов, времени заселения ими разных регионов, связности их с определенными ландшафтами, глубине адаптации видов к среде обитания. Наиболее продуктивным путём будет сочетание общих сведений об ареалах с детальным анализом материалов по отдельным, наиболее хорошо изученным районам. Особого интереса заслуживают систематически близкие виды, которые по ряду морфологических и экологических критериев можно отнести к одной «гильдии» [Пианка, 1981]. Принадлежность видов к одной размерной категории позволяет использовать дополнительные биологические показатели.

К числу индикаторов, пригодных для анализа, ориентированного на исторические реконструкции можно отнести лишь немногие из общего набора признаков, характеризующих современные объекты. На эту роль подходят только те из них, «за спиной» которых стоят некоторые выявленные закономерности общего порядка. Исторический индикационный потенциал современных признаков в рамках анализа отдельных объектов (в данном случае видов животных) имеет существенные ограничения. Каждый признак не дает показателей ни абсолютного времени происхождения (возраста), ни точной географической привязки центра происхождения одного вида. Но при сопоставлении этих признаков двух и более видов появляется возможность относительных оценок [Кишинский, 1977], то есть информационный потенциал результатов такого анализа значительно возрастает. Это может быть достаточным для решения вопроса о правомерности объединения видов в одну фауну. Это не будет еще полным решением вопроса [Кишинский, 1977], но позволяет существенно продвинуться в данном направлении, поставить ряд новых вопросов и в дальнейшем для анализа привлечь дополнительные критерии и показатели.

На примере материалов из Северного Забайкалья по двум систематически близким видам млекопитающих была реализована предлагаемая схема фауногенетического анализа пар рецентных видов млекопитающих. Анализ проведен на примере двух видов рода бурозубок (равнозубой – *Sorex isodon* Turov, 1924 и бурой – *S. roboratus* Hollister, 1913; по Б.С. Юдину, 1989). В обосновании сравнительного филогенетического возраста двух сравниваемых видов сформирован комплекс критериев:

зоогеографических (размеры и конфигурация ареалов), экологических (ландшафтно-биотопические предпочтения, характер сезонной динамики численности), биологических (сроки размножения, плодовитость, соотношение полов), морфологических (признаки эволюционной прогрессивности-консервативности в строении зубного ряда).

Все рассмотренные индикаторы дали совпадающие выводы, ни один из привлекаемых признаков не дал индикаторной проекции, противоречащей таковым других признаков. Выявленные экологические и биологические различия между двумя видами справедливы не только для рассмотренного района, но подтверждаются нашими и литературными данными по широкому кругу других участков их ареалов. Это выводит данные индикаторы из разряда популяционных в категорию видовых и позволяет сформулировать выводы о различии географических центров происхождения равнозубой и бурой бурозубок, о большем филогенетическом возрасте первого вида, о принадлежности этих видов к разным фауналам. Вывод о меньшем филогенетическом возрасте бурой бурозубки подтверждается палеонтологическими данными [Нестеренко и др., 2002]. Ю. В. Ревин [1989] и Е. А. Шварц [1989], в отличие от Е. Н. Матюшкина [1972], также развели данные виды по разным фауналам. Результаты такого анализа, в том числе и применительно к другим подобным парам и группам таксономически близких видов могут иметь существенное значение для исторической и прогностической зоогеографии, расширяя методические основы выделения фаунул. Более детальное разбиение, например, явно сборного конгломерата «таёжных видов» [Малышев, 2009] и учет их соотносительной роли в сообществах млекопитающих разных регионов может способствовать лучшему пониманию специфики формирования животного населения и оцениванию степени благоприятности территорий для этих фаунистических групп. Принадлежность видов к конкретным фауналам позволяет делать прогнозы при реализации разных сценариев природной и антропогенной трансформации среды. В данное время складываются предпосылки для постановки исследований в этом направлении, которые могли бы дать основу для более тесной увязки информации о специфике географического размещения, экологии и морфологии рецентных видов и палеофауногенеза и с определенной долей уверенности выходить на выводы фауногенетического плана.

**БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ УГОЛЬНОЙ РЫБЫ  
*Anoplopoma fimbria* И МОРСКОГО МОНАХА *Erilepis zonifer*  
(Anoplopomatidae, Scorpaeniformes)**

Орлова С. Ю.<sup>1</sup>, Щепетов Д. М.<sup>1,2</sup>, Мюге Н. С.<sup>1,2</sup>, Тетерина А. А.<sup>3</sup>,  
Байталюк А. А.<sup>4</sup>, Смирнова М. А.<sup>1</sup> и Орлов А. М.<sup>1,3,5,6</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Россия, Москва, 107140

<sup>2</sup>Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН,  
Россия, Москва, 119334

<sup>3</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071

<sup>4</sup>Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
Россия, Владивосток, 690091

<sup>5</sup>Дагестанский государственный университет,  
Россия, Махачкала, 367000

<sup>6</sup>Томский государственный университет, Россия, Томск, 634050  
E-mail: orlov@vniro.ru

Семейство аноплопомовых рыб Anoplopomatidae представлено двумя видами, эндемичными для северной части Тихого океана — угольной рыбой *Anoplopoma fimbria* (Pallas, 1814) и морским монахом *Erilepis zonifer* (Lockington, 1880), которые имеют частично перекрывающиеся ареалы и ряд схожих экологических черт: обитание ранней молоди в верхних слоях океана, опускание в придонные горизонты по мере роста и созревания, высокие темпы роста и большая продолжительность жизни.

В отличие от восточной части ареала популяционная структура угольной рыбы в азиатских водах практически не изучена. Вопреки существовавшим ранее противоречивым взглядам на её популяционную структуру результаты недавних исследований свидетельствуют в пользу существования на всем ареале популяции с высокой степенью пространственно-генетической однородности. Популяционная структура морского монаха совершенно не изучена. Не анализировались филогенетические связи рассматриваемых видов, пути их расселения в Северной Пацифике, не установлено время формирования данных видов.

Цель представленной работы — определение времени дивергенции угольной рыбы и морского монаха с учётом калибровки по палеонтологическим находкам и по геологическим событиям на основании анализа последовательностей двух участков митохондриальной ДНК (первая субъединица гена цитохром оксидазы — *COI* и участок контрольного региона — *D-loop*).

Ткани от взрослых особей угольной рыбы собраны в 2009—2013 годах в восьми различных регионах, включая воды Охотского моря, восточного побережья Камчатки, банок Командорско-Алеутского района, Берингова моря, Британской Колумбии и Калифорнии (контрольный регион  $n=74$ , первая субъединица гена цитохром оксидазы  $n=24$ ). Ткани от взрослых особей морского монаха собраны в 2013—2014 годах в водах провинции Канагава (о. Хонсю, Япония), подводных гор Императорского Хребта (Джингу, Оджин, Нинтоку, Т365+5 (Лира)), у побережья Алеутских островов и в заливе Аляска (контрольный регион  $n=50$ , первая субъединица гена цитохром оксидазы  $n=45$ ). Все молекулярно-генетические исследования выполняли по стандартным методикам. Для построения филогенетических деревьев использовали два калибровочных сценария, основанных на двух различных событиях — палеонтологическом и палеогеографическом.

Первый калибровочный сценарий был сконструирован на основе данных о палеонтологической находке на территории современного штата Калифорния (США) близкого родственника рассматриваемых видов *Eoscorpius primaevus*, датируемой примерно 5 млн лет. Построены филогенетические деревья по двум участкам мтДНК с временем разделения угольной рыбы и морского монаха в 5 млн лет. При данной датировке время разделения на две крупные клады у угольной рыбы по *COI* составляет 0.82 млн лет, а по контрольному региону — 0.43 млн лет. Время разделения на клады у морского монаха по *COI* 0.57 млн л.н., а по контрольному региону — 0.36 млн л.н. Нахождение остатков представителя аноплопомовых достоверно свидетельствует лишь о наличии в далёком прошлом в данном регионе близкого предка или вымершего родственника современных видов, и поэтому данную датировку нельзя рассматривать в качестве даты их формирования. По этой причине предпочтение отдано второму калибровочному сценарию, основанному на данных о геологическом событии.

Второй калибровочный сценарий разработан на основе сведений о геологических событиях (закрытии Панамского пролива и открытии Берингова пролива) и данных о полиморфизме участков гена *COI* и контрольного региона, с учётом которых построены филогенетические деревья со временем разделения угольной рыбы и морского монаха в  $3.5 \pm 0.2$  млн л.н. При данной датировке по *COI* время разделения на две крупные клады у угольной рыбы составляет 0.62 млн л.н., а по контрольному региону — 0.28 млн л.н. Время разделения на клады у морского монаха по *COI* составило 0.44 млн л.н., а по контрольному региону — 0.21 млн л.н.

Рассчитаны скорости эволюции для двух калибровочных сценариев двух исследуемых участков мтДНК на основе данных о среднем числе замен внутри каждой группы, длине нуклеотидной последовательности, времени разделения клад внутри каждого вида. Обнаружено, что скорость эволюции по гену *COI* у морского монаха в 2.56 раза медленнее, чем у угольной рыбы, при том, что скорость эволюции по контрольному региону практически совпадает.

Полученные выровненные нуклеотидные последовательности участка гена *COI* мтДНК угольной рыбы и морского монаха позволили построить филогенетическую сеть, которая характеризует два эти вида, как давно дивергировавших, поскольку между ними обнаружено 30 нуклеотидных замен. У угольной рыбы выявлено 12 гаплотипов и лишь три — у морского монаха. Более низкий полиморфизм участков мтДНК *COI* и *D-loop* у морского монаха может свидетельствовать в пользу прохождения этим видом «бутылочного горлышка» или позволяет предположить, что данный вид сформировался в ходе макроэволюции позднее угольной рыбы от другого вымершего родственника. Также пониженный полиморфизм *COI* морского монаха может свидетельствовать о более сильном отборе по данному гену, чем у угольной рыбы. Формирование современных гаплотипов рассматриваемых видов могло произойти в плейстоцене во время ледникового периода около 200—140 тыс. лет, что подтверждается реконструкцией дивергенции угольной рыбы и морского монаха на основе данных о полиморфизме двух объединенных участков мтДНК. Форма гаплотипической сети по ранее опубликованным данным последовательности контрольного региона угольной рыбы указывает на наличие в современной популяции двух кластеров гаплотипов, что может

свидетельствовать о существовании в прошлом двух рефугиумов угольной рыбы, вероятно, находившихся по обе стороны Пацифики, предположительно в районе Калифорнии (возможно, в море Кортеса) и водах Японии. Единственный рефугиум морского монаха находился, скорее всего, у берегов Японии, что сильно сократило его генетическое разнообразие.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-01038.*

## **ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛОШАДЕЙ (РОД *Equus*) СЕВЕРНОЙ АЗИИ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ**

**Пластеева Н. А.<sup>1</sup>, Васильев С. К.<sup>2</sup>, Клементьев А. М.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения РАН, Россия, Екатеринбург, 620144*

<sup>2</sup>*Институт археологии и этнографии Сибирского отделения РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090*

<sup>3</sup>*Институт земной коры Сибирского отделения РАН,  
Россия, Иркутск, 664033*

*E-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru*

Изучение ископаемых лошадей (род *Equus*) Северной Азии имеет длительную историю (Черский, 1891; Громова, 1949; Вангенгейм, 1977; Русанов, 1968; Шер, 1971; Лазарев, 1980; Форонова, 1990; Кузьмина, 1997). Однако за последние годы использование массового ископаемого материала, датированного радиоуглеродным методом, а также применение молекулярно-генетических методов анализа, позволило пересмотреть некоторые аспекты систематики и филогении лошадей. Изменения коснулись, в частности, видового состава лошадей, обитавших в Северной Азии в течение позднего плейстоцена.

В рамках исследования изучены оригинальные и опубликованные данные по находкам ископаемых лошадей (род *Equus*) из 54 местонахождений Западной, Средней и Северо-Восточной Сибири, Прибайкалья и Забайкалья, а также Дальнего Востока.

Установлено, что в позднеплейстоценовых отложениях Северной Азии встречаются костные остатки лошадей трех подродов: настоящие (кабаллоидные) лошади — подрод *Equus*, полуослы — подрод *Hemionus* и полностью вымерший подрод *Sussemionus*.

Настоящие лошади в изучаемом регионе представлены одним видом — *Equus (Equus) ferus* (Boddaert, 1785), который в позднем плейстоцене имел циркумполярное распространение. Анализ репрезентативного материала с использованием статистических методов показал, что этот вид характеризовался значительной изменчивостью абсолютных размеров элементов скелета при постоянстве пропорций. Высокая морфологическая пластичность отвечала разнообразным условиям обширного ареала вида. Достоверные ископаемые находки лошади Пржевальского *E. przewalskii* (Poljakov, 1881) с территории Северной Азии отсутствуют, из чего можно заключить, что эта лошадь в позднем плейстоцене в данном регионе постоянно не обитала (Пластеева, Клементьев, в печати).

Лошадь Оводова *Equus (Sussemionus) ovodovi* (Eisenmann et Vasiliev, 2011), архаичный вид, сохранялся в Северной Азии вплоть до начала последнего максимума похолодания, тогда как в Европе близкие *E. ovodovi* виды лошадей вымерли задолго до позднего плейстоцена (Eisenmann 2014).

Распространение лошади Оводова в позднем плейстоцене было ограничено юго-востоком Западной Сибири: от Предалтайской равнины до Алтая и Кузнецкого Алатау (Plasteeva et al., 2015). Северная граница ареала, очевидно, не выходила за пределы 56° с.ш., т.к. в местонахождениях севернее найдены костные остатки только *E. ferus*. К западу от Оби и к востоку от Енисея достоверные находки *E. ovodovi* неизвестны. Встречаемость находок лошади Оводова только в южных районах, а также состав сопутствующих видов млекопитающих, указывают на то, что этот вымерший вид был достаточно теплолюбивым и предпочитал открытые остепнённые ландшафты. Наиболее поздние находки костей этого вида имеют радиоуглеродный возраст не позднее 23 тыс. лет. (Plasteeva et al., 2015). С началом последнего максимума похолодания лошадь Оводова полностью вымирает, и в отложениях более позднего времени её костные остатки не найдены. Вымирание лошади Оводова совпало с повсеместным исчезновением таких видов, как большой пещерный медведь, малый пещерный медведь и пещерная гиена, и может быть связано с общим изменением климата и, как следствие, изменением среды обитания.

Ранее предполагалось, что ареал кулана *Equus (Hemionus) hemionus* (Pallas, 1775) в позднем плейстоцене охватывал южную Сибирь (до Забайкалья) (Вангенгейм, 1977; Равский и др., 1964; Константинов,



Немеров, 1978; Каспаров, 1986; Васильев, 2003; Клементьев, 2008) и даже проникал на север Якутии (Кузьмина, 1997). Ревизия ископаемого материала позволила установить, что ареал этого вида заключал лишь территорию от Енисея до Забайкалья. С большей части Западной Сибири надёжно диагностированных костей кулана плейстоценового возраста нет (Plasteeva et al., 2015). Ядро ареала кулана располагалось в Восточной Азии, откуда известны наиболее ранние находки этого вида (Boule et al., 1928).

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам музея Института экологии растений и животных УрО РАН, музея Бурятского научного центра СО РАН, Зоологического института РАН и Иркутского государственного университета за предоставленный материал.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ проект № 16-34-00423 мол-а.*

Секция  
ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ

Устные доклады

ЕДИНОМЫШЛЕННИК И СТАРШИЙ ТОВАРИЩ  
Н. И. ВАВИЛОВА: РОЛЬ ПЕТРА ИВАНОВИЧА ЛИСИЦЫНА  
В ФОРМИРОВАНИИ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

Елина О. Ю.

*Институт истории естествознания и техники*

*им. С. И. Вавилова РАН*

*E-mail: olga.elina25@gmail.com*

Анализ состояния науки через биографии её деятелей — один из путей изучения научного процесса. В работе с позиций сравнительной биографики проанализированы этапы жизни и деятельности П. И. Лисицына, повлиявшие на понимание учёным целей и организационных задач селекции. Сопоставляя эти данные с фактами биографии и принципами научного мировоззрения Н. И. Вавилова, мы попытаемся наметить подходы к изучению теоретического и прикладного направлений в селекции, их границ и полей пересечения.

После окончания Московского университета в 1903 г. П. И. Лисицын продолжил образование в МСХИ. Годы учёбы Лисицына совпали с ярким этапом в истории института, отмеченным блестящей плеядой профессоров, среди которых — К. А. Тимирязев, Д. Н. Прянишников, А. Ф. Фортунатов и др. Студенты-«петровцы» довоенного десятилетия не менее знамениты: С. И. Жегалов, А. Н. Лебедев, Н. И. Вавилов, А. В. Чаянов. По словам Н. И. Вавилова, «это была пора, когда вся академия от профессоров до студентов была большой дружной семьей. Студент ловил идеи у профессуры и сам быстро превращался в исследователя». Пётр специализировался по кафедре Д. Н. Прянишникова, интересовался работами Д. Л. Рудзинского; как и Н. И. Вавилов, высоко ценил его курс селекции. Общие преподаватели, базовые научно-педагогические установки — первое пересечение биографий Лисицына и Вавилова. Для обоих

студенчество — важнейший этап, начало интереса к селекции как науке и практической деятельности.

После окончания института в 1908 г. Лисицын занял должность помощника заведующего Шатиловской опытной станцией в Тульской губ. Сначала один, впоследствии — с сотрудниками, он занимался выведением сортов овса (с 1911 г.), клевера, озимой ржи и вики (с 1912 г.), озимой пшеницы (с 1913 г.) и др. Для углублённого изучения предмета командирован за границу. В 1912 г. на станции был создан отдел селекции под началом Лисицына. Из документов очевидны представления Лисицына о сути и задачах селекции. Селекция — наука, основанная на генетической теории наследственности; селекционер — прежде всего ботаник, знаток биологии растения; отдел селекции — это отдел прикладной ботаники. Взгляды Лисицына, созвучные принципам Бюро по прикладной ботанике Р.Э. Регеля, где в то время работал Вавилов, соответствовали общим настроениям формирующегося селекционного сообщества. Можно предположить, что они были почерпнуты во время зарубежных стажировок, через которые прошли все ведущие российские селекционеры. Но если Вавилов, отталкиваясь от ботанического коллекторства, шагнул к концептуальным генетическим обобщениям, стал выдающимся теоретиком, то Лисицын остался селекционером-практиком.

После революции 1917 г. Шатиловская станция получена национализированные земли. Это позволило задуматься об элитном семеноводстве, без которой невозможно поддержание сорта в чистоте. Разработанный Лисицыным проект рассадников сортовых семян, действующих на основе хозрасчета и крестьянской кооперации (Госсемкультур), лег в основу декрета о семеноводстве 1921 г. Лисицын возглавил первую из госсемкультур — Шатиловскую; её организация прошла в рекордные сроки. Шатгоссемкультура успешно размножала ценные сорта, в том числе сорта селекции Лисицына. Важным направлением в 20-е гг. для Лисицына стали также «клеверные экспедиции».

О грандиозной исследовательской и организационной работе Н. И. Вавилова, включавшей серию международных экспедиций, создание растениеводческих и генетических центров, сельскохозяйственной академии (ВАСХНИЛ), хорошо известно. Таким образом, селекция, по Лисицыну и Вавилову — это ещё и область деятельности, которую необходимо

обустраивать институциями, как сугубо практическими, так и научной направленности. Правда, к концу 1920-х гг. учёные оказались по разную сторону условной административной границы: Вавилов занимался институциональным процессом, который опосредованно привёл к преобразованиям Шатиловской станции, концу Госсемкультуры. Тем не менее, непреложной оставалась базовая идеология агрономии и биологии, которую исповедовали оба: незыблемость научных основ селекционно-генетической работы.

Действительно, государственное регулирование, коллективизация не оставили места Госсемкультурам, основанным на свободных экономических отношениях. Перестройке подверглись опытные станции, в их числе Шатиловская, где в соответствии с принципами ВАСХНИЛ на смену многопрофильности пришла специализация. В 1929 г. после серии доносов П. И. Лисицын вынужденно оставил станцию и по рекомендации Н. И. Вавилова возглавил кафедру селекции МСХА. Он совмещал преподавание, организационную деятельность, практическую селекцию и обобщающие исследования.

При кажущейся благоприятной обстановке довоенный период в жизни Лисицына отнюдь не был спокойным. Клеветнические письма в ТСХА, сложные отношения во властных кабинетах, где он пытался бороться за сохранения немногого, оставшегося в семеноводстве от Госсемкультур. Учёный оказался уязвим и потому, что защищал менделизм и его адептов в годы набравшей обороты лысенковщины. Известно, что, Лисицын, как и Вавилов, увидел в первых работах Т. Д. Лысенко по яровизации возможности частичного применения этого приёма. Однако с массовой яровизацией и другими «панацеями» Лысенко последовательно боролся, выступал против профанации науки лысенковцами. Масштаб преследований Лисицына никак нельзя сравнить с трагической судьбой Н. И. Вавилова. Мы до сих пор не знаем, что (или кто) позволило Лисицыну избежать репрессий. Но можем заключить, что, как и Н. И. Вавилов, П. И. Лисицын остался верен тем принципам и убеждениям, которые являлись объединяющими для истинных представителей российского селекционного-генетического сообщества.

*Работа выполнена при поддержке гранта Фундаментальной программы Президиума РАН, 0002-2015-0044*

## ЕДИНСТВО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В РАЗДЕЛЕННОМ МИРЕ В СЕРЕДИНЕ XX ВЕКА

Колчинский Э. И.

*Институт истории естествознания и техники  
им. С. И. Вавилова РАН, сектор истории эволюционной теории  
и экологии, Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: ekolchinsky@yandex.ru*

В историко-научной литературе развитие эволюционной теории в рамках дарвиновской парадигмы анализируется без чётких критериев её отличий от остальных. Возникает потребность различать дарвинистов как представителей некой группы, идентифицирующих себя сторонниками Ч. Дарвина, и дарвинизм как теоретический конструкт в эволюционной теории. Биологи нередко считают себя дарвинистами, не принимая ключевые положения классического дарвинизма, а другие признают их, не будучи его сторонниками. В итоге историки оперируют размытыми терминами — «дарвинист», «ультра-дарвинист», «псевдодарвинист», «антидарвинист», — зачисляя порой одного и того же учёного в сторонники разных парадигм. Это создает трудности в выяснении роли отдельных стран и дисциплин в создании «эволюционного синтеза», который отождествляется обычно с синтетической теорией эволюции (СТЭ), трактуемой как дарвинизм XX века. Основные архитекторы СТЭ (Ф.Г. Добржанский, Дж. Хаксли, Э. Майр, Дж. Г. Симпсон, И.И. Шмальгаузен, Б. Ренш, Дж. Л. Стеббинс и др.) были уверены, что мегаэволюция от первичных организмов до высших животных может быть объяснена действием тех же факторов, что и современные процессы видообразования, идущие под направляющим влиянием отбора. Несмотря на общность этой установки, вклад каждого из перечисленных учёных в создание СТЭ был глубоко своеобразен, представляя собой обобщение практик и методов эволюционных подходов в пределах собственных дисциплин, да к тому же окрашенное спецификой национальных традиций в различных социально-культурных и политических средах (Колчинский, Микулинский, Полянский, 1983; Хоссфельд, Юнкер, Колчинский, 2000; Grimoult, 2000; Junker, 2004).

В связи с этим не очевиден интернациональный характер СТЭ, который подчеркивали её архитекторы и первые историографы (Завадский,

1971; Mayr, Provine, 1980). Её судьба сложилась по-разному в англо-американском, немецком и российском научных сообществах, внесших решающий вклад в выработку представлений о единстве механизмов микро- и макроэволюции. Эти представления были неодинаково восприняты в различных языковых пространствах, которые применительно к эволюционной теории далеко не совпадали с государственными, а тем более с идеолого-политическими разделительными линиями, будь то национал-социализм, коммунизм или либерализм. Принадлежность к конкретному языковому пространству воздействовала на особенности исследовательских практик, предпочитаемых методов и подходов, формы общения учёных и институционализацию эволюционной теории. В свою очередь они влияли на специфику синтеза, что дало основание говорить о СТЭ как о продукте лишь американского научного сообщества (Smocovitis, 1996; Gould, 2002; Grene, Depew, 2004).

В то же время комплексный анализ институциональных, социально-культурных и идеолого-политических факторов в условиях острого противостояния идеологий национал-социализма, коммунизма и либерализма в 1920–1940 гг. показал, что, несмотря на национальные особенности научных практик, традиций и школ, а также социальных сетей даже в разделённом мире, эволюционная теория, будучи одной из наиболее идеологизированных областей биологического знания, играла важную роль в сохранении единства мирового сообщества биологов. (Junker, Engels, 1999; Brömer, Hossfeld, Rupke, 2000; Engels, Glick, 2008; Cain, Ruse, 2009). Развиваясь в разных политико-идеологических условиях, она реализовала общую тенденцию к синтезу знаний об эволюции и в ряде стран дала примерно один и тот же набор альтернативных концепций (СТЭ, неоламаркизм, сальтационизм-неокатастрофизм) (Галл, Колчинский, 1980; Колчинский, 2012, 2014). Особый интерес представляет уникальный опыт формирования разнообразных концепций эволюции в СССР вопреки сильному идеологическому и административному давлению.

Эволюционная теория, созданная путем синтеза данных из разных отраслей биологии, играла и продолжает играть особую роль в сохранении общих научных норм, ценностей, стандартов, методов и практик в различных социально-культурных и политико-идеологических контекстах. Вот почему важно выяснить предпосылки, начало, ход,

институциональные структуры, цели и мотивации ученых разных стран и результаты их деятельности по достижению единства эволюционных исследований в разделенном мире XX века. Это единство обеспечивалось сотрудничеством внутри и между национальными научными сообществами, личностными контактами учёных, их миграцией, зарубежными командировками и стажировками, международными симпозиумами, созданием международных научных обществ, журналов, междисциплинарными дискуссиями. Международные контакты воздействовали на поиск, выработку и принятие эволюционных концепций в России, США, Англии и Германии, на пути и формы развития эволюционного синтеза в разных странах, на выбор используемых дисциплин, концепций и обобщений при его реализации. Существовавшие тогда эмпирические и методологические ограничения синтеза знаний в дисциплинарной, инструментальной и организационной сферах эволюционно-биологического исследования определяли пути их преодоления в рамках различных эволюционных парадигм. Это в свою очередь повлекло за собой многообразие способов, темпов и форм эволюционного синтеза, в конечном счёте, направленного на стирание жёстких границ между экспериментаторами и натуралистами, сторонниками типологических концепций вида и популяционистами, градуалистами и сальтационистами и т. д. Наличие разных дисциплинарных практик вело к созданию альтернативных концепций эволюции (мутационизм, холизм, преадаптационизм, симбиогенез, номогенез, историческая биогенетика, аристогенез и др.).

Многие из них вошли в состав СТЭ в качестве вспомогательных концептов. Сходство путей синтеза теории естественного отбора с различными биологическими дисциплинами, порожденное логикой их развития, обеспечило единство эволюционной теории в странах разного социально-политического устройства. Этому единству не помешали даже феномены «идеологизированной» науки (арийская биология или советский творческий дарвинизм). Изучение причин неравномерного и гетерогенного характера эволюционного синтеза, включая возврат к забытым идеям, конвергенцию элементов конкурирующих концепций и ассимиляцию альтернативных положений и обобщений, позволяет выявить главные теоретические задачи в рамках селекционизма, неокатастрофизма и неоламаркизма. Незавершённость синтеза стала одной из главных

причин критики СТЭ и поисков нового синтеза в рамках концепций молекулярной эволюции, прерывистого равновесия, авторегулирующей эволюции, системной эволюции, молекулярного симбиогенеза и т. д.

## **«ПОПУЛЯЦИОННОЕ МЫШЛЕНИЕ ДОЛЖНО БЫТЬ ПРИМЕНЕНО К САМОМУ МЫШЛЕНИЮ»: ДЭВИД ХАЛЛ КАК ИСТОРИК БИОЛОГИИ**

**Кузин И. А.**

*Высшая школа экономики, Школа философии факультета  
гуманитарных наук, Россия, Москва, 105066  
E-mail: ikuzin@hse.ru*

Дэвид Ли Халл (1935—2010) известен в первую очередь как философ биологии, в 1985/1986 г. он был президентом американской Ассоциации философии науки (PSA). Наиболее оригинальным и ценным вкладом Халла в историографию науки является монография 1988 года “Science as a Process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science”, в которой рассматриваются «таксономические войны» 1960-х и 1970-х годов между сторонниками эволюционной систематики, фенетики и кладистики. В отечественной литературе отсутствует специальный анализ историографического подхода Халла и предложенной им модели развития науки. На наш взгляд, упоминания заслуживают следующие моменты.

Во-первых, историю эволюционной биологии и систематики (первая половина книги) Халл рассматривает в неразрывной связи с предложенной им эволюционной моделью развития науки (вторая половина книги). При этом для эпистемологии науки и, тем более, для эволюционной эпистемологии уникален уровень подкрепления модели Халла «эмпирическими» данными, добытыми в ходе пятнадцати лет совместной работы с систематиками.

Во-вторых, в целях общего описания научной и биологической эволюции Халл предлагает до сих пор актуальные обобщенные определения *отбора*, *дрейфа*, *репликатора*, *интерактора* и *генеалогической линии* (lineage). В науке главными интеракторами и одними из материальных



носителей (vehicle) репликаторов (т. е. концептуального содержания науки — понятий, теорий, методов, целей) являются учёные. Для объяснения случаев альтруистического поведения учёных Халл вводит, по аналогии с родственным и групповым (междемовым) отбором, два новых для эволюционной эпистемологии понятия — *концептуальной совокупной приспособленности* и *демовой структуры науки*. На самой ранней стадии изменения концептуального содержания науки, учёным оказывается очень выгодно затрачивать усилия не только на непосредственную передачу копий своих идей следующему поколению учёных, но и на кооперацию со своими «концептуальными родственниками». «Концептуальные родственники» — это члены одной исследовательской группы, разделяющие новые идеи, потому что они приобрели их из одного источника. На более поздней стадии концептуального изменения значимыми становятся более рыхлые «демы». По определению Халла, учёные из одного «дема» цитируют идеи друг друга чаще, чем учёных из других «демов».

В-третьих, Халл пытается найти средний путь между экстернализмом и интернализмом. Его цель — представить эволюционное описание взаимодействия между социальным и концептуальным развитием науки, что поясняет вторую половину названия книги. По Халлу интерналистская и экстерналистская перспектива комплементарны, потому что соответствуют двум аспектам отбора: репликации и интеракции (interaction). Соответственно, позиция интерналистов оказывается аналогичной позиции генетических редуccionистов (например, Р. Докинза), преувеличивающих значение репликации. При этом для учёных характерна идентификация со своими идеями, поэтому на практике генеалогии исследователей хорошо соответствуют генеалогиям идей.

В-четвертых, Халл формулирует «дилемму историка», имеющую, на наш взгляд, значение для решения проблемы презентизма и антикваризма в историографии науки. От любого исторического события можно построить два дерева: дерево причин, разветвляющееся в прошлом и дерево следствий, растущее в будущее. Наложение деревьев причин и деревьев следствий нескольких событий создает сеть. Халл пытается реконструировать сеть событий, учитывая ограничения, налагаемые линейностью нарратива историка (это и есть дилемма). Для этого он хронологически прослеживает одну цепочку событий, происходивших в изучаемой области

в выделенный период (например, история эволюционной теории от Дарвина до создания синтетической теории эволюции), затем возвращается в прошлое и прослеживает другую линию и т.д. При этом он признаёт, что невозможно нейтрализовать последствия выбора какой-либо цепочки событий в качестве первоначальной. На наш взгляд, описание истории науки в виде цепочки событий соответствует довольно наивной версии презентизма, описание в виде сети соответствует антикваризму, в виде дерева — некоторому промежуточному варианту. Её можно рассматривать как применение на глобальном масштабе времени генеалогического, филогенетического подхода к истории науки, локально используемому им для реконструкции эволюции понятий и исследовательских групп.

В-пятых, эволюционная аналогия приводит Халла к радикальному тезису: *«популяционное мышление должно быть применено к самому мышлению»*. В антиреалистическом духе Халл утверждает, что и концептуальная, и социальная компонента науки состоят из *исторических сущих* (historical entities), *сущность* (essence) которых выявить невозможно. С ними нужно работать так же, как систематики работают с типовыми экземплярами при выделении видов. Если требуется выделить исследовательскую группу (например, кладистов из Американского музея естественной истории), нужно выбрать любого её члена (например, Гарета Нельсона в 1971 году) и проследить профессиональные отношения, в которых он состоит. Чтобы выделить концептуальную систему (например, кладизм того же Американского музея), нужно выбрать какой-либо используемый в ней термин или положение (например, утверждение Нельсона 1971 года о существенности для биологической систематики принципа дихотомии) и проследить его концептуальные отношения — как генеалогические, так и логического вывода (при этом значение имеют только действительно проведенные выводы). Другими словами, представление науки как процесса является более фундаментальным, чем представление её как структуры, отсюда и первая половина названия книги.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РГНФ (проект № 15–33–01041)*

## **«ТЮРЕМНАЯ АВТОБИОГРАФИЯ» Н. А. МАКСИМОВА (1933): ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ И ПУБЛИКАЦИИ**

**О. В. Максимова**

*Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,  
Россия, Москва, 117997  
E-mail: ovmaximova@mail.ru*

Академик Н. А. Максимов (1880—1952) (НМ) был одним из создателей российской/советской школы физиологов растений. Автобиография была написана им в Ленинграде, в ДПЗ на Шпалерной, после ареста по обвинению в членстве в мифической Трудовой крестьянской партии. Вплоть до конца 2012 года рукопись хранилась в семейном архиве и была передана автору отцом, профессором МГУ В.Н. Максимовым (1933—2012), за пару недель до его смерти. Рукопись (почти 190 страниц) была расшифрована и переведена в электронный вид. Она состоит из трёх частей: «Часть I. Детские и юношеские годы» (65 рукописных стр., окончание утрачено), «Часть II. Научная деятельность до 1925 г.» (54 стр., сохранилась полностью) и «Часть III. Преподавательская и связанная с ней литературная деятельность» (примерно 70 стр., не закончена). Почти вся рукопись организована в 8 непрошитых «книжечек»: НМ вкладывал друг в друга сложенные вдвое листы бумаги. Последние 17 страниц написаны поперёк текста и рисунков журнала «Резец» (№ 15, август 1933).

Выдержки из двух первых частей «тюремной автобиографии» были опубликованы в «Историко-биологическом журнале» (2016, № 4 и 2017, № 1). В первой части НМ даёт подробную картину жизни типичной разночинской семьи конца XIX века. Его родителями были известный архитектор А.П. Максимов и Е.И. Максимова, урождённая Сенская, внебрачная дочь архитектора А. Кавоса, женщина незаурядная. Выпускница Бестужевских курсов, она сама там преподавала и много занималась переводами философской и педагогической литературы. Родители со временем разошлись. Огромную роль в воспитании НМ и в развитии его интереса к естествознанию сыграл его отчим В.К. Гауер. НМ подробно описывает домашний быт, детские игры и первые «юннатские» экскурсии,

гимназию, поездки на дачу в Сестрорецк и путешествие в Крым, определившее его интерес к ботанике.

Во второй части описаны студенческие годы в СПб университете и первые опыты самостоятельной научной работы, в том числе поездки в Германию для практики в лабораториях у профессоров В. Пфеффера, В. Оствальда и А. Косселя. С особым чувством НМ пишет о будущем академике А. А. Рихтере (1871—1947), которого всю жизнь считал своим главным Учителем, хотя формально его первыми научными руководителями были такие корифеи, как Д. И. Ивановский и В. И. Палладин. НМ работал и общался с выдающимися русскими ботаниками и физиологами растений: Л. А. Ивановым, С. П. Костычевым, Д. А. Сабининым, Е. Ф. Вотчалом, В. П. Мальчевским, В. Л. Любименко и многими другими. Он пишет и о своих революционных увлечениях: за участие в студенческой демонстрации у Казанского собора (1901) НМ был исключён из университета и сослан в Тверь. Своим восстановлением он обязан Палладину. Работая в Лесном институте (с 1905), НМ занимался проблемой переживания растениями низких температур, что стало одной из главных тематик его работы, принесло ему всемирную известность — и привело в тюрьму и ссылку из-за конфликта с Лысенко. В мае 1913 г. он защитил магистерскую диссертацию «О вымерзании и холодостойкости растений» (объём 330 стр., оппоненты — Палладин и Х. Я. Гоби), которая была опубликована в специальном выпуске Трудов Лесного института и одновременно — по-немецки, что вызвало активный отклик зарубежных учёных.

Среди наиболее интересных деталей второй части: описание поездки в Бейтензоргский (ныне Богорский) ботанический сад на о-ве Ява (1910) и работы в Тифлисском ботаническом саду (1914—1919), где основной тематикой исследований стала засухоустойчивость растений. Вернувшись в Петроград (1921), НМ по приглашению В. Л. Комарова организовал экологические исследования в Главном ботаническом саду. С 1922 г. НМ стал работать в ГИОА, одновременно возглавив кафедру ботаники Педагогического института им. Герцена (1922—1932). В 1925 г. он стал зав. отделом прикладной физиологии во Всесоюзном институте прикладной ботаники и новых культур (впоследствии и поныне — легендарный вавиловский ВИР), где и работал в тесном контакте с Н. И. Вавиловым вплоть до ареста 5 марта 1933 г. вместе с группой сотрудников института.

В третьей части НМ пишет, что преподавать начал, ещё будучи студентом (1900—1901): он ассистировал Рихтеру на занятиях по микробиологии на курсах Лесгафта. НМ преподавал естествознание в гимназии Песковской (1902—1905) и в Тенишевском училище (1904—1906). Будучи оставленным при университете для подготовки к профессорскому званию, НМ вёл практикум по анатомии растений, продолжив эти занятия на кафедре ботаники Лесного института. Лекционную деятельность НМ начал в 1907 г., когда Рихтер, уехавший на год на Неаполитанскую станцию, передал ему свой курс физиологии растений на кооперативных «Сельскохозяйственных курсах для лиц обоего пола». Ему ассистировала Т. А. Красносельская, ставшая со временем его женой и матерью его первого сына, Сергея. После ухода с курсов (1908) НМ вплотную занялся своей экспериментальной работой и подготовкой к магистерским экзаменам. Он живо и не без юмора описывает экзаменационный процесс, свой общение с Гоби и другими экзаменаторами. После защиты диссертации он стал читать в СПб университете «Физиологические основы экологии растений» — один из первых курсов по экологии в России.

Впоследствии НМ преподавал в самых разных учебных заведениях: от курсов для учителей (с 1909), курсов по агрометеорологии (с 1912), Высших женских курсов в Тифлисе (с 1914), Институте политпросветработы (с 1924) — до профессорства в Саратовском гос. университете (1935—1939) и в Московской сельхозакадемии им. К. А. Тимирязева (с 1943). Ему был близок практический взгляд на академическую науку, именно в этом ключе был выдержан написанный им учебник физиологии растений, выдержавший 9 изданий в СССР (1927—1958) и переведенный на почти все европейские языки и языки народов СССР. НМ подробно пишет о других своих публикациях, прежде всего — о монографии «Физиологические основы засухоустойчивости растений» (1926), изданной при поддержке Вавилова. Она была издана в США под редакцией проф. Р. Яппа (1929, 1935). После нескольких месяцев заключения в ДПЗ НМ был на 3 года сослан в Саратов. За него не побоялся поручиться академик Н. М. Тулайков (1875—1938). Он принял НМ на работу в ВИЗХ, директором которого был вплоть до собственного ареста (1937). Пока НМ был в заключении, у него от брака с С. В. Тагеевой родился сын Виктор, а в 1939 г. — сын Дмитрий. В 1940 г. судимость с НМ была снята, и он переехал в Москву, где был

принят в Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева. В 1946 г. НМ был избран академиком АН и стал директором ИФР. Он занимался проблемами фотопериодизма, регуляторной ролью фитогормонов. Все его исследования базировались на учёте сложного механизма адаптогенеза растений, сложившегося в процессе эволюции.

Скончался НМ 9 мая 1952 г. на своей даче в академическом посёлке Луцыно под Звенигородом и похоронен на деревенском кладбище. А его рукопись вернулась к жизни через без малого 80 лет.

## **ИСТОРИЯ ОДНОЙ РУКОПИСИ (ОБ ЭКСПЕДИЦИИ А. А. ПЕРЕДЕЛЬСКОГО В ОКСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)**

**Николаева А. М.**

*Окский заповедник, Россия, Рязанская область,  
Спасский р-н, п/о Лакаш, 391072  
E-mail: nikolaeva.2005@mail.ru*

В архиве Окского заповедника хранится пожелтевшая от времени рукописная работа «К вопросу о становлении эволюционного процесса. Элементы пойменной и внепойменной энтомофауны Окского заповедника». Это отчёт учёного, доктора биологических наук А. А. Передельского. Под его руководством в 1945 году экспедиция Института эволюционной морфологии (в настоящее время Институт проблем экологии и эволюции) им. академика А. Н. Северцова Академии наук СССР проводила исследования на охраняемой территории.

Окский государственный заповедник создан в юго-восточной части Мещёрской низменности в феврале 1935 г. с целью сохранения природных комплексов, типичных для этого региона, изучения в них естественного течения природных процессов и явлений и разработки научных основ охраны природы. Особенностью изучаемой территории является ежегодное затопление значительной её части (поймы рек Ока, Пра) весенними паводковыми водами более чем на месяц. При высоких и средних уровнях половодий пойма бывает залита вплоть до коренного берега, происходит одновременное затопление массы водоёмов. При

очень низких половодьях, когда реки практически не выходят из берегов, затопливаются только наиболее низкие участки поймы, и образование водоёмов происходит по мере таяния снега. Эта особенность территории привлекла внимание А. А. Передельского. В своей работе он рассматривает влияние поймы с паводками на эволюцию адаптаций у насекомых, дает естественно-историческое описание района и обобщает материалы о роли поймы и паводков в жизни Окского заповедника в целом. В поисках наиболее удобных объектов для исследования адаптаций у беспозвоночных животных автором проведены сборы насекомых и пауков в пойменных и внепойменных зонах Окского заповедника. Сборы беспозвоночных были обработаны с помощью известных учёных, классиков русской энтомологии. Представителей полужесткокрылых и равнокрылых насекомых определял доктор биологических наук, профессор Алексей Алексеевич Захваткин. Жуков и муравьев — доктор биологических наук, основатель советской мирмекологической школы Константин Владимирович Арнольди. А. А. Передельский пишет в отчёте: *«Накопление материалов находится в заповеднике в самой начальной фазе, и всякие новые данные поэтому, весьма желательны и необходимы. По сравнению с другими странами мы весьма отстали в работах по инвентаризации и экологической характеристике своих фаунистических богатств. Сознавая это, я параллельно с основными исследованиями произвел довольно обширные сборы насекомых и пауков в Окском заповеднике и его окрестностях»*. Обработка этих сборов служит фундаментом инвентаризации энтомофауны заповедника. Списки, приведенные в отчёте, легли в основу изданных ныне сборников из серии «Флора и фауна заповедников СССР». Причём по некоторым группам они составили значительную долю. Например, из известных в заповеднике полужесткокрылых насекомых, более трети были отмечены А. А. Передельским.

Сотрудники Института эволюционной морфологии глубоко понимали суть заповедной системы. *«Система заповедников должна сохранить нам эталоны природы в неприкосновенности, или, по крайней мере, восстановить таковые»*, — пишет А. А. Передельский в отчёте. Его, как сторонника абсолютной заповедности, угнетало наличие крупного рогатого скота на кордонах и разведение медоносных пчёл, конкурирующих с дикими перепончатокрылыми. Правда, вопрос о пчёлах остаётся

спорным до настоящего времени. Ряд специалистов считают, что для лесных заповедников наличие медоносной пчелы вреда дикой энтомофауне не наносит, а даже наоборот, т. к. увеличивает плодоношение деревьев и кустарников. Следует заметить, что в настоящее время, на кордонах Окского заповедника не содержат ни крупного рогатого скота, ни пасек.

Конечно, в 1945 году, всего через 10 лет после образования заповедника, территория выглядела совсем не так, как сейчас. Вот, что сказано в отчёте: *«Нужно отметить и подчеркнуть поистине убийственное состояние природы Окского заповедника. Пусть это будет сказано слишком сильно, пусть по сравнению с окрестными незаповедными территориями природа Заповедника и кажется на первый взгляд девственной, но она, конечно, далека от того идеала, который выдержал бы требование служить эталоном природы данной зонально-почвенно-климатической области. Слишком тяжёлое прошлое (вырубки, пожары, образование пустырей, подсечка, пастьба скота, покосы) было у данной территории».*

Впечатляет широта мысли и трудолюбие А. А. Передельского. За один сезон работы в Окском заповеднике был подготовлен отчёт на 197 листах! Текст отчета составляют 168 листов, ещё 29 — фотографии, карты и даже акварельные зарисовки насекомых. Отдельно прилагаются списки насекомых (жуки, цикады, клопы, муравьи). Эта рукопись и в настоящее время остается не только историческим документом, но и настоящим кладом для исследователей. Очень важно, когда труд учёного служит следующим поколениям.

## **БИОЛОГИ О СТРУКТУРАХ МЫШЛЕНИЯ В НАУКЕ О ЖИВОМ**

**Поздняков А. А.**

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091  
E-mail: pozdnyakov@eco.nsc.ru*

Некоторые биологи признают существование структур мышления, определяющих характер научных концепций. Такие структуры обозначаются ими как «мышления».



**Популяционное мышление.** Возникло в процессе формирования «новой систематики» и синтетической теории эволюции. В контексте этой структуры мышления подчеркивается уникальность всего в органическом мире. Большое значение придаётся индивиду: *«Различия между биологическими особями являются реальными, в то время как средние значения, которые можно вычислить при сравнении групп особей (видов, например), являются искусственными умозаключениями. Это фундаментальное различие между классами ученых-физиков и популяциями биологов имеет различные последствия»* (Маур, 1982, р. 46–47).

**Типологическое мышление.** Противопоставляется популяционному мышлению и отождествляется Майром с эссенциализмом, причем *«Согласно этой концепции, наблюдаемое разнообразие Вселенной отражает существование ограниченного числа скрытых «универсалий», или типов («идей» в понимании Платона). Особи не находятся друг с другом в каких-либо особых отношениях, являясь просто выражениями одного и того же типа. Изменчивость есть результат несовершенства проявлений идеи, скрытой в основе каждого вида. О наличии одной и той же скрытой сущности судят по сходству индивидуумов»* (Майр, 1974, с. 20). Майр крайне негативно оценивал типологическое мышление, считая его заблуждением доэволюционной эпохи. Несмотря на утверждения популяционистов о несостоятельности типологии, она находит аргументированную поддержку многих философов и биологов.

**Древесное мышление.** Анонсировано Р. О'Харой. Она получила широкое распространение в связи с развитием филогенетической систематики. Противопоставляется популяционному мышлению, но рассматривается в качестве аналога популяционного мышления в филогенетике. В контексте древесного мышления совокупность эволюционных событий упорядочивается в форме дерева, эволюционная история интерпретируется как история дивергенций, виды рассматриваются как части единого филогенетического дерева (О'Нара, 1998).

**Групповое мышление (классификационное мышление).** Рассматривается О'Харой как издавна существующее в систематике. В контексте этой структуры мышления полагается, что виды можно классифицировать так же, как и отдельные объекты, т.е. считается, что каждый представитель класса является независимой повторностью, соответственно, путём

абстрагирования от дублирующих объектов возможно создание общей картины, описывающей всех членов класса (O'Hara, 1998).

**Развитийное мышление.** В контексте этой структуры мышления эволюционная история трактуется как история индивидуального развития (O'Hara, 1998). Синонимом этой структуры мышления является *cycle-thinking*, анонсированное А. В. Мартыновым. Им предлагается новое направление — онтогенетическая систематика. Основные идеи заключаются в том, что особь рассматривается как часть онтогенетического цикла, который будет единицей классификации и единицей эволюции. Онтогенез определяет эволюцию, которая сводится к формированию и разрушению различных онтогенетических циклов (Martynov, 2011).

**Товарное мышление (*goods-thinking*).** Противопоставляется древесному мышлению. Эта форма мышления введена на основании распространённости горизонтального переноса генов, который вносит значительные коррективы в отображение связей между особями в форме дерева. В контексте этой структуры мышления гены можно рассматривать как товары в том смысле, как они рассматриваются в экономике. Как в экономике товары могут быть обменены, перемещены, изменены, объединены, также и гены могут приобретаться разными способами, изменяться и т. д. (McInerney, 2011).

**Сетевое мышление.** Предполагает целостный подход к исследованию явлений. В этом контексте системы рассматриваются как составленные из структурно и функционально интегрированных элементов. Наблюдатель также является элементом сети, причём его мысли и эмоции могут оказывать воздействие на наблюдаемое. С этой точки зрения исследование частей в их изоляции от целого не позволяет достичь понимания. Биологические законы должны формулироваться не в форме линейной причинности, а в коррелятивной форме, т. е. биологические законы — это законы сосуществования (Sattler, 1986).

**Иерархическое мышление.** Противопоставляется сетевому мышлению. Установление иерархического порядка является целью научных классификаций. Также иерархии играют большую роль в структуре человеческого сообщества (Sattler, 1986).

**Гомологическое мышление.** Анонсировано М. Эршефски. Противопоставляется фенетическому и аналогическому мышлениям (Matthen,

2007). В контексте гомологического мышления свойства анализируются в терминах их происхождения от общего предка. Ожидается, в контексте этой структуры мышления возможно описание различных явлений — от генов до поведения и культурных феноменов (Ereshefsky, 2007).

**Фенетическое мышление.** В контексте этой структуры мышления конструируются классы свойств по сходству (Matthen, 2007).

**Аналогическое мышление.** В контексте этой структуры мышления конструируются классы свойств по общности функций (Matthen, 2007). Отмечается, что на эмпирическом материале в значительной части случаев невозможно разделить гомологии и аналогии (Ereshefsky, 2012).

**Морфологическое мышление.** Анонсировано Р. Сэттлером. Исследования в контексте этого мышления нацелены на поиск корреляций (Sattler, 1986, p. 124). Более точным обозначением было бы *анатомическое мышление*.

**Генетическое мышление.** Согласно М. А. Шишкину является одной из линий развития дарвинизма и связывается им с именем А. Вейсмана; опирается на преформационную концепцию развития (Шишкин, 2010).

**Эпигенетическое мышление.** Противопоставляется генетическому мышлению, как альтернативная линия развития дарвинизма, и связывается с именами И. И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона; опирается на эпигенетическую концепцию развития (Шишкин, 2010).

## НАВСТРЕЧУ СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ ОТКРЫТИЯ Н. И. ВАВИЛОВЫМ ЗАКОНА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Раменская М. Е.

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Географический факультет, Россия, Москва, 119991  
E-mail: ramuza@yandex.ru*

В комиссии РАН по сохранению и разработке научного наследия академика Н. И. Вавилова к 100-летию открытия Н. И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (ЗГР) готовится

библиография работ, обсуждающих этот закон и вытекающую из него Вавиловскую концепцию вида.

Все работы, охваченные библиографией, по тематике разбиваются на 8 разделов. Из них два — исторические — это (1) история открытия закона и восприятия его научным сообществом и (2) накопление фактов параллелизма предшественниками Н.И. Вавилова. Остальные относятся к развитию идеи ЗГР и его применению. Это (3) работы, популяризирующие закон в отдельных статьях, учебниках или справочниках; (4) рассмотрение проявлений закона, являющихся либо его подтверждением, либо расширением его рамок на новые таксоны и новые биологические явления; это применение закона в (5) научной или (6) практической деятельности; (7) теоретические работы, объясняющие либо развивающие идею закона. Наконец, (8) — работы, рассматривающие работу Н.И. Вавилова «Линнеевский вид как система».

В **первый раздел** включена статья В.Д. Есакова, доказывающая: мысль о том, что параллелизм в наследственной изменчивости является научным законом, сформулирована Н.И. Вавиловым 12 мая 1920 г.; включена критика закона различными авторами, в том числе «философами-марксистами» и лысенковцами, другие работы о восприятии закона.

**Второй раздел** интересен тем, что каждый из предшественников критиками Н.И. Вавилова выдвигался как автор закона. Впервые явление параллелизма упомянуто Нодэном в 1856 г, затем описано американским палеонтологом Копом (E.D. Cope) вскоре после публикации Дарвином «Происхождения видов». Явление Коп назвал гомологическими рядами и противопоставил естественному отбору. Позже факты параллелизма, в частности, описывал Дарвин. Ближе всех к ЗГР подошёл Э. Баур, который в 1919 г. рассмотрел параллелизм как явление генетическое. Отличие подхода Н.И. Вавилова от подхода предшественников первым показал А.А. Ячевский (1921).

В **третьем разделе** подчёркивается необходимость для понимания ЗГР широкого подхода к биологическим явлениям.

**Четвёртый раздел** охватывает все области органического мира от прокариот до человека и множество биологических явлений. Так, обзор Добржанского 1927 г. показал, что ЗГР, открытый на культурных растениях путём простых наблюдений и скрещиваний, подтверждается иссле-

дованием видов рода *Drosophyla* с использованием тонких методов, разработанных Т.Г. Морганом. Д.К. Беляев, сообщая о дестабилизирующем отборе, отмечает, что при жёстком отборе, сопровождающемся стрессом, каковым является отбор при domestикация животных, включаются молчащие гены и появляются неизвестные ранее гомологические ряды признаков. Пожалуй, наиболее сложное явление, обусловленное максимальным числом генов и неоднократно возникавшее поэтапно — это апомиксис. Автор статьи о подчинении этого явления ЗГР С.С. Хохлов (1967) в докладе отметил, что фактически любое биологическое явление, если его изучать на широком диапазоне таксонов, покажет, подчинение закону Н.И. Вавилова. Но в статье, написанной по докладу, эта мысль, к сожалению, отсутствует.

Из **5-го раздела** видно, что обычно закон используется в систематике, но ряд научных направлений, включая сравнительную генетику (Т.С. Фадеева) или фенетику (А.В. Яблоков) без учёта гомологических рядов невозможен.

На практике (**6-й раздел**) ЗГР используется обычно в селекции и интродукции (см. обзор П. М. Жуковского), при учёте видового разнообразия (С. И. Неуймин), а последние годы также при поисках объектов для domestикации (J. Smartt, и др.)

**Раздел 7** особенно сложен. Большое число работ описывают и объясняют ЗГР фактами из молекулярной генетики (И.А. Захаров, С.Н. Родин, Ю.В. Чесноков, К. Folta, I.B. Rogosin и др.). С точки зрения общей теории систем ЗГР рассмотрел Ю.А. Урманцев (1968). Система состоит из элементов и отношений между ними. Те и другие разнообразны, но внутри этого полиморфизма существует и изоморфизм, т.е., наличие сходных элементов. Последние могут придать системе сходные свойства. Яркий пример изоморфизма — гомологические ряды в химии, обеспеченные единством атомного строения вещества. Единство материальной основы носителя генетической информации у всего живого обеспечивает наличие сходных свойств у организмов — такова системная природа ЗГР. Однако, у многоклеточных организмов едино также их клеточное строение — оно обеспечивает параллелизм тканевых структур, открытый А.А. Заварзиным. Кроме того, сходные структуры у живых систем могут образоваться и на чисто морфологической основе. Пример С.В. Мейена

(1975) — сходные ряды, образуемые жилкованием листьев и крыльев насекомых. Сходство обеспечивается пространством логических возможностей: плоские и крыло и лист питаются из одной точки. Это по Н. И. Вавилову не гомологические, а аналогические ряды. Б. М. Медников находит переходы между ними: случаи неполной и ложной гомологии. Он же утверждает, что главная слабость СТЭ в том, что она не учитывает ЗГР. Ему вторят С. В. Мейен, С. Н. Родин и др.

Особый интерес представляют работы палеонтологов. Палеонтология позволяет, по А. Л. Розанову, учитывать фактор времени. С. В. Рожнов (2006) обращает внимание на появление у многих таксонов одновременно таких гомологических рядов признаков, на основе которых возникает план строения нового крупного таксона. *«Это явление было убедительно показано на примере появления признаков млекопитающих в морфологии звероподобных рептилий и было названо маммализацией»*, — пишет Рожнов. Не связано ли оно по Д. К. Беляеву с экспрессией молчащих генов?

**Раздел 8** показывает, что большинство положений Вавиловской концепции вида научным сообществом приняты, но часто их связывают с другими именами.

К настоящему времени библиография превысила 300 названий. Но за полноту её ручаться нельзя.

## **УРАЛЬСКИЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ Н. В. ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКОГО: ОТРАЖЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ЕГО ШКОЛЫ**

**Смирнов Н. Г.**

*Институт экологии растений и животных, УрО РАН,  
Россия, Екатеринбург, 620144  
E-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru*

После работ на секретном ядерном объекте 0215 в Челябинской области Н. В. Тимофеев-Ресовский продолжил жить на Урале, но занимался уже открытой тематикой с 1955 по 1964 годы. В этот период

местом его работы был отдел радиобиологии и биофизики Института биологии Уральского Филиала АН СССР (ныне Институт экологии растений и животных УрО РАН). Значительную часть времени он проводил в Ильменском заповеднике, где был создан полевой стационар на берегу озера Миассово. В противоположность райской обстановке в Миассово, в Свердловске его окружали горожане, которых он характеризовал как «угрюмых нехристей». Промышленный город, закрытый для посещения иностранцами, и внешним обликом производил унылое впечатление. В разнородной научной среде Свердловска, в которой оказался Николай Владимирович, встречались и лысенковцы-ортодоксы, и редкие несломленные борцы за генетику. В связи с войной или под влиянием лысеновщины здесь оказались в фактической ссылке такие биологи как: гидробиолог с европейским именем Н. К. Дексбах, классик цитогенетики растений, соратник академика Н. И. Вавилова, ботаник Б. А. Вакар, ученик академика Н. И. Вавилова физиолог животных В. И. Патрушев. Основная масса биологов разных биологических учреждений были тихими конформистами и старались спокойно пережить лихие времена.

Характерным эпизодом научной жизни того периода была защита докторской диссертации Н. В. Тимофеевым-Ресовским, которая состоялась в 1962 году в Институте биологии УФАИ СССР. Это была защита по совокупности работ на тему «Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии». Директору Института и председателю совета по защитам С. С. Шварцу стоило больших усилий получить разрешение на проведение этой защиты. Напомним, что кроме прочих «сложностей» у диссертанта не было диплома о высшем образовании. Среди оппонентов был сотрудник Института биологии доктор наук ботаник П. Л. Горчаковский, который оставил интересные воспоминания о Н. В. Тимофееве-Ресовском. Кроме него свои мемуары о встречах и совместной работе опубликовали другие уральцы в специальном сборнике статей «Н. В. Тимофеев-Ресовский на Урале. Воспоминания», вышедший в 1998 году в издательстве «Екатеринбург».

«Элитное» место в Советском научном мире принадлежало физикам, от работы которых зависела оборона страны. На Урале, в «опорном крае державы», эта часть научного сообщества и в те годы была заметной и по числу и по научному весу. Именно благодаря этим физикам Н. В. Тимофеев-Ресовский впервые получил выход к обширной аудитории

слушателей в Свердловске, включая студенческую молодёжь. После цикла неофициальных лекций о генетике, с которыми он выступил на «закрытом» физико-техническом факультете Уральского политехнического института, имя опального генетика стало знаменитым и привлекательным в молодежной среде разных специальностей. С лекциями для желающих он выступал и в Свердловском сельскохозяйственном институте. В конце таких лекций сторонники Т.Д. Лысенко пытались «поставить на место реакционного генетика». Природный артистизм и остроумие в сочетании с энциклопедическим образованием ставили Николая Владимировича на такую недосягаемую для критиков высоту, что симпатия зала без сомнения была полностью на стороне «формального генетика». Так, впервые увидев на лекторском месте Н.В. Тимофеева-Ресовского, позднее в его окружении в Институте биологии или в Миассово оказались студенты Свердловского медицинского института (Н.В. Глов, В.С. Мархасин, С.И. Ворошилин, А.А. Позолотин), Уральского лесотехнического института (Л.Ф. Семерилов, В.В. Плотовиков), биологи из Уральского государственного университета (Э.А. Гилев, Ю.И. Новоженев, Ю.А. Малоземов, Г.И. Махонина и другие). Некоторые молодые зоологи выпускники университетов других городов (В.Г. Ищенко из Ленинграда и В.Е. Береговой из Перми) начали свой научный путь в Институте биологии УФАИ под руководством С.С. Шварца, но влияние на них научной и человеческой харизмы Н.В. Тимофеева-Ресовского трудно переоценить. В 1955 г. в Свердловске при участии Н.В. Тимофеева-Ресовского была создана ещё одна площадка для научного общения. Там происходило утверждение научной мысли вопреки господствовавшему лысенковскому мракобесию. Такой площадкой послужило Уральское отделение МОИП. Это отделение выпустило три номера Бюллетеня в 1958, 1959 и 1969 гг. Наиболее интересен выпуск 1, т.к. там помещена хроника заседаний секции биофизики и радиобиологии за 1956 год, которой руководил Н.В. Тимофеев-Ресовский, заметка Лучника «О рабочих совещаниях лаборатории биофизики УФАИ СССР», подробная информация о содержании заседаний летнего коллоквиума лаборатории биофизики УФАИ на биостанции «Миассово». Последняя подразделена на четыре тематических блока: Доклады на общие естественно-научные темы, биогеоэкология и радиостимуляция, кибернетика, эволюционные проблемы. Рассмотрение перечисленных докладов пора-



жает широтой охвата научных проблем, высоким уровнем докладчиков. Даже простой взгляд на их перечень показывает, что двигателями этих заседаний были Н. В. Тимофеев-Ресовский и А. А. Ляпунов. По эволюционной проблематике активным докладчиком была и Р. Л. Берг. Среди тем следует упомянуть географическое видообразование и полиморфизм, популяционную генетику, эволюцию хромосом, биофизические основы мутационного процесса, строение и редупликация нуклеиновых кислот и др. В вып. 2 Бюллетеня за 1959 г. опубликована обширная статья Н. В. Тимофеева-Ресовского и Эрвина Штреземана (1889—1972) «Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая-хохотунья-клуша», вошедшая в золотой фонд эволюционной литературы.

Для любого научного работника вне зависимости от возраста, положения и специальности высшим экзаменом на профессиональную зрелость и своего рода пропуск в «свой» круг был доклад на семинаре лаборатории биофизики. Для совсем ещё молодых биологов, которые пока слушали результаты старших коллег, эти семинары были местом быстрого взросления, школой профессионализма в науке, смелости и свободы мысли. Из этой молодёжи всего через несколько лет выросли соавторы корифеев и самостоятельные исследователи. Особое место в этом ряду занимает Николай Васильевич Готов (1939—2016). Он начал научную жизнь как аспирант Н. В. Тимофеева-Ресовского и стал специалистом по радиационной генетике дрозофилы (защитил диссертацию в 1967 г.), а в 1973 году он был уже соавтором учителя и А. В. Яблокова по монографии «Очерк учения о популяции». В этой книге ему принадлежит глава о генетике популяций. Там заложены основы многих идей и направлений, развитых далее Н. В. Готовым с многочисленными учениками и коллегами по работе в МГУ, ЛГУ, Марийском университете. На организованных им популяционных семинарах в разных городах России звучало эхо Миссова и лаборатории биофизики УФАИ СССР.

Секция  
ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ

Стеновые доклады

ИЗ ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ АНТРОПОЛОГИИ:  
ДРЕВНОСТЬ, ПРАРОДИНА, ПРЕДКИ ЧЕЛОВЕКА

Козлова М. С.

*Институт истории естествознания и техники  
им. С. И. Вавилова РАН, Россия, Москва, 125315  
E-mail: mariannakozlova@yandex.ru*

Развитие эволюционной антропологии как науки началось после выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1871). Придерживаясь версии монофилии, прародиной всего человечества Дарвин считал Африку, где живут крупные человекообразные обезьяны — шимпанзе и горилла. Других доказательств у него не было. Палеонтология приматов тогда только делала свои первые шаги. И хотя уже были известны некоторые виды третичных антропоидов: плиопитеков, родственных гиббонам, и дриопитеков, близких африканским понгидам, а из ископаемых людей: неандертальцы и кроманьонцы, их обнаружили пока только на территории Западной Европы. После открытия на о-ве Ява в 1891/93 гг. Е. Дюбуа ископаемых костей, объявленных им останками «связующего звена» — питекантропа, предсказанного Э. Геккелем, азиатская версия обрела популярность. Ее сторонниками были Э. Геккель, Г.Ф. Осборн, Д.Н. Анучин, П.П. Сушкин, М.Ф. Нестурх. Палеонтологический материал долгое время свидетельствовал в пользу Азии. Чаша весов склонилась в сторону Африки благодаря раскопкам Лики 1950—1960-х гг. в Олдовэе (Кения), где были найдены останки зинджантропа (*Australopithecus boisei*), *Homo habilis* и питекантропа (*Homo erectus*).

Другой основополагающей проблемой антропогенеза является древность человека, представления о которой менялись в зависимости от новых данных и методов исследования. Во времена Ч. Дарвина смелым

считалось предположение, что человеку не меньше 20 тыс. лет (Ч. Лайель, Э. Геккель). Находки в миоценовых слоях африканских дриопитеков (проконсулов) и рамапитеков, считавшихся в 1970-е гг. предками гоминид, а также олигоценового примата с признаками понгид — *Aegiptopithecus zeuxis*, позволили антропологам предположить, что дивергенция обеих линий произошла в нижнем миоцене (В.В. Бунак), или даже в верхнем олигоцене (М.И. Урысон). Вместе с тем, результаты иммунологического исследования альбуминов различных видов приматов, проведенного в 1967 г. V. M. Sarich и A. C. Wilson, показывают, что это событие произошло всего 5 млн лет назад. Сравнение 44 ферментных локусов человека и шимпанзе и получение количественной оценки генетического различия между ними М. С. King и А. С. Wilson в 1975 г. дали тот же результат. В 1980-е годы в практику эволюционно-антропологических исследований вошли методы картирования и гибридизации ДНК. Разными исследователями были получены следующие оценки времени выделения человеческой линии эволюции: от 2,7 до 9 млн лет назад. По мнению большинства специалистов, решать проблемы филогении гоминид следует на комплексной основе, при интеграции данных палеонтологии, сравнительной анатомии и молекулярной биологии. В последние годы учёные сошлись на том, что ветвь гоминид отделилась от ствола третичных приматов 6–8 млн лет назад. В связи с этим особенно интересна находка, сделанная в 2002 г. в Чаде (Центральная Африка). Там, в пустыне Джураб, обнаружили череп, абсолютный возраст которого был определен в 6–7 млн лет. Находка получила название *Sahelanthropus tchadensis* (*Сахелантроп чадский*), или *Тумай*. По прикреплению шейных мускулов можно предположить, что *Тумай* был прямоходящим. Он имел выдающиеся надбровные дуги, характерные для рода *Номо* (исключая современных людей), и такие человеческие признаки как короткое лицо и небольшие зубы, особенно клыки. Предположительно, это был примат, имеющий в своём строении черты гоминидов и живший в эпоху разделения линий эволюции человека и шимпанзе.

Важна также проблема предков, времени и места происхождения *Homo sapiens*. Антропологи уже начали склоняться к точке зрения американского исследователя Б. Кемпбелла, еще в 1960-е годы утверждавшего, что неандерталец и современный человек являются всего лишь подвидами одного вида — *Homo sapiens neanderthalensis* и *Homo sapiens sapiens*.

Однако исследование мтДНК неандертальца из пещеры Фельдхофер в 1997 г. показало, что *Homo neanderthalensis* и *Homo sapiens* относятся к двум независимым линиям эволюции, разделившимся предположительно 690–550 тыс. лет назад. Гипотеза обмена генами между этими видами не подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями, в частности неандертальской мтДНК из Мезмайской пещеры. Точка зрения Кемпбелла противоречит результатам сравнительного анализа на основе не только молекулярно-генетических, но и морфологических и палеоэкологических данных.

Первым использовал ДНК митохондрий, которая передается только по женской линии, американский генетик А. К. Уилсон в 1985 г. Он построил генеалогическое древо человечества на основе выявленных различий, изучив образцы современных мтДНК из крови людей со всех частей света. В итоге выяснилось, что все они могли произойти от мтДНК общей праматери, которая жила 200 тыс. лет назад в Африке южнее Сахары, точнее, прапопуляции. Просто мтДНК всех соплеменниц до нас не дошли. Восстановление истории человеческих популяций по вариациям в Y-хромосоме, которая передается от отца к сыну, также указывает на африканское происхождение вида *Homo sapiens* от одной предковой популяции, распавшейся 185–135 тыс. лет назад.

С генетиками не согласились антропологи А. Дж. Торн и М. Х. Уолпофф, создавшие на основе обобщенных палеоантропологических, антропогенетических и археологических данных, указывающих на автохтонный характер культурного развития в палеолите, модель мультирегиональной эволюции человека. Эта модель разрабатывается также археологом А. П. Деревянко, много лет занимавшимся раскопками в Денисовой пещере на Алтае. Там были найдены самые древние артефакты, сделанные с помощью методов шлифовки, сверления и расточки, характерных больше для неолита, чем даже для верхнепалеолитических культур. В частности, костяная игла с просверленным ушком (50 тыс. лет) и каменный браслет — возраст геологических отложений около 30 тыс. лет. Вместе с тем, гоминиды, чьи костные останки обнаружили в Денисовой пещере в 2010 г., генетически были ближе к неандертальцам, чем к *Homo sapiens*, что выяснилось в результате анализа ядерной ДНК из фаланги пальца. По всей вероятности, «денисовцы», жившие 50–30 тыс. лет назад,

представляли самостоятельную и также вымершую ветвь человечества, оставившую лишь незначительные следы в геномах полинезийцев, коренных жителей Австралии и Малайского архипелага.

Благодаря результатам молекулярно-генетических исследований к концу XX века возобладала версия моноцентризма, согласно которой все эволюционно продвинутые виды гоминид возникали в Африке, а уже оттуда расселялись по планете несколькими волнами. При этом игнорировались данные археологии, палеоантропологии и генетики, свидетельствующие в пользу автохтонного развития нескольких линий эволюции гоминид, которые шли в одном направлении — к человеку современного типа. Палеоантропологические открытия, сделанные в Восточной и Центральной Африке на грани XX и XXI вв., в частности находки *Ardipithecus ramidus* (4,4 млн лет), *Orrorin tugenensis* (6 млн лет), *Sahelanthropus tchadensis* (6–7 млн лет), заставили иначе взглянуть на эволюцию высших приматов. Филогенетические связи между ними пока не ясны. То же самое можно сказать и об отношениях между *Homo heidelbergensis* (около 500 тыс. лет), признанным многими антропологами непосредственным предком *Homo sapiens*, и *Homo antecessor* (780 тыс. лет), чьи останки были обнаружены в 1994 г. при раскопках на холмах Атапуэрка (Испания).

Поиски предков и создание стройных филогенетических схем усложняются блочностью строения организмов. Этот принцип лежит в основе морфологической эволюции и относится также к антропогенезу. Третичные приматы могут сочетать краниологические признаки гоминид с обезьяньими пропорциями посткраниального скелета, или наоборот. Найти «связующее звено» бывает непросто. Так, относительно ископаемых форм из Восточной Африки антрополог П. Шипман в 1986 г. заявила об отсутствии ясного представления, кто от кого произошёл. Вероятно, без систематических исследований ДНК третичных приматов и плейстоценовых гоминид, без глубокого понимания законов биологической эволюции, которого пока нет, специалистам не удастся построить схему, соответствующую действительному ходу антропогенеза.

## О СОЦИАЛЬНОЙ ИСТОРИИ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ГЕНЕТИКИ И ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Конашев М. Б.

*Институт истории естествознания и техники  
им. С. И. Вавилова РАН, Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: mbkonashev@mail.ru*

Ещё в конце прошлого века некоторые отечественные генетики, а также учёные из других областей биологии обратились к истории собственных наук советского периода, точнее к тому, что принято называть социальной историей науки. Однако при этом вместо историко-научного исследования подчас предлагается личная трактовка автором того, что представляла собой история описываемого им предмета и, заодно, весь советский период истории страны, включающая, само собой, весьма нелицеприятную оценку им этого периода. Сначала такая интерпретация истории отечественной генетики, эволюционной теории и биологии в целом проявилась ещё в конце прошлого века в связи с общей, ставшей популярной и господствующей, критикой данного периода, а затем в ещё большей степени в тех работах по истории лысенкоизма, в которых были предприняты попытки реабилитации Т.Д. Лысенко, и, напротив, дана обстоятельная критика этих попыток. Во всех этих публикациях, так или иначе, прямо или косвенно затрагивались социально-политические аспекты развития генетики, а также эволюционной теории в СССР. Однако, никаких исследований этих аспектов авторами, в лучшем случае опирающимися в своих заключениях на работы по общей отечественной и частично зарубежной истории, самостоятельно не проводилось.

Социально-политические аспекты развития генетики, а также эволюционной теории в СССР, в работах отечественных и зарубежных историков науки конца XX — начала XXI вв. также были исследованы лишь фрагментарно и односторонне, хотя ещё в начале постсоветской эры был опубликован своего рода манифест социальной истории науки. При этом авторы манифеста, как и ряда последующих работ, опирались на методологию исследований в области социальной истории науки, применявшуюся их зарубежными коллегами, и в той или иной степени связанную

с советологией, а иногда и буквально её воспроизводили. В результате такого подхода фактически из всего предметного поля изучения был взят лишь один аспект: негативные последствия однопартийного диктата в науке, чем в основном и объяснялся феномен лысенкоизма. Все остальные аспекты почти не исследовались, а часто даже не упоминались. При этом даже история взаимодействия власти и науки в СССР, в первую очередь КПСС и генетики, рассматривалась односторонне и уже потому не полностью.

Разгром генетики не произошёл сразу после революции в октябре 1917 г., «учиненной» большевиками. Напротив, только после революции и благодаря революции генетика и возникла в Советской России в 1920-е гг. Никто не громил генетику уже и во второй половине 1950-х гг., хотя восстановить её в основном смогли только во второй половине 1960-х гг., после отставки Н.С. Хрущева. Весь последующий советский период отечественной истории она успешно, хотя, наверное, не так, как хотелось бы самим генетикам, развивалась. Во всяком случае, не менее успешно, чем в последующие годы. Разумеется, партийное, подчас неумное вмешательство сказывалось и тогда, когда генетику восстанавливали, и позднее. Но основные беды советской генетики произошли во вполне конкретный и всем хорошо известный особый, наиболее противоречивый и трагический период сталинизма. И конкретная дата разгрома генетики тоже давно известна — август 1948 г. Тоже самое относится и к развитию эволюционной теории в СССР.

Не нужно быть филологом, чтобы увидеть разницу между двумя словами — «сталинизм» и «коммунизм», и не нужно быть социальным философом, чтобы понимать разницу понятий, обозначаемых этими словами. Когда-то, ещё на заре античной науки, дельфинов относили к рыбам, потому что у них есть хвост и плавники, и они плавают в воде. Но как потом было установлено уже более или менее развитой наукой, дельфины не рыбы, а животные, и относятся к подотряду зубатых китов (*Odontoceti*) отряда китообразных класса млекопитающих, к тому же представляют собой целое семейство. Естественно ожидать от тех, кто является естествоиспытателем и, более того, причисляет себя к эволюционистам, современного эволюционного подхода при обращении к социальной истории науки. В том числе при рассмотрении и объяснении одного из видов социальной эволюции: того, как эволюционировало такое вполне конкретное

историческое образование как советское общество (включая советское государство). При таком подходе нельзя не видеть и не пытаться объяснить отдельные стадии этой эволюции, их особенности, качественные отличия, отчетливо обозначенные границы, механизм перехода от одной стадии к другой, и, наконец, суть каждой из этих стадий и всей эволюции. Только такой подход соответствует стандартам эволюционной биологии, а также эволюционной макросоциологии. У другого подхода, возможно, и есть какие-то свои обоснования и оправдания, как политические, так и моральные, но это всё же ненаучный подход. Тем, кто его разделяет, по незнанию ли, или по другим причинам, видимо, неведомы те исследования эволюции советского общества, которые были выполнены отечественными и зарубежными учёными за последние двадцать пять лет, и результаты этих исследований, опубликованные, в том числе и на русском языке.



Секция  
ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ  
ТЕОРИИ И МУЗЕЙНОЕ ДЕЛО

Устные доклады

ПРОСТО ОБ ЭВОЛЮЦИИ:  
ДЕНЬ ЭВОЛЮЦИИ В ДАРВИНОВСКОМ МУЗЕЕ

Александрова А. А.

*Государственный Дарвиновский музей,*

*Россия, Москва, 117292*

*E-mail: anialex@darwinmuseum.ru*

Традиция отмечать годовщину со дня рождения Ч. Дарвина — автора первой научной теории эволюции — имеет многолетнюю историю. С конца 1990-х в разных странах стала реализовываться идея устраивать День Дарвина. Разнообразные общественные церемонии, образовательные симпозиумы, лекции, торжественные обеды и другие мероприятия, инициируемые в первую очередь различными высшими учебными заведениями, призваны отдать дань памяти великому учёному с одной стороны, и используются для популяризации науки с другой.

Идея «нести эволюционное учение в массы» руководила и основателем Дарвиновского музея — А. Ф. Котсом. Постоянная экспозиция музея в популярной форме знакомит посетителя, как с историей возникновения эволюционных представлений, так и с современными взглядами на процесс развития органического мира, развившимися во многом из идей, сформулированных некогда Ч. Дарвином. С 2014 г. в музее ежегодно устраивается еще и День эволюции — специальный праздник, приуроченный к дню рождения Ч. Дарвина, цель которого в игровой, доступной форме познакомить посетителей с современными достижениями эволюционной биологии, принципами научного поиска, способствовать развитию у посетителей самостоятельного мышления.

Первые два года мероприятие проходило в пробном формате, во второй половине буднего дня в рамках проекта «Вечер в музее», а затем

приняло форму, традиционную для экологических и социальных праздников в ГДМ, с программой, рассчитанной на целый выходной, хотя, несомненно, День эволюции имеет свою специфику.

Дарвиновский музей — во многом детский. Более половины посетителей ГДМ составляют семьи с детьми. В рамках Дня эволюции перед музеем стоит несколько задач. Заинтересовать школьников идеей эволюции, донести до них в популярной форме основные закономерности развития мира живого, что особенно актуально, учитывая прослеживаемую тенденцию сокращения часов естественнонаучного цикла в школьной программе. Развять устоявшиеся клише, связанные с некорректной трактовкой идей Ч. Дарвина, противодействовать формированию настороженного, предвзято негативного отношения к эволюционным представлениям у старшего поколения. Привлечь в музей молодёжь, сформировать традицию научного просвещения на базе музея.

Основное отличие Дня эволюции от других праздников, регулярно проводимых в Дарвиновском музее — преобладание научной и образовательной направленности над развлекательной. Программа праздника обязательно включает научно-популярную лекцию на темы, отражающие последние достижения эволюционных дисциплин. Для чтения лекций привлекаются ведущие учёные-биологи — популяризаторы науки. В качестве эксперимента в 2014 г. посетителям предлагалось поучаствовать в интернет-голосовании и самим выбрать тему лекции, наиболее актуальную для них. В дальнейшем в качестве альтернативы лекциям предполагается устраивать также ток-шоу и круглые столы с обсуждением различных тем по тематике праздника (теория эволюции и религия, эволюция разума, происхождение жизни).

Традиционно широко представлены на Дне эволюции различные игры, квесты, мастер-классы, интерактивные занятия. Программа меняется год от года, но в ней находят своё отражение основные вопросы, рассматриваемые теорией эволюции: наследственность и изменчивость как универсальные свойства живых организмов, доказательства эволюции, адаптации как результат эволюции, происхождение человека, развитие органического мира, проблема переходных форм и родственные связи между различными таксонами, разнообразие типов онтогенеза. Биография Ч. Дарвина, человека неординарного, с интересной судьбой, также

обыгрывается в различных активностях. Впоследствии предполагается также разработать игровые занятия по темам: эволюция сложных органов, искусственный отбор, генетика человека, борьба за существование, конкуренция и взаимопомощь и др. Часть игр «привязана» к постоянной экспозиции — ответ на вопросы игры посетителю предстоит искать в витринах. Есть и занятия, реквизит которых самодостаточен и, соответственно, более мобилен.

Как показывает статистика, около 60 % наших посетителей приходят в музей впервые. Неудивительно поэтому, что зачастую возникает ситуация, что приоритетом для посетителей оказывается осмотр постоянной экспозиции, а в «эволюционных забавах» они участвуют постольку-поскольку. Вместе с тем нам бы хотелось, чтобы у наших гостей формировалось целостное представление о Дне эволюции как о празднике; для решения этой задачи нами был разработан единый квест по празднику, прохождение которого предусматривает участие в разных активностях, соединённых общим сюжетом.

Помимо сотрудников ГДМ, в празднике традиционно участвуют партнеры музея. Со своими играми и мастер-классами приезжает на наш праздник музей человека «Живые системы». Различные издательства проводят интерактивные занятия, а заодно анонсируют детскую литературу биологической тематики. Специалисты некоммерческого партнёрства «Академия игр» открывают для посетителей целую игротеку, особое место в которой занимает игра «Эволюция».

Четырёхлетний опыт проведения Дня эволюции в Дарвиновском музее показывает: об эволюции можно рассказать просто. Мы продолжаем разрабатывать новые игровые занятия, стремимся расширить адресную аудиторию. Актуальной остается проблема привлечения посетителей, хотя и сейчас на празднике ежегодно бывает 2-3 тысячи человек.

## **МИРОВОЙ ОКЕАН КАК ЛАБОРАТОРИЯ ЖИЗНИ: ПЕРСПЕКТИВЫ СОЗДАНИЯ НОВОГО ЭКСПОЗИЦИОННОГО РАЗДЕЛА**

**Байкова И. Б.**

*Музей Мирового океана, Россия, Калининград, 236006*

*E-mail: irina.baykova@gmail.com*

Музей Мирового океана — комплексный маринистический музей, главным объектом представления которого является океан и взаимодействие с ним человека в различных аспектах. За свою 27-летнюю историю музей заработал амплу «музея кораблей», музея истории изучения и освоения океана. Несмотря на наличие экспозиций, посвящённых биоте океана и аквариального комплекса, главный шаг на пути становления в качестве естественнонаучного музея предстоит совершить. В 2012 году был взят курс на создание нового экспозиционного комплекса «Планета Океан», который бы «вместил» Мировой океан в музейное пространство. В 2018 году строительство должно быть завершено. Комплекс океанологических наук (физику, химию, биологию, геологию океана) представят соответствующие экспозиционные разделы (этажи). Согласно концепции, они будут называться лабораториями: «Лаборатория Земли», «Лаборатория Воды», «Лаборатория Воздуха», «Лаборатория Жизни». Основные задачи создаваемой экспозиции: показать океан как живую экосистему планетарного масштаба, как источник зарождения органического мира Планеты; показать разнообразие минеральных и биологических ресурсов Мирового океана; дать представление о гидрологическом режиме Мирового океана; роли в формировании климата Земли.

Экспозиционный раздел «Лаборатория Жизни» посвящён возникновению, эволюции и организации Жизни в океане. Основные идеи, которые будут отражены в экспозиции:

- 1) происхождение и эволюция органического мира неразрывно связаны с Мировым океаном,
- 2) эволюция биоты Мирового океана связана с геологической историей Земли и климатом,
- 3) биота Мирового океана выполняет средообразующую функцию,

4) биологическая эволюция в Мировом океане — это естественный процесс, сопровождающийся преобразованием экосистем и биосферы в целом.

В экспозиционном разделе «Лаборатория Жизни» будут выделены 2 зоны: «мокрая» и «сухая». «Мокрая зона» или зона аквариумов будет формироваться по зоогеографическому принципу. Здесь будут представлены живые обитатели различных природных зон, сложные сообщества Мирового океана: прибрежные и эстуарные системы, коралловые рифы. Общий объём аквариумов составит более 1 000 тонн.

В так называемой «сухой» зоне главное внимание будет отдано музейным коллекциям. Согласно учётным данным, общее количество предметов по естественнонаучному направлению составляет более 28 000 единиц хранения. Самыми многочисленными (более 9 000 единиц хранения) являются палеонтологическая коллекция и коллекция раковин моллюсков. Самой сложной для комплектования является коллекция биологических предметов, которая формируется по тематическому принципу. Этот подход представляется оправданным, поскольку при создании экспозиции акцент будет сделан не на показе систематики и морфологии, а в большей степени, на том, какие процессы и явления иллюстрирует предмет. В качестве вспомогательных материалов предполагается использовать средства мультимедиа, физические модели. Особое внимание в создании экспозиции уделяется разработке интерактивных экспонатов. Такой подход даст возможность посетителям активно взаимодействовать с музейной экспозицией, вести наблюдения, экспериментировать, находить самостоятельно ответы на вопросы.

В тематической структуре раздела «Лаборатория Жизни» выделено 3 темы: «Микрожизнь», «Древняя жизнь», «Современная жизнь».

Тема «Микрожизнь» расскажет о строении клетки, как элементарной структурной единицы живого, покажет особенности прокариот и эукариот, объяснит различные способы преобразования энергии (хemosинтез, бескислородный фотосинтез, кислородный фотосинтез) и расскажет о поисках ответа на главный вопрос: как появилась жизнь? В этой области появилось немало интересных работ и открытий, неустоявшихся теорий. Не все теории имеют научное обоснование, поэтому речь пойдет только о современных научных взглядах на процесс. Нам представляется

важным дать информацию о том, что научное знание тоже развивается, и главный критерий научности — фальсифицируемость — потенциальная возможность проверить и опровергнуть теорию путём постановки эксперимента. Знания о проведении таких экспериментов, проливающих свет на самые сложные вопросы, стоящие перед наукой, очень важно отразить в экспозиции.

Океан населён живыми существами уже более 3,5 млрд лет. Огромное разнообразие современных обитателей — это лишь малая доля всех видов, которые когда-либо жили в нём.

Тема «Древняя Жизнь» будет представлена палеонтологической коллекцией и расскажет о зарождении и развитии жизни в океане в прошедшие геологические эпохи.

Тема «Современная жизнь» расскажет как о современной биоте океаносферы, так и о её предковых формах, разнообразии видов и сообществ живых организмов, как результате длительного эволюционного процесса. Важным моментом в экспозиции должно стать «присутствие человека». Человек будет рассматриваться не только как продукт эволюции, но и как фактор, влияющий на процессы, происходящие в Мировом океане. С момента появления человека биосфера претерпела довольно сильные изменения. Начиная с XVII века, хозяйственная деятельность человека стала основным фактором ускорения вымирания биологических видов. Есть версия, что в XXI веке мир стоит на грани шестого вымирания. Вопросы взаимоотношений человека и океана, рационального природопользования, поднимаемые в экспозиции, должны заставить посетителя задуматься о своей роли на этой планете и об ответственности перед будущими поколениями за то, в каком мире им придётся жить.

## ДЕНЬ ДАРВИНА

Бородин П. М.

*Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090*

*Новосибирский государственный университет,  
Россия, Новосибирск, 630090*

*E-mail: borodin@bionet.nsc.ru*

Главная книга Дарвина «Происхождение видов» является лучшим примером популяризации эволюционной теории. Основные принципы теории — изменяемость видов, происхождение разных форм от общего предка на основе сознательного и бессознательного отбора случайных наследственных вариантов — объясняются в этой книге на домашних животных и растениях, организмах знакомых и эмоционально близких читателю (Глава 1). От этих примеров легко выстраивается мост к изменчивости природных популяций (Глава 2), борьбе за жизнь (Глава 3), отбору и дивергенции (Глава 4). Отличным популяризаторским приемом является открытое обсуждение трудной теории и возражений против нее (Главы 6-9). Креационисты часто обижаются, что их взгляды замалчиваются, их критика эволюционной теории игнорируется. Следуя примеру Дарвина, их не следует игнорировать. Напротив, на простых примерах легко показать блеск эволюционных и нищету «альтернативных» объяснений многообразия жизни на Земле, её истории, поразительной адаптивности и одновременно несуразности строения и функции живых организмов.

«Происхождение видов» и сегодня является мощным педагогическим инструментом. В течение нескольких лет студенты Новосибирского государственного университета пишут современные версии отдельных глав этой книги в самых разных жанрах, от сухого изложения Дарвиновских идей в свете последних публикаций в области эволюционной биологии до чатов в Фейсбуке между Дарвином и его противниками и стихов в виде пирожков и порошков (1). Каждый год 12 февраля студенты НГУ и аспиранты ИЦИГ СО РАН празднуют День Дарвина, читая лекции о самых важных событиях в эволюционной биологии, снимая фильмы о жизни Дарвина, посвящая ему поэмы, комиксы и рэпы (2). Дарвин жив.

<https://sites.google.com/site/darwinupdated/home>

<https://sites.google.com/site/darwinupdated/carlz-darvin-glazami-studentov>

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯРИЗАЦИИ НАУКИ

Ваганов А. Г.

*Институт истории естествознания и техники  
им. С. И. Вавилова РАН, Россия, Москва, 125315*

Что такое научно-популярный жанр (например, научно-популярная литература) — знают все; дать чёткое, всех устраивающее, а, главное, «работающее» определение этого жанра, не может никто. Ситуация знакомая: *«В повседневной жизни люди довольно точно понимают большинство вещей, пока их не попросят определить их; и если их не спрашивают, то необходимость определять не возникает вообще»*, — замечает социолог Зигмунт Бауман.

В таком случае, что, вообще, заставляет нас говорить о необходимости изучения популяризации науки? Одна из таких важных причин, на мой взгляд, заключается в том, что сегодня, парадоксальным образом, в обществе, целиком построенном на технологических приложениях науки, точкой кристаллизации общественного интереса становится не наука как таковая, а популяризация науки. Для того, чтобы эта популяризация была именно *научной*, — а не мета-, псевдо-, лже-, квазинаучной — приходится искать определения объекта исследования. То есть — искать определения жанра: что это такое «научная популяризация».

Но вот тут-то и возникают проблемы. *«Жанры научно-популярной литературы пока ещё недостаточно изучены и неполно описаны»*, — подчеркивает украинская исследовательница Г. Н. Шведова-Водка.

Интуитивно понятно, что научно-популярный жанр — это динамический объект, со своей историей. Известный отечественный библиофил и методолог М. В. Рац справедливо замечает: *«Суть всякой “истории” в том, насколько удаётся продемонстрировать изменения её объекта: если объект не меняется, то и никакой истории нет»*.



А ведь популяризация науки — это очень динамичный жанр; он принципиально историчен. В каком-то смысле, это — жанр-паразит: он возникает и продолжает существовать, видоизменяясь, именно с возникновением промышленного развития. Причём, каждая новая волна (цикл) промышленной революции порождает новый извод (новую «породу»), вид — в буквальном, биологическом смысле этого слова, — научно-популярной литературы. Ретроспективно глядя, можно отметить, что научно-популярный жанр всегда очень легко мутировал под действием научно-промышленного «излучения». По крайней мере, гораздо легче, чем другие, классические, жанры литературы. Может быть, это одна из причин того, что научно-популярный жанр протейчески ускользал от любых строгих определений.

Но и в этой цепочке мутаций жанра, мне удалось обнаружить вполне определённую закономерность, матрицу.

Родившись во времена искреннего, первозданного, бескорыстного интереса к науке, научно-популярный жанр выступает в виде «народной науки» (XVI—XVIII вв.). Это — *Popular Science*, но... без популяризации собственно науки. Некоторые современные исследователи даже рассматривают период научной революции XVII в., «как период, когда возникла “открытая наука”, знания о мире природы во все большей степени становились общедоступными, а широкая публика бесплатно знакомилась с научными достижениями и открытиями».

Затем начинается период «промышленного просвещения» (1750—1850 гг.) — и научно-популярный жанр мутирует в то, что советский историк книги А. Я. Черняк называл «пособия в помощь техническому любительству». Сейчас эта терминология воспринимается не иначе, как через призму легкой иронии (любимая стилистическая оптика в эпоху постмодерна), но в XVIII—XIX веках именно это не дало затухнуть экономическому развитию в странах Запада, как это не раз случалось прежде.

Последняя треть XIX — середина XX веков: во главу угла ставятся просветительская, образовательная и пропагандистская функции научно-популярного жанра. Рождается новый его извод — «занимательная наука».

Если во времена «открытой науки» и обслуживающей её *Popular Science*, а затем и в период «промышленного просвещения» и «занимательной науки», в научно-популярном жанре искали научных знаний

(коммуницировали по поводу науки как таковой), то в середине XX века рождается новый формат научно-популярного жанра. Я его называю — *Popular Science 2.0*, или «научпоп». В эпоху «научпопа» коммуницируют уже не столько по поводу науки, сколько по поводу того, что когда-то было научным знанием. То есть, по поводу популярной интерпретации знаний. И, по своей природе, «научпоп» — это часть развлекательного бизнеса.

Другими словами, потребитель «научпопа» тоже получает знание, но это не научное знание. Происходит, в полном смысле слова — умаление божества науки. Общество же, — любопытствующая публика, «чистые» политики и чиновники, отвечающие за развитие научно-технологического комплекса, — сталкиваясь сегодня уже с совершенно новым социально-культурным явлением, *Popular Science 2.0*, зачастую продолжает прикладывать к нему критерии и признаки предыдущих этапов развития жанра.

Сегодня публика сталкивается с научным знанием в ненаучной среде. Собственно, это явление и позволяет говорить, что *Popular Science 2.0* в начале XXI в. — это повторение на новом витке технологического развития общества ситуации «открытой науки» и *Popular Science* в XVI—XVIII вв. Если присмотреться к окружающей социальной реальности, то можно заметить и ещё более тонкий нюанс: нарастание интереса к «научпопу» (*Popular Science 2.0*) как таковому, но не к науке. Она, *Popular Science 2.0*, создала симулякр «научного» знания (точную копию несуществующего оригинала), по поводу которого и происходит коммуникация в современном обществе. Наука пошла в массы, — к чему, кстати, всегда её и призывали, а иногда и директивно требовали от неё, — и заразилась там всеми присущими массовому сознанию болезнями.

Во что превратиться, научно-популярный жанр на следующем витке своего спиралеобразного развития, в каких риторических и социальных формах он предстанет? Может быть, это будет «науч-поп-наука»...

## ДОКЕМБРИЙСКИЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ НА ВЫСТАВКЕ В БИОЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ

Касаткин М. В.

*Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева,  
Россия, Москва, 123242*

За 200 лет развития палеонтологии учёные по окаменелостям описали огромное число ископаемых организмов и выяснили закономерности их развития. Однако возраст самых древних из них не превышал 540 млн лет, то есть начала кембрийского периода. Исследователи всегда жаловались на «неполноту геологической летописи», так как более древние отложения считались «немыми». Организмы, существовавшие в более раннее время, не имели скелетных образований и не могли сохраниться в виде окаменелостей. До недавнего времени неизвестными оставались события, происходившие на начальных этапах эволюции, в течение первых трёх миллиардов лет существования жизни на Земле. Только во второй половине XX века началось изучение организмов докембрия, позволившее приподнять завесу тайны над ранней эволюцией биосферы. Были изучены следы жизнедеятельности цианобактерий — строматолиты, и найдены отпечатки древнейших многоклеточных организмов. Огромный вклад в изучение возраста докембрийских геологических слоёв внесли российские учёные. Проведённые ими исследования позволили разграничить протерозойскую эру, продолжительностью около двух миллиардов лет, на более мелкие подразделения и уточнить их границы во времени.

Выставка, рассказывающая о древнейших, докембрийских формах жизни, называлась: «По следам древнейших существ или кто жил в Эру скрытой жизни». Она была задумана как совместный проект Биологического музея им. К. А. Тимирязева и Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН при участии Института микробиологии им. С. Н. Виноградского РАН и кафедры микробиологии МГУ им. М. В. Ломоносова. Целью выставки было показать, какими были древнейшие организмы, практически неизвестные широкой публике.

Тема была выбрана после тщательного изучения одной из самых интересных музейных коллекций — строматолитов («ковровых камней»),

древнейших следов жизни на Земле. Предварительно была проделана работа по её атрибуции, созданию базы цифровых изображений и публикации иллюстрированного альбома-каталога. На выставке были представлены образцы, собранные и переданные Биологическому музею крупнейшим специалистом по строматолитам, доктором геолого-минералогических наук И.Н. Крыловым. Многие виды и роды впервые были описаны именно им. Строматолиты — это следы жизнедеятельности цианобактерий (*Cyanophyta*), древнейших одноклеточных, создавших кислородную атмосферу и условия, необходимые для дальнейшего развития живых существ. Особенно важную роль цианобактерии играли в протерозое. Самые древние из показанных образцов имеют возраст более 2 млрд лет. Цианобактерии живут и сегодня, хотя их роль уже не столь значительна. Для понимания механизма образования строматолитов на выставке демонстрировался фрагмент живого многослойного цианобактериального мата, выращенный по нашему заказу на кафедре микробиологии МГУ. Он был дополнен увеличенными микрофотографиями бактерий и водорослей, формирующих цианобактериальный мат, полученными в Институте микробиологии РАН. Один из экспонатов: цианобактериальная корка с поверхности высохшего солёного озера, был подарен музею директором института академиком Г.А. Заварзиным. Здесь же давались геохронологическая шкала, характеристика условий в архее и протерозое, карта расположения суши в позднем протерозое, хронограмма распространения строматолитов.

Вторая часть выставки была посвящена древнейшим бесскелетным многоклеточным организмам вендского периода — вендобионтам, совершенно необычным по внешнему виду и строению. В 1977 году на Зимнем берегу Белого моря впервые в России были найдены их отпечатки, ранее известные только из Австралии. Их изучают сотрудники лаборатории докембрийских организмов Палеонтологического института РАН во главе с академиком М. А. Федонкиным. При содействии старшего научного сотрудника кандидата геол.-мин. наук А. Ю. Иванцова, мы получили для выставки более 25 экспонатов, представляющих уникальную вендскую фауну. Он сам описал ряд видов, создал реконструкции, поэтому его помощь и консультации были крайне полезны в работе над выставкой. Большинство образцов имеется только в этой лаборатории и никогда ранее не демонстрировалось широкой публике.

Наряду с отпечатками были даны графические реконструкции внешнего вида этих организмов. Выставку очень украсили изготовленные сотрудницей музея Е. В. Солохиной объёмные модели наиболее типичных вендобионтов: ёргии (*Yorgia waggoneri*), не имеющей аналогов среди современных животных; чарниодиска (*Charniodiscus sp.*), внешне похожего на мягкие кораллы — «морские перья»; кимбереллы (*Kimberella quadrata*) — возможного предка брюхоногих моллюсков. А. Ю. Иванцов предоставил собственные объёмные реконструкции альбумареса (*Albumares brunsaе*) и анфесты (*Anfesta stankovskii*) — одиночных донных организмов из вымершей группы трилобозоев. Рядом с некоторыми древними организмами мы показали аналогичных им современных из наших коллекций.

Музейные предметы дополнялись картой побережья Белого моря с обозначением места находки вендобионтов и цветными фотографиями. На планшетах давалась текстовая информация: где, когда и как были открыты строматолиты и вендобионты, что такое бактериальная эволюция биосферы и вендский период, а также фотографии учёных, первыми описавших их и книги этих авторов.

Выставка завершалась небольшим разделом, представляющим ископаемые организмы раннего палеозоя. Он был составлен из предметов фондовой коллекции ГБМТ и образцов, предоставленных ПИНОм. Главной идеей было сопоставить между собой и показать разницу между морскими биотами позднего протерозоя и раннего палеозоя. В этом разделе рядом с окаменелостями демонстрировались и современные представители тех же систематических групп — натуральные экспонаты и цветные фотографии.

На этой выставке многое было показано впервые. Впервые посетителям демонстрировалась значительная часть богатого музейного собрания строматолитов. Впервые среди экспонатов были типовые экземпляры, по которым сделаны описания новых родов и видов строматолитов и вендобионтов. Впервые была показана столь представительная коллекция первых многоклеточных животных, известных только по отпечаткам. Впервые они были найдены в России, в Архангельской области. Сейчас уже известно, что это самое крупное в мире захоронение вендских окаменелостей, уникальное по обилию, видовому разнообразию (многие тысячи особей, относящихся к нескольким десяткам видов) и наилучшей

сохранности отпечатков. Вендский период, завершающий протерозойскую эру, также впервые был выделен академиком Б. С. Соколовым.

Выставка, рассчитанная на несколько месяцев, экспонировалась более двух лет: с декабря 2011 по март 2014 года. Она получила высокую оценку учёных, в том числе ряда зарубежных специалистов. В течение всего времени её работы по выставке проводились экскурсии. Впервые в нашем музее на ней было успешно опробовано использование аудиогuida для одиночных посетителей.

## **ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ КОСМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ МУЗЕЙНЫМИ СРЕДСТВАМИ (ИЗ ОПЫТА РАБОТЫ МЕМОРИАЛЬНОГО МУЗЕЯ КОСМОНАВТИКИ)**

**Костина Ю. В., Стальной Д. А.**

*Мемориальный музей космонавтики,  
Россия, Москва, 129223*

Мемориальный музей космонавтики является крупнейшим в нашей стране музеем данной тематики. Для посетителей музей был открыт в апреле 1981 г. и за прошедшие 35 лет стал крупной площадкой популяризации отечественной космонавтики. Помимо увлекательных экскурсий по основной экспозиции и выставкам, в музее разработаны научно-просветительские и образовательные программы, проходят научно-популярные мероприятия, организуются кинопоказы и кинофестивали.

В клубе «Космический отряд» школьники младших и средних классов узнают о строении Вселенной и методах её изучения, устройство космического корабля и ракеты-носителя, подготовке экипажей к полету, работе космонавтов на станции. Ребята встречаются с космонавтами и учёными; организуются поездки на объекты авиационно-космической отрасли; проводятся астрономические наблюдения.

Деятельность Конструкторского бюро «Восток» направлена на использование культурного, исторического, инженерного и технического потенциала музея для решения учебных и воспитательных задач. В ходе занятий ученики изучают основы электротехники, компьютерного

программирования и моделирования. На экспозиции проходит знакомство с историей развития отечественной космической техники.

Программа занятий рассчитана на четыре учебных года. При её составлении изучен и переработан опыт различных кружков инженерно-конструкторской тематики г. Москвы, проанализирована работа ведущих технических ВУЗов, таких как МГТУ им. Баумана, МАИ, Московского политехнический института, по профориентации школьников.

Зачисление в КБ «Восток» проходит на основе вступительного тестирования. Музейными педагогами разработаны индивидуальные учебные наборы, включающие специально подобранные макетные платы, радиодетали, программируемые микроконтроллеры, измерительные приборы, необходимые для практических занятий. Программа формирует фундаментальное понимание процессов, происходящих внутри современных электротехнических устройств, состоящих из радиоэлементной базы и управляющих микроконтроллеров с программным обеспечением. Школьники получают навыки чтения, составления и подготовки чертежей для ввода их в различные станки с программно-числовым управлением, знакомятся с различными техниками макетирования. Используя опыт и знания, накопленные за четыре года обучения, они создают собственные прототипы космической техники и научно-исследовательской аппаратуры.

Минимальный возраст зачисления в Конструкторское бюро «Восток» рассчитан таким образом, что по окончании обучения школьник может принимать участие в олимпиадах ведущих московских технических ВУЗов, полученные знания дают конкурентное преимущество по сравнению с другими абитуриентами, выбирающими инженерно-технические специальности. С полным основанием сейчас можно говорить об успехе программы КБ «Восток», проблема в том, что желающих пройти программу больше, чем позволяют возможности музея.

Проект «Лунная база» также адресован школьникам. Они знакомятся с историей советского лунного проекта, современными проблемами и задачами лунной программы России. Такой тип работы позволяет музею стать агрегирующей площадкой, организатором проектной и исследовательской деятельности. В течение полугода перед школьниками выступают представители ведущих ракетно-космических предприятий России с установочными лекциями. После прохождения лекционного

цикла, каждый учащийся (или группа) может присоединиться к одному из направлений, взять для проработки конкретную задачу, представленную предприятием отрасли. Причем в течение месяца ученикам оказывается информационная поддержка кураторами со стороны предприятий, а также сотрудниками отдела музейной педагогики.

На финальной конференции жюри определяет лучшие работы, авторы которых рекомендуются к премированию путёвками в МДЦ «Артек» на тематическую смену Музея космонавтики. В августе 2017 Музей космонавтики открывает регистрацию на участие в проекте «Лунная база» на 2017/2018 учебный год.

В музее работают два лектория: «Космос без формул» привлекает широкую аудиторию разных возрастов, второй, рассчитанный на более подготовленных слушателей, проводится совместно с журналом «Знание – сила», лекции читают ведущие учёные научно-исследовательских институтов страны. Тематика лекций охватывает как технические, так и гуманитарные аспекты космонавтики.

Главная цель курса лекций «Кандидат в космонавты» — раскрыть содержание подготовки космонавтов к длительной экспедиции на орбитальную станцию, дать конкретные рекомендации для подачи заявления в отряд. Программа была построена по аналогии с реальным курсом российской системы подготовки космонавтов. Занятия проводили действующие инструкторы Центра подготовки космонавтов им. Ю. А. Гагарина. Музейный курс «Кандидат в космонавты» не ставил задачу детально отразить весь многоуровневый процесс подготовки к космическим полетам, но стремился передать слушателям основные уникальные знания, увлечь их темой космонавтики.

Музей располагает уникальным тренажером стыковки космического корабля «Союз-ТМА» с орбитальной станцией, его аналог используют в Центре подготовки космонавтов. Для посетителей есть реальная возможность почувствовать себя настоящими космонавтами и научиться управлять космическим кораблём «Союз-ТМА».

Традиционной стала прямая трансляция запуска и посадки корабля «Союз» с комментариями космонавта или научного сотрудника музея. По входному билету любой желающий может увидеть это захватывающе зрелище в миниЦУПе музея.



Одно из важных направлений работы современного музея — кино. В 2014 г. музеем был организован первый кинофестиваль космической тематики, включающий документальные фильмы. В последующие годы фестиваль стал охватывать уже все жанры.

В апреле 2017 г. в музее прошли просмотры документального фильма «Время первых. История создания», посвящённого созданию космического блокбастера «Время первых» — первого большого космического кино в формате 3D. В основу фильма легли реальные события, главный герой — легендарный космонавт А. А. Леонов. Экспозиционный комплекс в зале «Утро космической эры», посвящённый полёту космического корабля «Восход-2» и первому выходу человека в открытый космос, неизменно привлекает внимание посетителей.

## ЭВОЛЮЦИЯ ПОПУЛЯРИЗАЦИИ

Кубасова Т. С.

*Государственный Дарвиновский музей, Россия, Москва, 117292*

*E-mail: tatkub@darwinmuseum.ru*

С каждым годом в обществе растёт популярность концепции образования на всём протяжении жизни, развитие технологии требует от человека желания и умения приобретать новые знания в любом возрасте. Эти тенденции, безусловно, увеличивают значение популяризации науки. На рубеже тысячелетия в России появились новые форматы общения с аудиторией, используются новейшие технологии для представления научных знаний, в том числе эволюционных. В последние годы этот процесс стал особенно бурным в связи с развитием социальных сетей и изменением каналов коммуникации. В тоже время происходит модификация и старых, проверенных веками, способов, таких как лекции, постоянные и временные экспозиции, научно-популярная литература.

Постоянно появляются мероприятия для непосредственного контакта учёных и публики. Так Европейская ассоциация научных событий, регулярно проводит образовательные акции, просвещая взрослых и детей в области достижений современной науки. Иногда они проводятся в торговых центрах, на вокзалах или парках. В 2013 году научный пикник

Центра науки «Коперник» (г. Варшава) прошёл на стадионе (построенном к чемпионату мира по футболу). Одним из самых массовых и эффектных способов популяризации науки является фестиваль. Всероссийский фестиваль науки, ежегодно проводимый МГУ им. М.В. Ломоносова, сначала в г. Москве, а затем и по всей России собирает уже 2 млн участников. Все крупные научно-исследовательские и популяризирующие науку организации принимают в нём участие, в том числе с 2007 Государственный Дарвиновский музей. Все мероприятия фестиваля рассчитаны на самую широкую аудиторию и возрастных ограничений здесь нет.

Всего несколько лет назад в Германии зародилось новое движение «битвы умов» активно развивающее сейчас в России. Science Slam это новый формат состязания молодых учёных, владеющих ораторским искусством (они проходят специальное обучение) помогающий присутствующей публике в неформальной обстановке понять какими же исследованиями занят специалист и какие достижения им сделаны. Наука в таком клубно-барном формате помогает молодым учёным познакомиться с достижениями коллег в различных областях, а публика в развлекательном формате узнать «о сложных вещах».

Созданный в Новосибирске фестиваль EUREKA!FEST, включает в себя множество форматов: Science Slam, дискуссионный форум, интерактивный лекторий «СЫР», общение в научном кафе «Эврика!», мастер-классы, выставки art-science и многое другое.

Активно развивается научная журналистика, многие периодические издания ввели раздел «Наука». Созданный совсем недавно научно-популярный мультимедийный портал «Чердак» популярно рассказывает о ведущих в нашей стране и за рубежом передовых научных исследованиях и перспективных технологических разработках.

И, конечно, идёт бурное развитие наукопопа в сети интернет. Появляются научные каналы Sci-One, публикуют посты блогеры популяризаторы науки, создаются сообщества популяризаторов науки в социальных сетях.

Не потеряли свою актуальность мультфильмы, сериалы, игрушки и сувениры для детей, мемы в сети для молодёжи, а также научно-популярные или художественные фильмы для взрослых. Но качественный продукт пока встречается достаточно редко.

В последние годы среди части российской публики возродился интерес к научно-популярной литературе, вырос спрос на научно-популярные журналы. Отмечается и небывалый всплеск интереса к лекциям. Так просветительский проект «Курилка Гутенберга» собирает на лекции одновременно тысячи слушателей.

Выставки art-science привлекают внимание публики и дают возможность «естественникам» и «гуманитариям» выразить в общем проекте своё понимание изменений происходящих в мире.

Этот феномен развития популяризации науки ещё только начал изучаться и, возможно, семинары, конференции и дискуссии в обществе позволят выявить новые эффективные способы расширения научных знаний в обществе.

А как же музеи? Они могут использовать в своей работе весь арсенал представленных форм и технологий. Опыт Дарвиновского музея показывает, что чем более разнообразнее методики и форматы, тем активнее включатся во взаимодействие разные целевые аудитории и популяризация науки станет массовым процессом.

## **ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ НАУКИ В МУЗЕЕ СОВРЕМЕННЫМИ МЕТОДАМИ**

**Кузнецова И. Г.**

*ООО «Экспомания», Россия, Москва, 127018*

В современном мире информационные потоки постоянно обрушиваются на человека, и всё труднее становится вычленить важную и необходимую информацию. Технологический прогресс, новые открытия в разных областях наук делают сложным понимание многих аспектов даже специалистами, что уже говорить о посетителях музеев. Как сделать выставку или экспозицию понятной и доступной для ваших посетителей? Как привлечь новую аудиторию? Конечно, использовать современные методы. Уже более пяти лет ООО «Экспомания» совместно с музеями и выставочными залами разрабатывает и изготавливает интерактивные комплексы, помогающие понять законы природы. Они позволяют максимально вовлечь посетителя в процесс и облегчают взаимодействие посетителя с объектами и между

собой. Один из таких проектов, выставка «Звук и... Вселенная. Человек. Игра» в ВМОМК им. М. И. Глинки высоко оценен профессиональным сообществом. Проект стал победителем в номинации «Лучший проект в сфере информационных технологий» на Международном фестивале «Интермузей-2017». Другой проект, «Мир наизнанку: выставка иллюзий», с 2014 года успешно гастролирует по стране, за это время выставку посетители более 120 000 человек.

Как же сделать науку доступной? Есть пять основных принципов работы, которые помогают при создании интерактивных выставок:

1. Анализ целевой аудитории. Для кого будет это сделано. В начале работы необходимо сформулировать цель, которую планируется достичь. Это может быть привлечение новой аудитории (более взрослой или более молодой), тестирование новых подходов, повышение узнаваемости музея и т.д. Важно сформулировать вопрос для себя, коллег, директора, спонсора, потенциального посетителя: что ожидается от реализации данного проекта. Желательно, провести анкетирование будущей аудитории. Затем необходимо проанализировать полученные результаты и сделать выводы. Это поможет выбрать правильное название, определиться с акцентами в будущей экспозиции, правильно разработать план проекта, включающий концепцию, реализацию, план продвижения и план дополнительной программы. Идеально, если будут учтены пожелания всех заинтересованных сторон.

2. Планирование пространства. Посетителям должно быть уютно, светло, просторно. Экспонаты должны быть расположены на расстоянии комфортном для взаимодействия с ними как одиночному посетителю, так и группе. Часто экспозиции перегружены информацией, конечно, хотелось бы рассказать обо всём, но это затрудняет взаимодействие с ними посетителей. Можно оставить «лакомые» кусочки для экскурсий или продолжения проекта. Важно сразу продумать систему навигации и зонирования. Все тексты должны быть читаемы. Молодая аудитория любит динамику, поэтому хорошо внедрять в пространство экспозиции смежные темы, доступные для разных групп посетителей. Последнее время при планировании музейных экспозиций используется понятие «сценография» и современный посетитель ждет даже от научного исследования истории, шоу и эстетики.

3. Эмоции. Каждый элемент будущего проекта должен соответствовать ожиданиям посетителей. Это касается и контента, и сотрудников музея, и навигации, и пресс-релиза и даже информационного фона, который окружает данный проект. Важно получать от посетителей обратную связь и, конечно, главное, чтобы она была позитивной. Исследования последнего десятилетия показывают, что люди идут в музей по двум основным причинам – узнать что-то новое и развлечься. Человек получает новые знания только тогда, когда он может связать их с тем, что ему уже известно; со своим опытом и личной точкой зрения. Автору экспозиции полезно узнать, как посетители обрабатывают новую информацию и соотносят её со своими знаниями. Задачей экспозиции, сделать посещение незабываемым. В последние годы развивается тенденция к использованию «создания историй» и нарративных подходов при разработке экспозиции (например, в экспозиции Музея истории ГУЛАГа, Музейное объединение «Музей Москвы»). Использование сценографии, делает посещение эмоциональным переживанием («Ораниенбаум», Петергоф; Музей Воды, Киев). И таким образом посещение музея перерастает в знаковое событие, дающее впечатление личной причастности к историческим, культурным процессам.

4. Реализация. При планировании решений для экспонирования важно опираться на бюджет. Необходимо максимально оптимизировать все ресурсы: визуальный, аудио, тактильный. Пространственные отношения определяют эмоционально-визуальное восприятие зрителя. Важно, чтобы коммуникация с посетителем была естественна и органична. Для этого совсем не обязательно перегружать экспозицию мультимедийными решениями, сейчас сложно кого-то удивить сенсорными панелями. Содержание всегда должно быть на первом месте (например, как в Еврейском музее и центре толерантности, Москва). Ещё один важный момент, который необходимо предусмотреть на стадии планирования – обслуживание интерактивных экспонатов, их безопасность и вандализостойчивость.

5. Партнёрские взаимоотношения. Необходимо привлечение к участию в проекте музеев-партнёров, научных институций, общественных организаций, местных сообществ. Чем больше партнёров вовлечено в процесс подготовки, тем лучше для данного проекта. Партнёры помогают

с идеями и их реализацией, это новые площадки для рекламы, новые каналы коммуникации и, в конце концов, ресурсы.

При наличии современных методов экспонирования и увеличения геймификации всех процессов в жизни посетителей, создание интерактивных экспозиций – вызов и необыкновенно интересный процесс.

## ЭВОЛЮЦИЯ В МУЗЕЕ — МУЗЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ

Куликова М. В., Антипушина Ж. А.

*Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева,  
Россия, Москва, 123242  
E-mail: marina@gbmt.ru*

Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева начал свою жизнь как музей при Коммунистическом университете им. Я. М. Свердлова в 1922 г. Основатель музея Борис Михайлович Завадовский стоял у истоков новой концепции музейного дела 1930-х гг. Он впервые совместил разнообразие коллекций и передовых научных достижений с доступностью и доходчивостью для разных категорий посетителей. Это сочетание задач научного учреждения с массовой просветительной деятельностью и сейчас является основным принципом деятельности публичного естественнонаучного музея. Экспозиция биологического музея строилась на проблемно-тематической основе, т. е. должна была демонстрировать основные обобщающие проблемы ведущих направлений биологии, а методологической установкой для интерпретации материала являлась эволюционная теория. В экспозиции были представлены не только результаты исследований, но и инструментарий, сведения по истории экспериментов и истории науки.

После августовской сессии ВАСХНИЛ Б. М. Завадовский был снят с поста директора, а генетический раздел заменен на показ достижений «мичуринской биологии». В 1970–1980-х гг. музей перестраивает свою экспозицию, приводя её в соответствие с достижениями современной биологии. При этом музей сохраняет проблемно-тематическую основу построения экспозиции, а также эволюционную теорию как методологический стержень общей концепции. В настоящее время три зала музея посвяще-

ны теории эволюции: «Развитие органического мира», «Древний человек», «Основы эволюционного учения». За последнее десятилетие проведено более 10 выставок, касающихся вопросов эволюции: «Дорогой ветров», «Вперёд в прошлое», «Путешествие, определившее жизнь», «Опыление орхидей», «В поисках гармонии: игра по правилам и без», «Пленённые янтарем», «По следам древнейших существ, или Кто жил в эру скрытой жизни», «10 черепов, которые потрясли мир», «Гости званные и незванные. Адвентивные виды», «Осторожно, двери закрываются. Следующая станция „Юрский период“», «Динозавры: ужасные, но симпатичные», «Остатки былой роскоши» и др. По городам России два года путешествует передвижная выставка «17 черепов и зуб, или Изменение человека во времени».

Концепция научно-просветительской деятельности Биологического музея определяется изначальной ориентированностью на самые разные категории посетителей. Поэтому большое внимание отводится разработке форм и методов работы, обеспечивающих доступность и наглядность музейных программ любому посетителю. В музее проводятся разнообразнейшие экскурсии и практические занятия (более 90 тем!) по школьной тематике и за её пределами. Из них около 30 тем затрагивают вопросы эволюционной теории и развития органического мира. Только за последние два года разработано пять новых программ: экскурсия «Эволюция паразитизма», интерактивные занятия «Обитатели древних морей», «Один день из жизни древнего человека», «Осторожно, двери закрываются. Следующая станция — „Юрский период“», а также занятие в формате «Урок в музее» — «Приспособленность организмов к среде обитания». В формате мультимедийных лекций освещаются темы «Синтетическая теория эволюции» и «Генетика человека». В 2016 г. впервые организованы два цикла лекций (по 8 лекций каждый) по эволюции для детей: «Микропалеонтология» и «Эволюция древних экосистем Земли, или История проб и ошибок». Лекции читала доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник кафедры региональной геологии и истории Земли геологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова Е. М. Тесакова.

Регулярно по выходным дням в рамках программы «Семья в музее» проводятся тематические праздники, приуроченные к экологическим датам или интересным фактам истории Земли: «День геологии», «День воды», «День науки», «Динозавры и все-все-все». Все они включают

задания и/или так или иначе касаются вопросов эволюции. Биологический квест «Семейный лабиринт» полностью построен на самостоятельной поисковой деятельности и на тесном общении с научными сотрудниками музея.

В рамках многолетнего проекта «От науки до школы через музей» в музее проводится цикл лекций и семинаров для учителей биологии, экологии, студентов, старшеклассников по наиболее актуальным проблемам современной науки. Для этого музей приглашает ведущих специалистов из научно-исследовательских институтов и ведущих вузов Москвы, среди которых академики, члены-корреспонденты, доктора и кандидаты наук. Музей является связующим звеном между «большой» наукой и школой. Учителя не только имеют возможность послушать учёных, но и побеседовать с ними, задать интересующие их вопросы. Тематика лекций очень широка: экология, ботаника, антропология и теория эволюции, возрастная физиология школьников, общая медицина и генетика. За последние годы прошло около 20 семинаров, посвящённых различным аспектам теории эволюции. Вот только отдельные темы семинаров: «История климатов Земли», «Происхождение жизни», «Биосферные кризисы прошлого», «Взаимоотношения растений и опылителей», «Виды-„вселенцы“ и их влияние на экосистемы», «Новейшие данные о происхождении человека», «История развития лесов Восточной Европы от конца плейстоцена до современности», «Исследование ДНК вымерших животных», «Цветок и гены», «Тайны генетического кода», «Правда и вымыслы о человеческих расах», «Адаптация, пища и гены», «Происхождение и эволюция моллюсков», «Хвощи — преуспевающие реликты» и др.

Таким образом, продолжая традиции основателей, наш музей не только отражает в экспозиции и освещает в программах основы эволюционного учения, но и сам развивается, меняется, подвергается трансформации, эволюционирует, тем самым подтверждая всеобщий характер эволюционной теории.



## **РАСПРОСТРАНЕНИЕ НАУЧНО-ПОПУЛЯРНЫХ МАТЕРИАЛОВ В ИНТЕРНЕТЕ: ОПЫТ ПОРТАЛА «22CENTURY.RU»**

**С. Марков**

*Научно-просветительский портал 22century.ru, г. Москва*

На основе опыта развития научно-популярного портала «22century.ru» приводится сравнительный анализ различных каналов продвижения научно-популярных материалов (социальные сети, новостные агрегаторы, поисковые системы и др.), анализируются особенности аудитории, факторы, способствующие или, напротив, препятствующие широкому распространению тех или иных материалов, сравниваются параметры органических и платных рекламных кампаний. Дается обзор возможности создания моделей машинного обучения для оптимизации процесса распространения научно-популярного контента в сети Интернет.

## **НАУЧНЫЙ МУЗЕЙ — МЕСТО ОБЪЕДИНЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СРЕДСТВ ПОПУЛЯРИЗАЦИИ НАУКИ**

**Мартюхова Д. А.**

*Музей Экспериментаниум, Россия, Москва, 125190*

*E-mail: darya.m@experimentanium.ru*

Как заинтересовать ребёнка наукой, увлечь его? Для этого бывает достаточно всего один раз привести его в научный музей. Одной из таких площадок в Москве является музей Экспериментаниум. Место, где на примере интерактивных экспонатов можно ответить на извечный вопрос многих школьников: «А как мне вообще эта физика пригодится в жизни?» В настоящее время научный музей это не только место, где расположено большое количество интересных экспонатов, а в первую очередь территория объединения средств популяризации науки. К таким средствам можно отнести: интерактивные экспонаты, социальные сети, научные телепрограммы, лекции, СМИ, шоу — программы, интерактивные мастер-классы, научную литературу, детский научный лагерь.

В доступной широкой аудитории форме доносить знания довольно сложно. Для этого, в частности и используется комбинированный подход. Данный метод позволяет рассказать о направлениях научного знания, помогает выбрать интересную для каждого область науки, расширить и углубить знания в выбранном направлении.

Интерактивная экспозиция музея — отличное пространство, где можно интересно, а главное с пользой для ума провести время. Всё, чему учат в школе на уроках физики, здесь можно найти практическое применение. Поднять родителей на стуле поможет система блоков, и что такое звук и свет объяснят экскурсоводы на примере экспонатов. Музей заставит не только задуматься над природой явлений, а даст доступные даже малышам объяснения многим из них. Именно этого не хватает сейчас в современной школе. Самая большая проблема заключается в том, что школьники не понимают, для чего им это нужно, и как это может пригодиться в жизни.

Проект «Учёные — детям» с 2014 года пользуется успехом у посетителей всех возрастов. Цикл лекций и общение с учёными необходимо для того, чтобы доступно рассказать детям о науке. Это определённый вызов для учёных (а это биоинформатики, химики, астрофизики) перед ними не студенты старших курсов, а совсем ещё юная аудитория. Их задача рассказать интересно и доступно о сложных явлениях, заинтересовав тем самым своей областью науки. Лекции позволяют узнать о взаимосвязи науки и технического прогресса, получить подлинную информацию о работах учёных в своих областях знаний.

Современный подросток предпочтет провести время в социальных сетях, а не за чтением научной литературы. Поэтому одной из главных задач музея — развитие качественных научных пабликов в социальных сетях. Музей активно ведёт свои странички в фейсбук, вконтакте, инстаграмм. Посетители не только узнают актуальную информацию, но и просматривают научные ролики, читают посты, посвящённые учёным и их открытиям.

Научные шоу и мастер-классы — средства популяризации, в заинтересовавшей ребёнка области науки. Если интересно электричество — тогда юного учёного ждёт шоу с катушкой Тесла и молниями в несколько миллионов вольт. Интересна химия: шоу с огнём, взрывами и красивыми

химическими реакциями. А самое главное, что помимо демонстрации каждый опыт сопровождается научным обоснованием. А безопасно «похимичить» можно с настоящими учёными в лаборатории музея на мастер-классах.

На протяжении 6 лет музей ищет новые средства популяризации науки. Это возможно благодаря активному сотрудничеству с ведущими учёными и крупными образовательными центрами. На площадке в несколько тысяч квадратных метров каждый может найти себе занятие по душе, от осмотра экспозиции до мастер-классов от ведущих компаний мира, как Henkel, BMW, DOW.

С каждым годом в музей приходят всё больше ребят за новыми знаниями. Для многих стало доброй традицией отмечать дни рождения в Экспериментаниуме. Приезжая с классом в первый раз в музей на обзорную экскурсию, многие возвращаются сюда с родителями и друзьями.

Всё это говорит о том, что научные музеи популярны и выполняют важную роль в пропаганде науки. Но только объединение различных средств популяризации науки позволяет добиваться положительной динамики в популяризации и даёт возможность заинтересовать детей наукой.

## **ЭВОЛЮЦИЯ ДЛЯ ВСЕХ. ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ПРОГРАММЫ НА ВЫСТАВКАХ ГОСУДАРСТВЕННОГО ДАРВИНОВСКОГО МУЗЕЯ**

**Михайлова Н. Е.**

*Государственный Дарвиновский музей, Россия, Москва, 117292*

*E-mail: natmikh@darwinmuseum.ru*

Государственный Дарвиновский музей — единственный в России музей эволюции. Одним из приоритетных направлений его развития является просветительская деятельность, напрямую связанная с популяризацией эволюционного учения, которое составляет теоретический базис всей современной биологии.

Лежащая в основе музея мечта Александра Фёдоровича Котса создать музей эволюции, объединив методические принципы: показа

и рассказа, в полной мере реализуется в постоянной экспозиции через широкий спектр форм образовательной и научно-просветительской деятельности. Это и обучающие ГИДы-путеводители, экологические праздники, специальные занятия. Причём рассчитаны они на посетителей самого разного возраста: от дошколят до людей старшего поколения. Ведь ни для кого не секрет, что основа научного мировоззрения закладывается в самом нежном возрасте, а процесс познания непрерывно идёт в течение всей жизни.

Однако, как и в любой науке, в теории эволюции гораздо больше вопросов, чем ответов и постоянная экспозиция музея не может в силу своего «постоянства» оперативно отвечать на них посетителям музея.

Создание временных тематических выставок позволяет поднимать и обсуждать самые злободневные вопросы, касающиеся развития эволюционного учения, актуализируя современные исследования и делая их достоянием широкой публики. Традиционно, в Дарвиновском музее, эти выставки сопровождаются специальными образовательными программами, которые вовлекают посетителей любого возраста в процесс активного освоения содержания экспозиции и стимулируют их познавательную активность. О формах, применяемых в рамках выставочных программ для популяризации эволюционных идей, хочу рассказать на примере трёх выставок эволюционной тематики, состоявшихся в музее в прошедшие годы.

### **23.12. 2008—6.12.2009 «Эволюция, миф или реальность?»**

Выставка «Эволюция, миф или реальность?» была посвящена одному из самых актуальных на сегодняшний день вопросу: как в свете сегодняшних знаний видится дарвиновское учение о естественном отборе? Она начиналась с доказательств эволюции и плавно перетекала к современному состоянию эволюционной теории и её влиянию на естественные науки, представляя посетителям основы эволюционного учения от «А до Я». Энциклопедичность содержания выставки определила форму взаимодействия с посетителями в рамках выставочной программы.

Для посетителей выставки была разработана двухэтапная эволюционная олимпиада. Все желающие, независимо от возраста, могли углубить и упрочить свои знания в области эволюционной теории, внимательно

ознакомившись с экспонатами и текстами выставки. Первый тур Эволюционной олимпиады был отборочным, только тот, кто успешно справился с его заданиями и не готов был останавливаться на достигнутом, мог перейти ко второму туру. Вопросы второго тура были уже достаточно сложными, поэтому участникам разрешалось забрать задания домой и, пользуясь доступными источниками информации, дать на них ответы. Посетители выставки от 7 до 62 лет активно участвовали в эволюционной олимпиаде, однако дошкольная аудитория оказалась неохваченной.

#### **28.08—2.12.2012 «Единство непохожих»**

Выставка «Единство непохожих» поднимала целый ряд тем, раскрывающих вопросы, лежащие в основе разнообразия всего живого на Земле. Можно ли прочесть в ДНК нашу эволюционную историю, прав ли был Ч. Дарвин, говоря, что человек произошёл от обезьяны? Откуда появились животные, или кто такие афротерии, правда ли, что киты и дельфины — близкая родня свиней и коров, и благодаря каким живым организмам легенда о перерождении птицы Феникс близка к реальности? Выставочная программа, предложенная вниманию посетителей, включала в себя настольные игры «Собери ДНК», дающая представление о структуре этой молекулы, «Непохожие родственники», знакомящая с сенсационными открытиями генетиков, «Загадка происхождения», позволяющая построить эволюционные ряды.

Самые любознательные могли попробовать свои силы в интеллектуальных конкурсах «Юный генетик» (от 7 до 10 лет) или «Тайны происхождения» (от 11 до 99 лет). Причём оба конкурса предполагали два уровня сложности — легкий и сложный.

Самые творческие посетители участвовали в конкурсе рисунков «Нарисуй эволюцию», и конкурсе «О чем говорить?».

#### **22.04—20.07.2014 «Эволюция: торжество идей»**

На выставке «Эволюция: торжество идей» была представлена плеяда выдающихся учёных и мыслителей, чьи работы являют собой фундамент биологии. Она была посвящена 205-летию юбилею Чарльза Дарвина, открытиям которого предшествовали научные и философские изыскания выдающихся людей разных эпох, и эволюционная теория

которого вдохновила исследователей, чьими именами мы сегодня безоговорочно гордимся.

В рамках выставочной программы внимательным и любознательным посетителям, а также маленьким исследователям и их родителям были адресованы интеллектуальные конкурсы «Великие естествоиспытатели» и «Дарвин на Галапагоссах». Тем, кто любит рисовать и фантазировать — конкурс рисунков «Мечты сбываются». Любителям словесных головоломок — настольный кроссворд «Приключения Ч. Дарвина». Интерактивные планшеты «Я так думаю» и «Зачем льву грива?»

Таким образом, образовательные программы на выставках эволюционной тематики позволяют адаптировать сложные теоретические вопросы к музейной аудитории, способствуя популяризации эволюционных идей. Разнообразие применяемых форм активности позволяют вовлекать аудиторию, начиная с самого раннего возраста.

## **ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ НАУЧНЫХ ЗНАНИЙ: КАК ОТЛИЧИТЬ НАУКУ ОТ ЛЖЕНАУКИ**

**Панчин А. Ю.**

*Институт проблем передачи информации  
РАН им. А. А. Харкевича, Россия, Москва, 127051*

В 2005 году профессор Стэнфорда Джон Айоаннидис опубликовал знаменитую статью «Почему большая часть научных результатов ошибочны» («Why Most Published Research Findings Are False») в журнале PloS Biology. Сегодня количество цитирований этой работы превысило 4000. Мы обсудим, как в научные журналы проникают работы с очевидными и неочевидными ошибками. Что нашли в геноме снежного человека? Что такое скрытая гомеопатия? Может ли порно путешествовать во времени, а прослушивание песен Битлз омолаживать? Возможно, изучая откровенно ошибочные работы, мы поймем, как сделать науку лучше, а рассказ о ней правдивей.

## **О ВАЖНОСТИ СОВРЕМЕННЫХ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ И ВОЗМОЖНОСТЯХ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**

**Переборщиков Р.**

*Некоммерческий научно-популярный проект  
«Курилка Гутенберга», Россия, Москва*

XXI век — век информационных технологий. Используя интернет, социальные сети и видеохостинговые ресурсы учёные и популяризаторы имеют возможность не только активно распространять информацию на многомиллионную аудиторию, но и активно взаимодействовать с ней, формируя сообщества, привлекая их к исследованиям, и повышая уровень осведомлённости общества об успехах отечественной и международной науки. В докладе будут рассмотрены основные информационные площадки, их особенности, примеры успешного их использования и практические советы по применению.

## **ЗНАКОМСТВО С АДАПТАЦИЕЙ РАСТЕНИЙ К МЕНЯЮЩИМСЯ УСЛОВИЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В МУЗЕЕ ЗЕМЛЕВЕДЕНИЯ МГУ — ИНТЕРАКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ АКТУАЛИЗАЦИИ ЭКСПОЗИЦИИ**

**Пикуленко М. М.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Научно-учебный Музей земледования, Россия, Москва, 119991  
E-mail: pikulenkomarina@mail.ru*

Адаптация биологических организмов к меняющимся условиям окружающей среды является одним из основных положений эволюционной теории. Влияние биогенных и абиогенных экологических факторов с момента возникновения жизни на Земле и до наших дней разносторонне представлено в экспозициях Научно-учебного Музея земледования МГУ имени М. В. Ломоносова. Знание взаимосвязи процессов, происходящих

в атмосфере литосфере, гидросфере и биосфере Земли, необходимо для формирования естественнонаучной картины мира каждому, начиная с самого раннего возраста. В просветительской деятельности Музея экспонаты растений — ископаемые и современные, представители различных географических областей Земли, позволяют динамично создавать различные интерактивные проекты в рамках различных мероприятий, актуализируя экспозиционный комплекс.

Более чем в половине (65 %) обязательных дисциплин начальных курсов студентов Геологического, Географического факультетов Московского университета, проводимых на экспозициях Музея землеведения, затрагивается адаптация фотосинтезирующих организмов как важный аспект устойчивого развития Земли. Методический опыт дисциплин географического направления: «Физической географии и ландшафтоведения», «Географии почв с основами почвоведения», «Биогеографии»: «Экологии с основами биогеографии»; «Основ биоиндикации и биомониторинга» в музее обогащается интерактивными возможностями экспозиционного комплекса, а затем созданные разработки успешно применяются в просветительской деятельности для широкой аудитории.

Примеры развития органического мира и растительности как компонента ландшафта, формирования среды обитания для животного мира, зональных экосистем, представленные на 24-26 этажах музея, формируют представление о роли растений в климатообразующей системе на протяжении всей истории Земли. Образовательное пространство 25 этажа Музея землеведения МГУ детально отражает изменения жизненных форм растений, жизненных циклов растений, зависимость от колебаний влажности, освещённости, смен температурного режима в течение суток, т.е. климатических характеристик природных зон. Разработанные методические материалы были одними из первых в рубрике «Экология» (март 2014 г.), которые утвердили и разместили на сайте городского методического центра г. Москвы. Для интерактивного представления объёмных ландшафтных гербариев низинных и верховных болот представлены творческие задания (кейсы), где отражена роль болот в сохранении растительного биоразнообразия. Сравнение экологических факторов тундр и пустыней дает возможность посетителям ответить на вопросы влияния экстремальных режимов температуры,



влажности, инсоляции на различные физиологические и морфологические приспособления растений.

С начала 2000-х годов активно развивается всестороннее и комплексное обследование экосистем на различных уровнях структурно-функциональной организации с целью определения их состояния, а также с целью определения возможностей и наиболее эффективных методов восстановления нарушенных экосистем и предупреждения возможных негативных изменений. Одними из основных объектов биотестирования, биоиндикации являются растения, находясь, во многих случаях в основании, на нижних уровнях экологических пирамид, активно участвуя в круговороте химических элементов на Земле. В рамках проекта «Университетские субботы», разработанного в Музее землеведения, было проведено интерактивное занятие для школьников Москвы «Симметрия в мире растений», в котором изменчивость морфологических признаков листовых пластин деревьев, распространенных в Москве и Подмосковье, посетителями анализировалась для определения степени негативных экологических факторов среды обитания.

Иллюстрации основных положений эволюционной теории о борьбе за существование и успехе наиболее приспособленных видов, ярко представлены в экспозиционных витринах с натурными образцами растений и почв тундр, демонстрирующих развития корневой системы в тонком слое плодородного слоя почвы и низкорослые жизненные формы деревьев. Посетители могут сразу сравнить одинаковые виды растений в условиях тайги, лесотундры, зоны смешанных лесов и степей, проследить за пластичностью физиологических и морфологических характеристик растений при естественном и антропогенном изменении окружающей среды. В предлагаемых маршрутных листах, викторинах посетители самостоятельно исследуют совокупность адаптационных признаков, обеспечивающих виду возможность произрастания, размножения, сохранения потомства. Комплекс методических материалов для проекта городского методического центра Департамента образования г. Москвы «Урок в Музее» является примером плодотворного многостороннего сотрудничества музея, школы, университета. Интерактивные разработки 2013—2016 гг., реализованные в рамках проектов «Урок в Музее», Олимпиады «Музеи. Парки. Усадьбы», отмечены

благодарностями Департамента образования и Департамента культуры Правительства г. Москвы.

Интерактивные возможности использования образовательного пространства Музея землеведения МГУ позволяют динамично варьировать, как составлением экспозиционных маршрутов, так и вектором тематического представления выставочных экспонатов. Позволяют изменять как используемые методы интерактивного проведения, так и формат мероприятия, начиная от экскурсии с вопросами, с элементами интерактивных игр; дискуссий и выполнением заданий по маршруту; олимпиад с поисковыми заданиями, до практических занятий и выполнения исследовательских проектов. Тем самым расширяется образовательное пространство для изучения визуализированного представления единства органического мира, палеонтологических, морфологических, биогеографических доказательств эволюции, в том числе адаптаций растений к меняющимся условиям окружающей среды.

## **КАК ГОВОРИТЬ О СВЕТЕ. ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ НАУКИ МУЗЕЙНЫМИ СРЕДСТВАМИ**

**Потапова Н. В.**

*Музей «Огни Москвы», Россия, Москва, 125009*

С 2005 года музей «Огни Москвы» активно работает с посетителями, имеющими особенности по зрению. Многолетний опыт работы показал, что есть потребность в проведении научно-технических занятий для этой категории посетителей. Так появилась программа «Изобретатели», которая получила поддержку Комитета общественных связей города Москвы. Стоит отметить, что в музее «Огни Москвы» все экскурсоводы имеют гуманитарное образование, поэтому в проект были приглашены специалисты, волонтеры, владеющие научно-техническими знаниями.

Основным партнером музея в реализации программы «Изобретатели» стала кафедра Электроэнергетических систем НИУ «МЭИ». Чтобы привлечь студентов к программе, на кафедре провели конкурс творческих работ: необходимо было предложить несколько опытов, которые

было бы интересно сделать совместно со слепыми и слабовидящими школьниками. По итогам конкурса были отобраны наиболее интересные эксперименты. При помощи преподавателей, аспирантов и студентов кафедры старшекласники собрали свои собственные электромагниты, электрические двигатели, разобрались в устройстве звонка и намотали катушки индуктивности для завершающего занятия проекта — электрического генератора, который был представлен на выставке в музее «Огни Москвы». Всего школьники изготовили 24 катушки по 200 витков каждая, общее количество витков проволоки составило 4800! Катушки разместили на массивном каркасе, изготовленному аспирантом НИУ «МЭИ» Алексеем Хохловым. В результате совместными усилиями было изготовлено серьёзное электротехническое устройство, поясняющее принцип получения электрической энергии. Высота генератора составляет около 1 метра, а общая масса превосходит 50 кг! При последовательном соединении всех катушек мощность генератора составляет 10 Вт при напряжении 15 В!

Кроме того, на выставке «Изобретатели» можно было узнать историю жизни пяти известных изобретателей: Ивана Кулибина, Майкла Фарадея, Исаака Ньютона, Василия Петрова, Александра Лодыгина и познакомиться с их изобретениями, которые удалось повторить слепым и слабовидящим школьникам. Среди экспонатов выставки фейерверки без огня, которые устраивал для Екатерины II Иван Кулибин; электролёт и лампа накаливания Александра Лодыгина, приборы для определения цвета, схемы управления освещением. Исаак Ньютон доказал, что белый свет состоит из нескольких цветов. Слепые с рождения люди знают такие слова, как «красный», «синий», «зелёный». Но, к сожалению, не могут видеть цвета. Поэтому на выставке были представлены цветные светильники, сделанные слепыми и слабовидящими школьниками совместно со студентами-дизайнерами Московского государственного института культуры. Рядом со светильниками были расположены этикетки, на которых можно было прочесть, как себе представляют цвета слепые люди, какие у них возникают ассоциации. Получилось, что, даже не видя свет, невидящие люди смогли сделать наш мир ярче.

Наверно, одним из самых интересных мероприятий, проведенным в рамках программы «Изобретатели» стала экскурсия в НИУ «МЭИ», организованная заместителем заведующего кафедры электроэнергетических

систем Владимиром Николаевичем Тульским. Учащиеся 8-12 классов школы-интерната № 1 г. Москвы для обучения и реабилитации слепых смогли посетить три кафедры: кафедру физики им. В. А. Фабриканта, кафедру гидроэнергетики и возобновляемых источников энергии, кафедру автоматизированного электропривода. Преподаватели и студенты очень ответственно отнеслись к поставленной задаче и заранее подготовили предметы, которые дети смогли осмотреть руками: электродвигатели, солнечные батареи, ветряки, различные установки для проведения физических опытов.

Во время занятий с детьми стало очевидно, что некоторые школьники обладают очень большим потенциалом, замечательно знают физику, химию. У детей широкий круг научных интересов, они имеют хорошее представление о многих физических явлениях, которые, к сожалению, не могут видеть. Поэтому важно создать безбарьерную среду для талантливых старшеклассников, имеющих особые потребности по зрению, чтобы они могли продолжить своё обучение в высших учебных заведениях. Надеемся, что многие дети-участники программы «Изобретатели» смогут реализовать свои способности и сделать в будущем новые открытия и изобретения.

## **АНАТОМИЯ УСПЕШНОГО НАУЧНОГО КРАУДФАНДИНГА**

**Сабирова Л.**

*спец-проект Planeta.ru, г. Москва*

Краудфандинг или народное финансирование — один из способов привлечения финансовых средств в проект, помимо частных или государственных инвестиций, к которому всё чаще прибегают современные популяризаторы. В данной секции на примере успешных кейсов известных научно-популярных проектов (Фонд «Эволюция», программа «Всё как у зверей», газета «Троицкий вариант — Наука» и пр.) будут разобраны основные составляющие их крауд-кампаний и особенности продвижения, которые сделают краудфандинг более простым в понимании и реализации.

## МУЗЕЙНЫЙ ПРОЕКТ: «ПЛАНЕТА ЗЕМЛЯ»

Смолькин В. Ф., Ткачёв А. В., Черненко В. В.

*Государственный геологический музей им. В. И. Вернадского РАН,*

*Россия, Москва, 125009*

*E-mail: v.chernenko@sgm.ru*

В Государственном геологическом музее им. В. И. Вернадского РАН осуществляется модернизация экспозиции «Геологическая история Земли». В рамках этих работ был реализован музейный проект «Планета Земля», не имеющий аналогов в музеях геологического профиля. Авторами его являются доктора геолого-минералогических наук В. Ф. Смолькин, А. В. Ткачёв, Ю. Г. Гатинский и дизайнер М. В. Нижегородцева. Работы были выполнены под руководством заведующего научно-экспозиционным отделом кандидатом геолого-минералогических наук В. В. Черненко.

Геологическая история Земли — это история постоянных изменений. В основу проекта были положены обобщения и анализ современных знаний по различным направлениям:

- образование Солнечной системы, Земли и её спутника Луны;
- возникновение и изменение состава атмосферы и гидросферы;
- формирование первичной земной коры;
- зарождение, развитие и распад суперконтинентов;
- процессы мантийного и внутрикорового магматизма;
- процессы выветривания, оледенения и седиментогенеза;
- образование наиболее крупных аккумуляций полезных ископаемых.

Одно из направлений отражает зарождение жизни и её эволюция на протяжении всей геологической истории с отражением периодов катастроф, в течение которых происходило вымирание значительности части организмов.

Проект имеет графическое выражение в виде настенного плаката размером 1,2 x 8,5 метра. На общей шкале геологического времени показаны важнейшие датированные события от начала формирования планеты Земля 4,6 млрд лет назад и на всей дальнейшей истории её геотектонического развития.

События показаны раздельно для каждой области знаний в области геологии:

- планетология и геодинамика;
- магматизм;
- осадконакопление и рельеф;
- гидросфера;
- атмосфера и климат;
- биосфера;
- полезные ископаемые.

Полезные ископаемые разделены на следующие группы, показанные значками разного цвета: базитогенные и в связи щелочными магмами; гранитогенные, включая пегматиты, грейзены и скарны; вулканогенно-колчеданные; осадочно-эпигенетические и осадочные.

На плакате приведён изотопный возраст самого древнего вещества Земли и Луны, на основании которых восстанавливается ранняя история формирования системы Земля-Луна, а также отражены периоды максимальной метеоритной бомбардировки, интенсивного роста земной коры и её разрушения, «кислородных революций», «эдиакарского феномена и скелетной революции», «обширных оледенений», «катастрофических вымираний организмов», заложения и формирования Атлантического и Индийского молодых океанов и современных горно-складчатых систем, и других реперных событий.

Данный проект наглядно демонстрирует взаимосвязь различных оболочек Земли, и их изменение на общей шкале времени, позволяет анализировать причинно-следственные связи между разными процессами. Проект рассчитан на широкий круг посетителей: от школьников старших классов до студентов колледжей и институтов геологического профиля, а также учителей географии и методистов. Плакат используется во время экскурсий в геологическом зале.

С целью наглядного отображения геологических процессов прошлых эпох в истории Земли использованы образцы геологических пород и палеонтологических ископаемых, расположенных в витринах. Были выбраны ниже приведенные 10 знаковые образцы, на примере которых обсуждаются те или иные крупные события или процессы.

1. Каменный метеорит-хондрит «Царев». На основании изучения досолнечных микровключений и хондр в подобных метеоритах восста-

новлена ранняя история формирования Солнечной системы и планет земной группы, включая систему Земля-Луна.

2. Тоналитовый гнейс (плагиигранит) составляет значительную часть ранней гранитной коры ядер протоконтинентов.

3. Коматиит — вулканит ультраосновного состава, являющийся продуктом максимального (50 %) плавления вещества мантии, что было возможно в архейское время. В областях коматиитового вулканизма происходило формирование сульфидных медно-никелевых руд.

4. Высокоглиноземистый сланец Кейвской структуры позднеархейского возраста (2,7 млрд лет) характеризует площадную кору выветривания на древней (архейской) платформе.

5. Железистый кварцит Курской магнитной аномалии (2,45 млрд лет). Образовался в эпоху самого интенсивного накопления железистых кварцитов в результате массового выноса растворимого железа в океан. Железистые кварциты в настоящее время являются основным видом руд железа.

6. Красноцветный кварцито-песчаник Онежской мульды (2,3 млрд лет). Отражает появление свободного кислорода в атмосфере в результате деятельности цианобактерий во время «Первой кислородной революции».

7. Биогенная (строматолитовая) постройка Северо-Печенгской зоны Кольского п-ва (2,2 млрд лет). Была образована в первый из наиболее ярко выраженных периодов максимального видового разнообразия строматолитов.

8. Шунгитовый сланец Онежской мульды (1,9 млрд лет). Отложение шунгитов – высокоуглеродистых пород связано с интенсивным накоплением биогенного углерода в результате развития бактерий (прокариотов).

9. Рапакиви-гранит Выборгского массива является представителем анортозит-рапакиви-гранитных многофазных комплексов, сформированных в течение 1,8–1,5 млрд лет в результате смешения корового и мантийного вещества. Их внедрение привело к кратонизации докембрийской коры и завершению формирования ядер континентов.

10. Вендская фауна (0,55 млрд лет) — представители первых уникальных многоклеточных бесскелетных животных. На территории России находки ископаемых животных, живших 600 млн лет назад, находятся в Архангельской области.

Секция  
ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ  
ТЕОРИИ И МУЗЕЙНОЕ ДЕЛО

Стендовые доклады

ПРОБЛЕМЫ ЭКСПОНИРОВАНИЯ  
ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В РЕГИОНАЛЬНОМ  
ГЕОЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ

Астахова И. С., Жданова Л. Р.

*Институт геологии Коми научного центра УрО РАН,*

*Россия, Сыктывкар, 167982*

*E-mail: astakhova@geo.komisc.ru*

Региональный Геологический музей им. А.А. Чернова Института геологии Коми научного центра УрО РАН входит в десятку крупнейших специализированных музеев России геологического профиля. Его коллекции и экспозиции призваны дать максимально полное представление о геологии, минералогии, палеонтологии и минеральных ресурсах основной территории деятельности института — Европейского Северо-Востока России.

Палеонтологическое собрание состоит из 345 монографических и выставочных коллекций общим объемом 98 836 единиц хранения коллекции, что соответствует 58 % основного музейного фонда. Коллекции в музее представлены монографически описанными палеонтологическими остатками, содержащими голотипные, типовые и дублетные экземпляры различных групп фауны и флоры фанерозоя. По систематическому принципу монографические коллекции палеонтологического фонда распределяются (в %) следующим образом: саркодовые — 7, книдарии — 8, членистоногие — 22, моллюски — 9, брахиоподы — 16, позвоночные — 19, растения — 19.

На основе материала монографических и выставочных коллекций организована постоянная экспозиция, отражающая биологическую эволюцию в регионе в соответствии с определенной научной концепцией. Группировка и интерпретация палеонтологической экспозиции выполнена по



историко-хронологическому принципу, то есть в геохронологической последовательности поэтапно раскрывается история развития органического мира северо-востока европейской части России. В настоящий момент более 800 образцов расположены в шести стендах. Музей «академичен» в подаче материала: демонстрируется экспонат и сопроводительный текст к нему. В экспозиции демонстрируется по одному или два представителя типа ископаемых организмов, наиболее характерные для определенного геологического периода. Информация по ископаемым остаткам разных геологических эпох и по особенностям строения земной коры обобщена в виде стратиграфической колонки. В колонке-разрезе в строгой хронологической последовательности показаны характерные комплексы пород от самых древних до современных. Каждое подразделение этой стратиграфической колонки (эра, период, отдел) сопровождается характерными для данного времени остатками вымерших групп животных и растений.

Посетители музея наибольший интерес проявляют к ископаемым остаткам, чем другим направлениям геологии. Появление дополнительных площадей позволило организовать систематическую палеонтологическую экспозицию, построенную на основе классификации царств животных и растений по основным крупным классам на уровне тип-класс-род. Перед экскурсантами раскроется история жизни во всём её разнообразии — от простейших одноклеточных организмов до высокоорганизованных позвоночных животных.

В ходе создания тематико-экспозиционного плана систематической палеонтологической коллекции пришлось столкнуться с рядом проблем. Анализ фондового материала указал, что для экспонирования таксономического подхода не достаточно использовать только региональный материал. Некоторые типы царства животных и растений в фондах музея или вообще не имеются или недостаточно представительны на уровне тип-класс-род. Так, простейшие (фораминиферы) региона монографически изучены для интервала поздний девон — ранняя пермь. Сотрудниками института разработана филогения фузулинид на уровне видов и родов. Дополнительным материалом служат результаты исследования по полиморфизму фораминифер, по изучению их внутривидовой изменчивости, где удалось показать наличие полиморфных палеопопуляций. Из кишечнополостных изучены кораллы и табуляты возрастом от позднего силу-

ра до раннего карбона. Проведено монографическое изучение девонских рудоз почти всего региона. Выделено два новых семейства, десятков новых родов и видов. На региональном уровне показаны этапы развития табулятовой фауны. В фондах музея членистоногие представлены коллекциями ископаемых листоногих ракообразных, филлокарид и остракод. Учёными предложена фациальная модель развития позднефаменско-турнейского палеобассейна, установлены закономерности расселения остракод и выделены три фациально-экологических типа сообществ. Исследована динамика разнообразия позднефаменско-ранневизейских остракод в зависимости от условий среды. Хорошо представлены пермские двустворки. Выявлены характерные ассоциации и комплексы двустворчатых моллюсков для горизонтов и подъярусов перми. Имеющиеся в музее, головоногие моллюски определены только на уровне классов. Брахиоподы изучены для интервала от ордовика до средней перми. Учёными описаны более сотни новых видов брахиопод, которые хранятся в фондах музея. Монографически описаны комплексы конодонтов для интервала силур- карбон. Коллекции позвоночных в музее представлены разными группами животных. Четвертичная териофауна региона представлена коллекциями зубов копытного лемминга, сделано эмпирическое обобщение по крупным млекопитающим, показана более детальная, по сравнению с предшественниками, история развития териофауны региона.

Недостаточность материала в фондах музея можно объяснить тем, что пополнение фондов осуществляется сотрудниками Института геологии, которые проводят свои исследования в рамках обозначенных научно-исследовательских тем. Но, тем не менее, за 60 лет работы института накоплен геологический материал, характеризующий стратиграфические разрезы и биологическое развитие Тимано-Североуральского региона. Учёные первые десятилетия, в то время ещё очень слабо изученный в геологическом плане регион, начинали с исследований по стратиграфии. Результаты биостратиграфических исследований явились основой для картирования, выявления тектонических структур, для поиска полезных ископаемых. Формирование музейных палеонтологических фондов преимущественно и связано со стратиграфическими исследованиями. Позднее в институте стали изучать отдельные виды флоры и фауны и комплектовать систематические коллекции.

Сегодня для сотрудников Института геологии сформированы списки отсутствующих в фондах музея видов ископаемых остатков, которые могли быть обнаружены ими в ходе новых экспедиционных исследований. Принято решение, для создания наиболее полной систематической коллекции, характеризующий эволюционную теорию, привлечь геологический материал, собранный из других регионов.

## **ДОКЕМБРИЙСКАЯ БИОТА В ЭКСПОЗИЦИИ АРХАНГЕЛЬСКОГО КРАЕВЕДЧЕСКОГО МУЗЕЯ**

**Горенко П.С.<sup>1</sup>, Иванцов А.Ю.<sup>2</sup>, Колпакова А.В.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Архангельский краеведческий музей,  
Россия, Архангельск, 163000*

<sup>2</sup>*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,  
Россия, Москва, 117647*

На территории Архангельской области находятся уникальные природные объекты — захоронения остатков древнейших многоклеточных организмов, живших на Земле в позднем докембрии, в конце вендского периода (около 560–550 млн лет назад). По данным российских исследователей, этим местонахождениям нет равных в мире ни по разнообразию, ни по качеству сохранности ископаемых остатков. Изучением вендской макробиоты Архангельской области, начиная с открытия в 1972 г первого наземного местонахождения, занимается Лаборатория докембрийских организмов московского Палеонтологического института РАН (ПИН), куда и поступают найденные окаменелости. Часть объектов после изучения передается в государственные музеи России. Однако в музеях Архангельска к началу текущего столетия вендская макробиота была представлена слабо. В ГБУК Архангельской области Архангельский краеведческий музей (АКМ) имелось лишь 2 мало значимых экспоната, демонстрировавшихся в постоянной экспозиции «Природа северного края».

Летом 2001 г, специально для пополнения коллекций АКМ, Беломорским полевым отрядом ПИН были произведены масштабные раскопки на нескольких захоронениях вендских макрофоссилий Зимнегорского местонахождения (располагается в Приморском государственном природ-

ном ландшафтном заказнике). В ходе раскопок было добыто два крупногабаритных блока с остатками типичных вендских бентосных макроорганизмов: из захоронения Z1(I) «Кимберелловые линзы» — скопление экземпляров подвижных и сидячих животных *Dickinsonia costata*, *Andiva ivantsovi*, *Tribrachidium heraldicum*, *Kimberella quadrata*; из захоронения Z4(XIV) «Красный слой» — фрагмент поселения крупных колониальных цианобактерий *Beltanelliformis brunsae*. Но основные раскопки проводились на захоронении Z2(III) «Ергиевый пласт», откуда с большим трудом была извлечена часть продуктивного слоя, содержащая крупное скопление ископаемых остатков — отпечатков тел и верениц следов питания проартикулят вида *Yorgia waggoneri*. Добытые в ходе полевых работ блоки пород с отпечатками вендских организмов (вендобионтов) были переданы на безвозмездной основе АКМ. Фрагмент «Ергиевого пласта» послужил основой для формирования нетривиального экспоната № 44686 кпАОКМ «Плита», не имеющего аналогов ни в одном музее мира.

В 2016 г новым руководством АКМ было принято решение о переводе основных вендских экспонатов в заново отреставрированное помещение в здании историко-архитектурного комплекса, памятника архитектуры XVII–XVIII вв. Архангельские Гостиные дворы. Предполагается более активное использование вендских экспонатов для просвещения посетителей музея. В частности, нами разработано интерактивное образовательное занятие для детей школьного возраста «Сад Эдиакары», рассказывающее о вендском периоде и вендобионтах. Интерактивный компонент занятия — создание посетителями собственных рисунков отпечатков вендобионтов методом рисования «Угольная копия».

Прежде всего, в ходе занятия участникам будет дано понятие геохронологической шкалы с указанием нашего настоящего места в ней. После этого рассказывается о понятии «Кембрийский взрыв» и даётся описание природных условий, существовавших на нашей планете 720 млн лет назад (ледниковый щит, покрывающий практически всю поверхность планеты — гипотеза «Земля-снежок»). Слушатели узнают о том, что большую часть истории нашей планеты на ней существовала только одноклеточная жизнь, а также что появление многоклеточной жизни — это очень непростой процесс, поскольку многоклеточность — это просто революционное изобретение по сравнению с одноклеточностью. Прежде чем появились

мы — потомки многоклеточных животных фанерозоя, Природа провела несколько экспериментов. Самый известный такой эксперимент называется Эдиакарским. В ходе его появились особые существа — вендобионты. Мы очень мало знаем о них, ведь всё, что у нас есть — это лишь отпечатки на камнях. Слушатели ознакомятся с классификацией вендобионтов, их особенностях и отличиях от современных жизненных форм животных и растений. Здесь мы особенно выделяем потрясающе интересный факт: это был поистине эдемский сад, сообщество мирно сосуществующих организмов, мир без хищников и жертв. Это сообщество часто называют по аналогии с райским садом Сад Эдиакары. После рассказывается о мнениях относительно дальнейшей судьбы вендобионтов: считается, что вендобионты не оставили после себя потомков и вымерли. Однако здесь есть несколько тонких моментов, на которые мы тоже обращаем внимание: очень странная симметрия скользящего отражения некоторых вендобионтов ныне есть у самого примитивного из всех хордовых (к которым относимся и мы с вами) — ланцетника. Так что возможно, ланцетник — это потомок вендобионтов. Кроме того, некоторые из эдиакарских организмов — ярнемии и аузи — напоминают близкого родственника хордовых — асцидию. Для того, чтобы показать слушателям что тема первых многоклеточных в истории нашей планеты ещё далека от понимания, мы также рассказываем о возможных ещё более ранних следах жизни многоклеточных организмов в палеонтологической летописи. По нашему мнению очень важно показать слушателям, что мы находимся только в самом начале научного поиска по данным вопросам и проблема ещё далека от завершения. Т.к. на Вендской плите посетители первыми замечают отпечатки вендобионта ёргии, мы рассказываем о ней подробнее: показываем реконструкции тела, возможные способы питания и передвижения, реконструкцию последнего дня жизни той самой ёргии, которая оставила отпечатки на плите. Вся эта информация сопровождается презентацией в PowerPoint. Также мы немного затрагиваем вопрос фиксации следов в палеонтологической летописи и проводим практикум по созданию собственного отпечатка ёргии при помощи метода рисования «Угольная копия».

Данная тема не проста для разработки; к тому же в настоящее время имеется очень мало русскоязычной научно-популярной литературы о венде и вендобионтах, понятной неспециалистам. По мере появления

такой литературы возможно создание новых образовательных занятий и программ.

## **СОПКАРГИНСКИЙ МАМОНТ. ОТ ОБНАРУЖЕНИЯ ДО ОТКРЫТИЯ ЭКСПОЗИЦИОННОГО КОМПЛЕКСА**

**Стамбровская Э. В.**

*Таймырский краеведческий музей, Россия, Дудинка, 647000*

*E-mail: myosolis@list.ru*

Сопкаргинский мамонт — уникальная находка, обнаруженная на территории Таймырского Долгано-Ненецкого муниципального района, в устье реки Енисей. Для Таймыра — это первая и пока единственная находка мамонта замечательной сохранности.

История обнаружения останков мамонта началась 28 августа 2012 года. В районе метеорологической станции «Сопочная Карга», вблизи п. Воронцово одиннадцатилетний ненецкий мальчик Женя Салиндер заметил показавшуюся из грунта кость. О находке мальчик сообщил сотрудникам метеостанции, благодаря которым, новость быстро дошла до палеонтологов России. За очень короткий срок была организована экспедиция для раскопки туши мамонта.

Впоследствии эта находка получила второе название «мамонт Женя», по имени первооткрывателя. Раскопки туши мамонта были проведены в сентябре 2012 г. при участии сотрудников метеорологической станции «Сопочная Карга», местных жителей, координатора проектов Международного мамонтового комитета в России С. В. Горбунова. Возглавлял экспедицию заведующий Зоологическим музеем РАН А. Н. Тихонов.

В момент обнаружения туша мамонта находилась в стенке обрыва, зафиксированная в толще вечной мерзлоты, на правом боку. Извлечение туши из вечной мерзлоты продолжалось на протяжении недели, и уже в конце сентября, благодаря помощи ПАО ГМК «Норильский никель» была доставлена в Дудинку. В начале 2013 года туша мамонта была отправлена в Зоологический институт РАН (г. Санкт-Петербург) для дальнейшего комплекса работ по изучению останков мамонта учеными-палеонтологами, специалистами по консервации.

Огромную научную значимость находки в результате исследований вызвали практически полная комплектация костных останков, фрагменты шкуры и мягкие ткани (продольные пучки мускулатуры, часть мышечных пучков поясов конечностей) хорошо сохранившиеся на правой половине тела мамонта. В полости тела обнаружены часть внутренних органов (перикард сердца, фрагменты ткани печени, межпозвоночные диски). Кроме этого, сохранился половой орган, что позволило с уверенностью говорить о том, что найденное животное — самец.

В процессе сложной работы были отпрепарированы костные останки, проведена обработка сохранившейся шкуры с правой стороны туловища, а так же головы и 4-х конечностей. Из мягких тканей методом мумифицирования изготовили сухие анатомические препараты, большая часть из них — изготовлены впервые. Учёные описали скелет, отобрали образцы мягких тканей. Работа по изготовлению музейных экспонатов из останков Сопкаргинского мамонта продолжалась более 2-х лет.

Как выяснили учёные, возраст находки составляет примерно 38–45 тыс. лет. Индивидуальный возраст Сопкаргинского мамонта оценивается в пределах от 13 до 16 лет. Высота тела, в области холки составляла около 235 см. Предполагаемая масса тела от 1700 до 2400 кг.

Впервые у Сопкаргинского мамонта выявлены зубные патологии, не описанные ранее у мамонтов. У исследуемой особи развит только правый постоянный бивень. Патология левого бивня свидетельствует о нарушениях процессов индивидуального развития у относительно молодого животного.

После всестороннего изучения в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге мамонт в виде половинного чучела, монтированного скелета с мягкими тканями, а так же анатомическими препаратами был передан в Таймырский краеведческий музей.

23 января 2016 год состоялась презентация уникальных музейных экспонатов, чучела и скелета Сопкаргинского мамонта, не имеющих аналогов не только в России, но и за рубежом. Долгожданный ценный экспонат занял достойное место в Таймырском музее.

## Круглый стол Н. И. ВАВИЛОВ: К 130-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

### Устные доклады

#### Н. И. ВАВИЛОВ КАК ИСТОРИК НАУКИ

Авруцкая Т. Б.

*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН,*

*Россия, Москва, 117333*

*E-mail: tata221151@mail.ru*

Н. И. Вавилов хорошо известен как ботаник, растениевод, генетик, географ, путешественник, организатор науки и общественный деятель. Менее он известен как историк науки. Ещё в юные годы у Н. Вавилова появился интерес к истории естествознания. На заседании в МСХИ в 1909 г., посвящённом 100-летию Ч. Дарвина студент Н. Вавилов выступил с докладом «Дарвинизм и экспериментальная морфология». В 1920—1930-е годы под его редакцией выходят книги: Р. А. Грегори. «Открытия, цели и значение науки», «Избранные работы по генетике» Т. Г. Моргана и Г. Меллера. В серии «Классики естествознания», под общей редакцией и с вводными статьями Н. И. Вавилова, издаётся Г. Мендель «Опыты над растительными гибридами», В. Иоганнсен «О наследовании в популяциях и чистых линиях», И. Кольрейтер «Учение о поле и гибридизации растений». Особенно следует отметить серию портретов выдающихся генетиков (В. Бэтсона, Гуго де-Фриза, Ю. А. Филипченко и др.), опубликованных Вавиловым. Николай Иванович был инициатором создания «Секции по истории агрокультуры» в Институте истории науки и техники АН СССР, где начались историко-научные исследования, включавшие в себя переводы и публикацию трудов в серии «Классики мирового земледелия» (Варрона, Катона, Колумеллы, Плиния Старшего, отсутствующих в русском переводе) и написание фундаментальных монографий. Во время активнейшего наступления на теоретические положения генетики, развернувшегося не только в научных журналах, Н. И. Вавилов читает серию лекций для сотрудников



и аспирантов в Институте Генетики АН СССР. Об обстановке во время которой проходили лекции рассказал сам Николай Иванович. В письме к бывшему сотруднику его института Герману Меллеру от 18 декабря 1938 г. Н. И. Вавилов писал: *«Как раз сейчас мы ведём горячую борьбу за менделизм и морганизм. Происходит довольно быстрая эволюция. Дискуссии, которые мы вели в 1936 году, приобрели ещё более жестокие формы. Действующие лица драмы почти те же. Теперь сомнения концентрируются относительно реальности закона 3:1. Недавно имела место некая дискуссия о преподавании генетики и селекции растений в университетах и других высших учебных заведениях. Некоторые экстремисты из Одессы полагают, что менделизм и хромосомная теория наследственности не имеют места в действительности и должны быть заменены дарвинизмом и теорией развития Мичурина и Лысенко... В этой связи меня попросили прочитать серию лекций по «Истории генетики» в Академии наук. Завтра я должен дать свою пятую двухчасовую лекцию из этой серии: «Генетика и эволюция в их историческом развитии». Около двухсот человек, преподавателей и студентов, посещают эти лекции». Стенограммы лекций, послужили источником для написания книги. В последнем из обнаруженных произведений выдающегося русского учёного «Этюдах по истории генетики» Николай Иванович проявляется ещё одна грань его многообразных талантов. В «Этюдах» история генетики нарисована свидетелем и активным участником событий в этой науке на протяжении четверти века, с 1913 по 1938 год. Включенные в это издание отрывки из лекций дают выразительные характеристики творчества ряда крупных деятелей науки, с большинством из которых Николай Иванович был знаком и встречался. «Развитие генетики — пишет Н. И. Вавилов, — проходило преимущественно на глазах последних двух поколений и поэтому свидетелем многого пришлось быть и составителю данного очерка». Н. И. Вавилов приводит в книге не только яркие, но и порой драматические события, которыми была полна история развития генетики. Вавиловым представлен круг проблем, как современной генетики, так и показан путь её эволюционного развития, как самостоятельной науки. Книга представляет несомненный интерес, прежде всего, тем, что несёт черты личного отношения ученого к проблемам генетики, научным генетическим школам и отдельным выдающимся учёным. Ярко описаны в книге его впечатления от посещения лекций, гене-*

тических конгрессов. Заканчивает книгу Н. И. словами — *«Сила генетики в точном эксперименте, в её связи с практическими запросами селекции, пронизывании её эволюционным учением»*. В заключении хочется напомнить о том, что, даже находясь в тюрьме, получив бумагу и карандаш, Николай Иванович написал книгу «История развития мирового земледелия», которая до сих пор не обнаружена.

## **РАЗВИТИЕ ВАВИЛОВСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ВИДА КАК СИСТЕМЫ, ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ ВО ВРЕМЕНИ**

**Брынцев В. А.**

*Мытищинский филиал МГТУ им. Н. Э. Баумана,*

*Россия, Мытищи, 141005*

*E-mail: bryntsev@mail.ru*

Н. И. Вавилов в докладе «Линнеевский вид как система» (Избранные произведения в двух томах. Т.1, Л.: Наука, 1967. — С. 62–87) дал описание вида как сложной пространственной системы. Вид не монолитен, а состоит из подвидов, популяций, форм, в нём можно выделить ядро и периферию. Вавиловская системная концепция вида во многом определила методы изучения вида и его внутривидовой дифференциации. Однако вавиловский вид не только пространственная, но и динамическая система, существующая благодаря постоянному генетическому обмену внутри него, происходящему в процессе непрекращающейся смены поколений.

В работе Н. И. Вавилов не только детально разобрана пространственная дифференциация вида, но и рассматривается вопрос его становления, изменения во времени. При этом Н. И. Вавилов ассоциирует эволюционный процесс с непрерывной цепью, узлы которой составляют виды. Однако до сих пор в учебной литературе эволюция вида наглядно представляется как бесконечная веревка, сплетенная из популяций и время от времени разветвляющаяся. Виды же понимаемые как узлы в эволюционной цепи, должны быть обособленными не только в пространстве, но и во времени, иметь свою законченную во времени структуру, начало и конец. Н. И. Вавилов пишет: *«Виды ... возникают в пространстве и во времени; без учёта этих факторов ... знание вида неполно и неточно»* (с. 77);

*«В историческом процессе развития виды подвергаются исчезновению, вымирают, как об этом наглядно свидетельствует палеонтология» (с. 69).*

Большим шагом в понимании возникновения нового молодого вида в пространстве и во времени в последнее время стали работы В. Н. Стегния по видообразованию путём системных мутаций. При системной мутации новый вид изолируется от материнского, при этом изоляция является не причиной, а следствием видообразования.

Материнский же вид со временем деградирует, распадаясь на отдельные изолированные фрагменты, что не приводит, однако само по себе к видообразованию, а ведёт к дальнейшему вымиранию с сохранением отдельных реликтовых популяций, эволюционная перспектива которых ничтожна. Такой ход процесса приводит к тому, что род представляет собой динамическую совокупность генетически (исторически за счёт происхождения и актуально за счёт естественной гибридизации) связанных разновозрастных видов, на что указывает и Н. И. Вавилов: *«Отдельные виды ныне находятся на разных стадиях своего развития и сообразно этому представляют собой комплексы весьма разного объема и содержания» (с. 81).*

Согласно Н. И. Вавилову вид развивается в пространстве и во времени закономерно: *«Характерным для видов является ... определенная правильность в процессе формообразования в пределах видов, определенные закономерности, по которым идёт образование разновидностей, сортов в пределах линнеевских видов» (с. 62–63).*

Представление о виде как системе, закономерно изменяющейся во времени, имеет свои сложности. Если пространственную структуру мы можем оценить непосредственно (фенотипически и генетически, с применением статистических методов), то проследить изменения вида за длительный период во времени напрямую нельзя. Палеонтологический метод недостаточно тонок для описания изменения вида во времени, тем более что морфологически внутривидовые изменения у вида могут проявляться не сильно и зависят от конкретного адаптационного процесса.

Изучение вида как динамической системы может идти по двум направлениям.

Первое — это наложение общесистемных закономерностей на видовой процесс. Соотнесение видовой динамики с базовыми системно-динамическими моделями.

Второе — описание близких видов одного рода с точки зрения их возрастной структуры.

При этом возрастные критерии могут быть следующие:

а) Размер и структура ареала.

б) Различие видов по их генеративной активности, адаптивности и др. особенностям. Молодые виды должны быть ещё не адаптированы к конкретным условиям, очень плодовиты (за счёт чего идет расширение ареала), иметь укороченный более быстрый цикл смены поколений (быстро растут в раннем возрасте, быстро вступают в фазу репродукции и быстро стареют), малоустойчивы к вредителям и болезням (что связано с их неразвитой специализированной адаптацией).

в) Различия видов по уровню эндогенной, индивидуальной и популяционной изменчивости. В процессе развития вида уровень разных видов изменчивости меняется. Молодые виды должны обладать большой эндогенной изменчивостью, быть пластичными, иметь широкую норму реакции. Потом преобладает индивидуальная изменчивость, а к стадии стагнации популяционная.

г) Различия видов по степени генетической регуляции развития особей. В процессе жизни вида должны происходить генетические изменения, связанные с усилением адаптации и специализации особей, в частности сужение норм реакции и усилением генетической регуляции онтогенетических процессов.

д) Различие видов по гомо- и гетерозиготности особей и полиморфизму. При взрослении вида за счёт накопления рецессивных мутаций растет количество гетерозиготных особей и полиморфизм, а в целом растет генетический груз вида. При деградации за счёт изоляции отдельных популяций (эффект бутылочного горлышка) идет частичный сброс генетического груза.

Представление о виде как динамической системе, закономерно изменяющейся в пространстве и времени, было обосновано Н. И. Вавиловым. Он построил не только системную, но и динамическую картину вида, которую можно рассматривать как системно-динамическую концепцию вида. Такая концепция, где вид — это сложная, реально существующая, закономерно изменяющаяся в пространстве и времени динамическая

система, связанная в своём развитии со средой и ареалом, ставит новые задачи для научных исследований. Одной из них является выработка методов для определения возрастных характеристик видов и видовой возрастной структуры родов.

## **ЭСТЕТИКА ПРИРОДЫ ПО ТРУДАМ Н. И. ВАВИЛОВА И СОВРЕМЕННЫМ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИМ АССОЦИАЦИЯМ**

**Булатова Н. Ш.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071  
E-mail: ninbul@mail.ru*

Гений Н. И. Вавилова бесспорно признан мировой наукой, за кластер выдающихся специалистов ему обязана престижем отечественная генетика, но в век геномики внимание к вавиловскому наследию существенно ослабло. Это особенно заметно по отношению к проблеме вида, к которой были сфокусированы цели вавиловских исследований основ биоразнообразия растительных хозяйственных ресурсов в мировом масштабе, выявивших закономерности не столько прикладного, сколько фундаментального значения. Первым после Дарвина итогом обобщения материала в этой области в объёме, сравнимом с дарвиновским, стала универсальная модель строения Линнеевского вида как системы (Вавилов, 1930—1931) на основании закона гомологических рядов наследственной изменчивости (Вавилов, 1922). Интересно, что в наше время новые методы приводят к принципиально сходным результатам в исследовании вида, где вклад Н. И. Вавилова трудно переоценить. Традиционно зоологи обнаруживают определённую робость перед обилием внутривидовых форм у ботанических объектов культурной флоры, продемонстрированным при последовательном применении метода дифференциальной систематики / дифференциальной географии Вавилова. С развитием генетических методов этот подход становится доступным к настоящему времени для разных групп таксонов, считая и млекопитающих. Геномной методологией пронизана концепция «генетического вида», выдвинутая

американскими исследователями (Backer, Bradley, 2006) для млекопитающих при обращении к наследию классиков генетики Бэтсона, Добжанского и Меллера (БДМ-модель). В недавно изданных академических докладах Н. И. Вавилова в 1939 г. (Вавилов, 2012) предшественник геномной эры, цитогенетическое направление, оценивалось как многообещающее для эволюционных исследований. В настоящее время в особенности тесно с проблемой видов связано изучение хромосомной политипии и хромосомных гибридных зон, обусловленное хорошей кариотипической изученностью таксонов многих групп класса млекопитающих и выявлением природных комплексов, источников неистощимого материала для сравнительных исследований, в частности и российских видов.

Прекрасная изученность некоторых модельных групп (например, хромосомные расы обыкновенной бурозубки) не в последнюю очередь зависит от «красивых» хромосом, что отмечали, например, английские классики цитогенетики (Ford, Hamerton, 1970). Вид как *«обособленная сложная подвижная морфо-физиологическая система, связанная в своём генезисе с определенной средой и ареалом»* (Вавилов, 1931) тоже не только категория естественных наук, но и имеет эстетическую ценность. Не музейные экземпляры, а таблицы сортового разнообразия культурных растений из вавиловских работ делают вид прекрасным для работы мысли и в этом — эстетическим объектом.

Эстетика природы в качестве ветви отечественной философии только с 2000-х гг. испытывает первые толчки к развитию (труды А. Ф. Лосева). Вавиловские видовые комплексы в категориях эстетики — модель природы, одухотворенная через одомашнивание (культурные растения, домашние животные), а через их геномные аналоги у разных видов — ключ к пониманию того, что есть в природе *«человеческого или исторического... живого, разумного и неразумного, но всегда становящегося, развивающегося»* (Лосев, Тахо-Годи, 2006).

## **ПИСЬМА Н. И. ВАВИЛОВА К Е. И. БАРУЛИНОЙ КАК ИСТОЧНИК НОВЫХ И МАЛОИЗВЕСТНЫХ ФАКТОВ О ЖИЗНИ УЧЁНОГО**

**Вишнякова М. А.**

*Всероссийский институт генетических ресурсов растений*

*им. Н. И. Вавилова, Россия, Санкт-Петербург, 190000*

*E-mail: m.vishnyakova.vir@gmail.ru*

Письма Н. И. Вавилова к Е. И. Барулиной — его жене, верной спутнице и коллеге — были частично и фрагментарно приведены в ряде публикаций о нём. Это, прежде всего, книги биографов учёного: С. Резника (1968) и М. Поповского (1968), статья А. Иващенко (1992) и др. Но наиболее полно они отражены в журнале «Природа» (Вишнякова, Вавилов, 2009, 2010) и в книгах об Е. И. Барулиной (Вишнякова, 2007, 2016). Это произошло после передачи Ю. Н. Вавиловым автору этих тезисов всех сохранившихся у него писем отца к матери. Письма датированы 1917—1934 гг.

Первые единичные письма Н. И. Вавилова к своей студентке Елене Барулиной, написанные в 1917—1918 гг., носили сугубо деловой характер. Самые же длинные, подробные, глубоко личные, посылаемые чуть ли не ежедневно письма, относятся к периоду октябрь—декабрь 1920 гг.: времени пребывания Н. И. Вавилова в Петрограде после его прибытия туда из Саратова в качестве заведующего Отделом Прикладной ботаники и селекции. Эти письма позднее Н. И. Вавилов назовёт «безнадежно-безумными». По существу в этих письмах прорвалась плотина долго сдерживаемого чувства любви профессора к своей аспирантке. Следующий этап их взаимоотношений, когда взаимное чувство приходилось глубоко прятать от окружающих, длился 6 лет — до февраля 1926 г.: времени их официального бракосочетания. Этот период также нашёл отражение в многочисленных, подробных и тайно отсылаемых и передаваемых Елене письмах Вавилова. География этих писем разнообразна, и часть из них написана в пределах институтов, где они работали: кафедра селекции Саратова (январь—март 1921 г.), затем институт в Петрограде-Ленинграде. Среди этих задушевных тёплых писем иногда проскальзывал официоз: «Дорогая Елена Ивановна...» с последующим сугубо деловым изложением

заданий, предложений, новостей. Возможно, это зависело от надежности «почтового ящика», ведь в эти годы их письма шли по рабочим адресам. Корреспонденцию Вавилова вскрывала секретарь, и поэтому он пишет Елене: *«Пиши дорогая, хотя бы официально»* (06.06.1923).

После 1926 г. Вавилов писал теперь уже жене Елене Барулиной письма из своих многочисленных поездок по миру и по стране, а также из Ленинграда по адресам командировок Елены Ивановны. В некоторых своих письмах, которые Вавилов адресовал всем, писал, по его выражению, «оптом», он делал приписку: *«Покажите это письмо Барулиной»*.

В личной переписке с любимой женщиной, которая была одновременно и коллегой, Н. И. Вавилов излагает множество впечатлений и фактов своего бытия, касающихся работы, поездок, встреч и взаимоотношений с другими учёными, общественными деятелями. Целый ряд из них, иногда после специальных расследований, позволяет выявить новые или малоизвестные факты и обстоятельства из жизни учёного. При самом общем подходе их можно систематизировать следующим образом: семья, персоналии, события.

## **Н. В. ВАВИЛОВ: ОТ ГИБРИДИЗАЦИИ ДО ГЕНОМНОГО РЕДАКТИРОВАНИЯ**

**Глазко В. И.**

*Российский государственный аграрный университет —  
Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева,  
Россия, Москва, 127550  
E-mail: vigvalery@gmail.com*

XX столетие стало не только веком ядерной физики, но и биологии. Н. И. Вавилову принадлежит целый ряд фундаментальных открытий в этой науке, изменивших научную картину мира и взятых на вооружение исследователями разных стран. С течением времени интерес к достижениям Н. И. Вавилова в теоретической и экспериментальной генетике и селекции не ослабевает, несмотря на лавинообразный рост новых знаний. К ключевым направлениям, оказавшим кардинальное влияние на современную науку, созданным Н. И. Вавиловым, прежде всего относятся следующие:



- 1) закон гомологических рядов в наследственной изменчивости,
- 2) учение о центрах происхождения культурных растений;
- 3) представление о сложной полиморфной структуре биологических видов;
- 4) учение о геногеографии.

Работы Вавилова создали научную базу для практической селекции. По Н. И. Вавилову, селекция как наука, в применении, в частности, к растениям, складывается из следующих основных разделов: исходный сортовой, видовой и родовой потенциал (ботанико-географические основы селекции); наследственная изменчивость (закономерности в изменчивости, учение о мутациях); роль среды в выявлении сортовых признаков (сорт и среда, влияние отдельных факторов среды, учение о развитии растений применительно к селекции); теория гибридизации, как в пределах близких форм, так и отдалённых видов; теория селекционного процесса (самоопылители, перекрестно опылители, вегетативно и аллогамно размножающиеся растения); основные направления в селекционной работе определяемые селекцией на иммунитет к заболеваниям, на физиологические свойства (холодостойкость, засухоустойчивость, фотопериодизм), на технические качества, на химический состав; частная селекция — учение о селекции отдельных видов растений. Перечисление этих разделов позволяет увидеть, что вся современная молекулярная генетика и геномика сельскохозяйственных видов выросла из перечисленных разделов. И если в процессе бессознательной селекции велась работа по конструированию генотипов с желательным фенотипическим проявлением хозяйственно ценных признаков на основании интуиции, путём проб и ошибок, именно положения Н. И. Вавилова позволили перевести её в планируемые эксперименты, создать научно обоснованные пути решения традиционных задач селекции. Развитие методов молекулярной генетики и геномики позволили перейти при создании новых генотипов от контроля менделирующих признаков, генетики сложных регуляторных систем к прямому вмешательству в структуру генома, его архитектуру, к геномному редактированию. Тем не менее, важно подчеркнуть, что разработка основного «шаблона» селекционной работы по получению новых генотипов, от гибридизации независимых форм до геномного редактирования путем встройки участков промотора, например, риса дикого типа в геном

культурных сортов риса для повышения засухо- и солеустойчивости, создана Н. И. Вавиловым.

## **Н. И. ВАВИЛОВ КАК ОДИН ИЗ ОСНОВАТЕЛЕЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭПИГЕНЕТИКИ РАСТЕНИЙ**

**Драгавцев В. А.**

*Агрофизический научно-исследовательский институт,  
Россия, Санкт-Петербург, 195220  
E-mail: dravial@mail.ru*

Сегодня мы наблюдаем победное шествие эпигенетической парадигмы понимания сложных механизмов наследования, развития и изменчивости и сдачу позиций традиционной геноцентрической парадигмой, базирующейся на «центральной догме» молекулярной генетики, которая уподобляет соотношение между генами и признаками ситуации, когда генералы посылают по рельсовому пути «ген — признак» штабной вагон с офицером связи, который в опечатанном пакете везёт приказы признакам: качественным — какую структуру или цвет они должны иметь, и количественным — какой величины должно быть их среднее (генотипическое) значение и генотипическая дисперсия в популяции.

Кэксер (1963) уже давно показал, что «*кинетическая система, основанная на иерархии катализаторов, обнаруживает тип поведения, обычно связываемый с генами, как функциональными единицами, являющимися основным предметом изучения генетики*» (т. е. дискретные расщепления фенотипов могут быть вызваны не генами, а пороговыми переключениями иерархии катализаторов).

Современная эпигенетика — это наука, изучающая регуляции систем на надгенных уровнях организации («эпи» означает «над»). Она включает в себя некоторые механизмы наследования, элементы биологии развития, механизмы взаимодействия «генотип—среда» (смену рангов продуктивности в наборе генотипов от среды к среде), и даже выходит на социологию и политику (Мелони, 2015).

Сегодня вырисовываются следующие направления эпигенетики растений:

1) Эпигенетика наследования — изучает все феномены возникновения и передачи по наследству всех морфологических, физиологических и биохимических свойств организма при полной неизменности структур ДНК.

2) Эпигенетика развития в константной комфортной среде — изучает динамики онтогенезов вне влияния лимитирующих факторов (лим-факторов) среды (внутренние регуляции).

3) Эпигенетика развития на фоне смены лим-факторов среды в течение суток, недель, месяцев. Это направление эпигенетики называют «экологическая генетика». Она изучает более сложные системы регуляции, например, лим-факторы и рекомбинации (Жученко 2005), лим-факторы и активизация транспозонов (Васильева, 2000) и др.

В наши дни организуются крупные эпигенетические проекты, например, Европейский проект «От генотипа к фенотипу — холистический подход», который выполняют коллективы 12-ти европейских государств, а также Индии и Южной Африки. Другой обсуждаемый проект — «Глобальная эпигенетика», в котором будут участвовать эпигенетики США, Евросоюза, России, Бразилии и Сингапура (Мелони, 2015). Ежегодно в мире публикуется более 20 тысяч научных статей по эпигенетике, созданы десятки журналов и обществ по эпигенетике, т. е. эта ветвь генетики развивается сейчас бурно.

В 1935 г. Н.И. Вавилов первым в мире усомнился в способности классического менделизма описывать наследование количественных признаков. Он подчеркнул (Вавилов, 1965): *«Мы не будем удивлены, если основательное изучение наследственности количественных признаков приведёт к коренной ревизии упрощённых менделистических представлений»*. Сегодня мы понимаем — это было удивительное эпигенетическое предвидение.

Вавилов с горечью писал (Вавилов, 1987): *«Учение о корреляциях исчезает из селекционных руководств, как устаревшее и опровергнутое. Генетическая, а за ней и селекционная мысль под влиянием менделизма устремляются к упрощенному пониманию организма как мозаики признаков, в которой можно легко комбинировать признаки»*. И далее: *«Французский генетик Бларингэм сравнивает растительный организм с мозаикой, в которой можно заменять одни звенья другими. Отражение этих представлений можно найти и у советских генетиков (Н. К. Кольцов, А. С. Серебровский). Выведение сортов и пород представляется сравнительно*

*простым делом. Устремление к схематизации, к упрощению явлений доходит до крайности». И далее: «Харланд стал объяснять поведение количественных признаков, например, длины волокна хлопчатника, действием десятков и даже сотен однозначных факторов, сводя генетические исследования к формальной эквилибристике».*

И Вавилов предлагает свой оптимальный (абсолютно эпигенетический) путь развития теории селекции: *«Необходимо подходить к организму с учётом всей сложности комплекса признаков и свойств органов и их функций, их взаимоотношения со средой в развитии».* Современная эпигенетика рекомендует одновременно контролировать: генотипические и экологические корреляции в комплексе компонентов продуктивности, динамику лим-факторов среды в онтогенезе и смену лит-факторов по фазам развития, в которые закладываются компоненты продуктивности. Можно видеть, что современные эпигенетические рекомендации в принципе не отличаются от рекомендаций Вавилова в 1935 г.

Автор эпигенетической теории морфогенеза проф. Л.В. Белоусов (МГУ) справедливо считает, что вавиловский Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости — это в основном эпигенетический закон (письмо В. А. Драгавцеву от 23.04.17). И это действительно так. Японские генетики (Matsudo, 2005) показали, что менделизм описывает только 10 % всех феноменов наследования и проявления олигогенов в фенотипе. По гипотезе С.И. Малецкого (2016) из 100 % явлений наследования 10 % наследуются и развиваются по Менделю, примерно 40 % — по законам эпигенетики и примерно 50 % — по общим законам фракталов и биосимметрии.

Сегодня мы должны со всей определенностью заявить: Н.И. Вавилов был одним из первых основателей новой революционной науки — эпигенетики.

## ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ВАВИЛОВА — ЗА 100 ЛЕТ ДО И ЧЕРЕЗ 100 ЛЕТ ПОСЛЕ

Кузнецов А. Н.

*Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ*

*им. М. В. Ломоносова, Россия, Москва, 125009*

*E-mail: sasakuzn@mail.ru*

Соблазн построить периодическую систему организмов (хоть каких-то), как альтернативу филогенетической (ветвистой и иерархической), велик... но необоснован. У организмов для этого нет такого фундаментального свойства, как у химических элементов — насыщение электронных оболочек. Благодаря ему один период химических элементов перетекает в другой при добавлении очередной пары протон-электрон в том случае, если это первый электрон новой оболочки. У организмов нет такого структурного свойства, при неуклонном наращивании которого один таксон переходил бы в другой. Поэтому таксоны — не периоды. Однако, параллельные ряды изменчивости организмов создают внешнее подобие группам химических элементов, когда, например, разные виды знаков дают подобные вариации, как разные химические элементы дают металлы и инертные газы на противоположных концах каждого периода. Но следом за инертным газом опять следует очередной щелочной металл, за счёт чего периоды замкнуты по спирали, а не как отдельные кольца.

Идея закольцованности рядов вариаций живых организмов легла в основу квинарной (пяти-членной на каждом таксономическом уровне) системы животных Вильяма Шарпа МакЛея (MacLeay, 1821), которая была популярна в Англии 20 лет, до разгрома Хью Стриклендом в 1841 г. (Novick, 2016). Не вдаваясь в экстравагантные излишества этой системы (обязательная пятичленность и закольцованность рядов вариаций) обратим внимание на ее полезную составляющую. МакЛей был первым, кто четко разграничил отношения глубинной близости (он называл их «affinity», Ричард Оуэн позже стал именовать гомологиями (Owen, 1848), а мы сейчас связываем их с родством, вернувшись тем самым к одному из значений английского слова «affinity») и аналогии — поверхностные параллелизмы. Причём в системе использовались как первые, так и вторые:

аффинные ряды форм были связаны между собой через аналогии точно так же, как химические периоды — через группы. Общий принцип заключается во взаимной ортогональности структурных и функциональных отношений объектов: гомологий и аналогий в терминологии Оуэна. Например, МакЛея считал, что насекомые делятся на две аффинные группы: грызущих (*Mandibulata*) и сосущих (*Haustellata*), и указывал на аналогичные градации вариантов метаморфоза (верный себе, он находил их ровно пять) у тех и у других. Нас в данном случае интересуют не ошибки в конкретных мелочах, которые были неизбежны в то время, а общий подход. По сути, то же самое на ботаническом материале через 100 лет предложил и Николай Иванович Вавилов (Вавилов, 1920; Vavilov, 1922), но только он назвал аналогические отношения между рядами изменчивости гомологическими, взяв за образец не понятие аналогии МакЛея-Оуэна, а понятие гомологии из органической химии. Он даже пытался записывать вариации растений в виде неких формул (постоянный радикал и переменная часть) вроде тех, которыми химики записывают молекулы углеводов и их производных. Прав ли был Вавилов? Являются ли взаимоотношения между рядами изменчивости организмов гомологическими или аналогическими в биологическом смысле?

Теперь, спустя еще 100 лет, мы можем ответить на этот вопрос не только теоретически, но и предметно. Недавно стало возможно выяснение действительной молекулярно-генетической подоплёки тех рядов изменчивости растений, которые послужили материалом для самого Вавилова. На этом пути сделано пока немного, но ряды, которые уже проанализированы, обнаружили у сходных фенотипических вариаций разную генетическую базу на аллельном (как в случае мутаций несбрасывания семян у сорго, риса, кукурузы и просо — Lin et al., 2012) или даже геномном уровне, что однозначно указывает на конвергентный (аналогический) характер сходств (Folta, 2015). Сам Вавилов не исключал такой вариант и полагал, что с повышением таксономического ранга гомологические отношения между рядами изменчивости как-то плавно переходят в аналогические; тем не менее, он держался за термин «гомологические», слишком увлекшись параллелью с рядами углеводов, которые химики называют гомологическими (а по системе МакЛея надо бы трактовать как аналогические). Приходится констатировать, что этим Вавилов очень запутал уже

вполне сложившийся к тому времени понятийный аппарат биологической гомологии и аналогии. И хотя бы для соблюдения приоритета Мак-Лея, ряды Вавилова следует переименовать в аналогические и впредь так к ним и относиться.

**КУРС НА ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ  
БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ  
КАК ОРУДИЕ БОРЬБЫ С АКАДЕМИЧЕСКОЙ НАУКОЙ  
(по материалам дискуссий 1937—1938 гг. в АН СССР)**

**Курсанова Т. А.**

*Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН,  
Россия, Москва, 125315  
E-mail: kursanovata@mail.ru*

Идея о том, что наука возникает из потребностей производства и развивается в тесном взаимодействии с ним, в России начала активно претворяться в жизнь после 1917 г. Подобная ограниченная точка зрения на цели науки была вызвана необходимостью восстановить производство и сельское хозяйство. Генетика в лице ВИРа и Института генетики, как никакая другая наука имела выход в практику. Неудачи в сельском хозяйстве, и как следствие — Голодомор 1932—1933, сделали её особенно уязвимой для обвинений в бездеятельности, а появление безграмотных, но политически правильно ориентированных людей (Т. Д. Лысенко) использовало критику в своих целях. На IV-ой сессии ВАСХНИЛ (1936), отразившей всю борьбу взглядов, ведущие генетики и селекционеры страны выступали открыто против лысенкоизма и преувеличенности практических успехов. Дискуссия была с преобладанием людей от практики, у которых обещания генетики вызвали раздражение. Ведя полемику Лысенко, понимал, в каких сферах его ждет поддержка. Его профессиональному спору с вавиловцами была предана политическая окраска.

АН СССР на Общих собраниях, заседаниях Президиума, собраниях трудовых коллективов была вовлечена в дискуссию. В докладе Н.П. Горбунова (май 1937) основным недостатком работы был назван отрыв от практики и разрешения практически важных теоретических

задач. Институт в лице его ведущих сотрудников Вавилова, Сапегина, Меллера, Костова был назван центром учёных, где формировались специальные доклады, направленные против прогрессивных положений акад. Лысенко. Вавилов выступил с опровержением, утверждая, что позиция Института является позицией мировой прогрессивной науки, основанной на эксперименте. Президент В. Л. Комаров (Общее собрание май 1937) так и не смог ответить на вопрос *«нужно изучать то, что нужно, только те стороны жизни, которые обеспечивают урожайность?»*, а если это не решается, то, значит ли это, что данные исследования ведутся неправильно для соцстроительства, и надо закрыть данный Институт. Это развернуло дискуссию. Было предложено сократить работу с дрозofiлами, как не дающими ничего для практики, а взять объектом пшеницу или овцу, пересмотреть теорию Менделя при участии Лысенко. Вавилов активно защищает свой Институт генетики и Институт растениеводства, которые больше, чем какие-либо учреждения Европы работают в области подлинной гибридизации.

На заседании Совнаркома СССР (8 мая 1938) обсуждался план работ академических институтов. СНК отметил недостаток обобщающих работ по разделу, касающемуся проблем народного хозяйства. Поэтому правительство поставило вопрос о реконструкции системы АН, о существовании самих групп Академии, а м. б. реорганизации всей системы АН. Было предложено изменить планы так, чтобы основная работа велась в направлении решения актуальных народнохозяйственных задач.

Коллектив Института генетики внес изменения в план. Из 19 тем оставили 14 и всего 3 проблемы. Задачи, связанные с производством, а именно с заданиями по повышению продуктивности зерна, мяса, шерсти были выдвинуты на передний план, в отличие от прежнего плана, который начинался с проблем теоретической генетики. Предполагалось, что новый план станет *«значительным шагом вперёд в деле критической переработки генетики и критического пересмотра позиций с точки зрения развития признаков»*. От Президиума присутствовал Б. Келлер, который упорно упрекал Институт в отсутствии тем народнохозяйственного значения. Самую твердую позицию по защите проблематики Института занял ак. А. А. Сапегин. Не институтское дело выводить сорта, на это есть местные станции. В Институте должны работать над поднятием продук-



ции зерна, шерсти, мяса. В этом направлении есть два пути. Один путь это переделка наследственных сортов растений и животных, либо путём мутационной изменчивости, либо гибридизационной. Есть ещё один путь — овладение онтогенезом с целью поднятия продуктивности. В вопросах корректировки плана Сапегин справедливо замечает, что многое исправить уже невозможно, т. к. посевы уже сделаны, и изменения могут быть внесены только в план следующего года.

Президиум академии заслушал выступления директоров институтов, и были созданы комиссии, проверяющие институты. На майской сессии 1938 г. на заседании Президиума АН СССР обсуждался вопрос о работе Института генетики. Вавилов выступил в защиту генетики и своего института, поставив первоочередной задачей Института разработку генетической селекции сельскохозяйственных животных и растений, что даст растениеводческим и животноводческим учреждениям возможность использовать результаты работ.

Комиссия, проверявшая Институт генетики в составе ак. И. И. Шмальгаузена, чл.-корр. А. С. Серебровского и Г. А. Левитского, вынесла резолюцию о полном соответствии проводимых исследований к запросам теории и практики страны. С выводами комиссии не согласился Т. Д. Лысенко. Была создана ещё одна комиссия под председательством Б. А. Келлера, которая отметила, что, опираясь на лженаучные теории, Институт не смог дать полноценной научной продукции. Лысенко, являясь членом Комиссии, не принимал участия в её работе, но подписал резолюцию. Защищая Институт, Вавилов ссылается на деятельность Свалефской станции, которая ведёт большую селекционную работу, используя достижения современной генетики, а самые крупные достижения связаны с выдвинутой руководителем этой станции, членом АН СССР Н. Элле полимерной теорией.

Заседание Президиума АН СССР 27 мая 1938 г. было посвящено оценке работы Института генетики. Вавилов твердо заявил, что Институт стоит на теории менделизма-морганизма, работая над 3 основными проблемами: разработкой генетической теории селекции животных и растений, связывая эту проблему с народнохозяйственной задачей повышения зерна, мяса, шерсти, над разработкой учения о наследственности и изменчивости, т. е. собственно генетикой, и над экспериментальной

разработкой эволюционного учения. Ему долго отвечал Лысенко. Он обвинил Институт в антимиичуринской, антидарвиновской теории, в позиции непризнания влияния внешней среды на изменение природы животных и растений. Он утверждает, что мировая генетика советским исследователям «не указ». И вот, наконец, предлагает помочь руководству изменить теоретические позиции с его помощью. Для этого ему надо только прийти в Институт и развернуть там, в теплицах работу. И денег ему не нужно, и только одним сотрудником можно ограничиться, потому что «много сотрудников будут приставать к этому делу». Не называя имён, мы отметим, что, выступившие в ответ сотрудники вавиловского Института, призывали наладить экспериментальную работу совместно с Лысенко, «изъявившем на это любезное согласие», утверждали, что вклад в практику приносят только его работы. Кое-кто мечтал, чтобы Лысенко пришёл в Институт поскорее, ознакомил всех со своими работами и обучил методике. Вавилов не сошёл со своей позиции. Он не считал возможным перегружать план Института, имея в виду работы Лысенко, сказав, что для этого есть «грозда ВАСХНИЛ». Но Лысенко пришёл в Институт генетики, став в 1940 г. директором, вместо Вавилова.

## **ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА ЖИВОТНЫХ**

**Наточин Ю. В.**

*Институт эволюционной физиологии и биохимии  
им. И. М. Сеченова РАН, Россия, Санкт-Петербург, 194223  
E-mail: natochin1@mail.ru*

В 1920-х г. Н. И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов, согласно которому у близких видов обнаруживается сходство наследственной изменчивости. Достижения молекулярной биологии позволили дать современное прочтение закона Н. И. Вавилова. В настоящее время ясно, что в его основе лежит не только сходство генотипов изученных видов, но и подобный тренд возможной наследственной изменчивости. Эта генетическая предопределенность лежит в основе становления функ-

ций и химизма особи, а потому и путей адаптации к меняющимся условиям окружающей среды и распространения вида в разных ареалах.

Можно предполагать, что это фундаментальное положение распространяется и на эволюцию животных. В докладе на примере анализа особенностей эволюции системы водно-солевого обмена у животных и человека обсуждается вопрос о закономерностях приспособления различных видов организмов к своеобразию физико-химических условий внешней среды. Предлагается ответ на ключевой вопрос фундаментальной науки, что предопределило именно такой, а не иной путь морфо-функциональной организации и эволюции системы водно-солевого гомеостаза, что может позволить понять тренд развития, рассмотреть параллелизмы эволюции физиологических систем при адаптации к внешней среде.

В конце 20-х гг. XX в. А. Эйнштейн высказал мысль, что наука состоит в стремлении узнать, почему природа является такой, а не другой. В 1956 г. Л. Орбели говорил о необходимости выяснить, почему функция развивалась именно так, а не иначе. Наши исследования эволюции водно-солевого гомеостаза показали, что имеется морфо-функциональный параллелизм в организации физиологических функций у организмов разных филетических линий. Проведенный анализ позволил установить базовые принципы структурно-функциональной организации физиологических функций, зависящие от жестких физико-химических закономерностей транспорта воды и ионов. Это позволяет оценить факторы, определяющие сходное физиологическое решение при адаптации, у далеко отстоящих друг от друга организмов на филогенетическом древе. Найден ответ на вопрос, что предопределило данный тип организации, как он возник в ходе эволюции и представлен в данное время в данной форме у данного вида.

Живые существа зависят от физико-химических условий окружающей внешней среды. Водный режим, наличие неорганических веществ, необходимых для жизни, определяют условия и для клетки простейших и клеток многоклеточного организма. Клетки регулируют свой объём, ибо от этого зависит концентрация веществ в цитоплазме, протекание химических процессов. Одноклеточные и многоклеточные организмы обитают в морской воде разной солёности, пресной воде, на суше. Проблема водного режима среды обитания касается любого живого существа;

сопоставление животных разного уровня развития и разных филетических линий позволяет рассмотреть проблему гомологических рядов в пределах одной функции, сравнивая способы адаптации у животных одного таксона сопоставляя организмы разных филетических групп при приспособлении к одной и той же среде. Появляется возможность сопоставления адаптивных механизмов у животных к одному и тому же физико-химическому фактору в виде гомологических рядов и параллельных способов решения тех же физиологических проблем. В первом случае адаптация прослеживается в одном таксоне (позвоночные) во втором — сопоставляется адаптация к тому же фактору у представителей разных таксонов.

В эволюционной физиологии животных примером усложнения структуры и функций служат этапы развития почки позвоночных, которые обеспечили адаптацию животных разных классов к жизни от пресных вод до океанических вод и пустынь, гиперосмотическую и гипоосмотическую регуляцию для стабилизации осмоляльности жидкостей внутренней среды. У представителей филетических линий сформировались способы адаптации с участием разных органов, но они основана на общих принципах, а не только на развитии гомологичных органов. Пример: возникновение противоточно-множительной системы в почках млекопитающих для осмотического концентрирования и опреснения жидкостей внутренней среды, адаптация рептилий к жизни в море с опреснением воды с помощью солевых желез. Поиск фундаментальных механизмов эволюции функций привёл и нас к обоснованию положения о существовании в эволюции водно-солевого обмена системы функциональных гомологичных рядов, обеспечиваемых как генетически гомологичными органами (почки), так и иными морфологическими структурами (солевые железы), но с использующих те же молекулярные конструкция (аквапорины, натриевые каналы, ионные насосы, котранспортеры).

Гипоосмотическая регуляция у позвоночных находит выражение в том, что морские костистые рыбы, морские рептилии, морские птицы адаптируются к жизни в море, сохраняя осмоляльность крови и её солевой состав сравнительно близким исходным формам у пресноводных организмов. Чтобы обеспечить эту форму регуляции водно-солевого обмена у представителей перечисленных классов морских позвоночных формируются (хлоридные клетки в жабрах рыб, солевые железы у хряще-

вых рыб, рептилий, птиц), только у морских млекопитающих эту функцию обеспечивают почки. Различные по анатомическому происхождению, но функционально близкие органы играют практически сходную физиологическую роль в опреснении крови. Генетически закрепленные, анатомически сформированные адаптивные системы органов мгновенно реагируют на изменения условий окружающей среды благодаря физиологическим системам адаптации. Осморегулирующая система быстро функционально перестраивается в зависимости от условий среды обитания. В мозаику регуляций вовлекаются нервная система, гормоны, аутакоиды, инкретины, изменения физико-химических факторов околоклеточной среды. Обсуждаемые данные свидетельствуют о значении закона Н. И. Вавилова для анализа эволюции механизмов физиологических адаптаций у животных.

**Круглый стол  
Н. И. ВАВИЛОВ: К 130-ЛЕТИЮ  
СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ**

**Стеновые доклады**

**Н. И. ВАВИЛОВ В ПРОСТРАНСТВЕ  
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ  
И АГРОНОМИИ**

**Манойленко К. В.**

*Институт истории естествознания и техники  
им. С. И. Вавилова РАН, Россия, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail: kvman1929@gmail.com*

Юбилей учёного позволяет вновь и вновь обратиться к углубленному анализу его деятельности, высветить её малоизвестные аспекты. Обращаясь к юбилейной дате Н. И. Вавилова — 130-летию со дня рождения (1887—1943), целесообразно рассмотреть и осмыслить материалы по его исследовательской и научно-организационной работе в сфере прикладной ботаники, взаимодействующей с физиологией.

По собственному признанию, эта область знания приковывала его внимание ещё со студенческой скамьи. В одном из писем к Р. Э. Регелю (1917) Вавилов отмечал, что «наибольшее сродство» он чувствует к сообществу прикладных ботаников. Его научные труды и обширное эпистолярное наследие дают убедительное подтверждение этому заявлению.

Исследовательская деятельность Вавилова осуществлялась по ряду направлений биологии и растениеводства. Её истоки непосредственно связаны с разработкой одного из разделов физиологии — изучением устойчивости растений к инфекционным заболеваниям (1910). В поле его зрения находилась природа иммунитета сельскохозяйственных растений к поражениям паразитными грибами (1913, 1919, 1935). Этой проблемой он занимался на протяжении всего творческого пути.

В итоге им был сформулирован ряд основополагающих положений. Он показал, что иммунитет свойствен как культурным растениям, так и дикорастущим формам, предложил классификацию естественного

иммунитета, определил анатомо-морфологические и функциональные адаптации защитного свойства у растений.

Согласно выводам Вавилова, специализация видов паразитных грибов, являвшихся основными объектами его экспериментов и наблюдений, приуроченность их к определённым кругам растений-хозяев, генетическая дифференциация сортов являются важнейшими факторами распределения иммунитета. Существенно и то, что он открыл явление группового иммунитета — одновременной устойчивости растения к различным патогенам. Он установил обусловленность иммунитета генетической и экологической дифференциацией видов и степенью специализации патогенов.

Вавилов обосновал необходимость введения в фитоиммунологию ботанико-географического и эколого-физиологического методов исследования. Он пользовался фитофизиологическими техниками исследований и указывал, что характер воздействия патогена на растения является ценным физиологическим критерием для систематиков.

Определяя задачи и линии исследований по иммунитету, учитывая их перспективу, Вавилов подчеркивал важность системного подхода к изучению явлений устойчивости и восприимчивости растений, к анализу взаимоотношений хозяина и паразита в единстве со средой их обитания. Вавилов дал в руки селекционеров «ключи» — правила, позволяющие определить вероятность нахождения иммунных видов и сортов среди возделываемых растений.

Нельзя переоценить его заслуги в установлении закономерностей, своего рода «правильностей» в распределении естественного иммунитета среди видов и сортов.

Эти исследования по иммунитету, выявленные определённые закономерности в его проявлениях дали старт его работам по широкому изучению изменчивости растений и в конечном итоге формулировке «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости» (1920). Эволюционный подход был неотъемлемой составляющей этих его концепций и выводов. Вавилов утверждал, что решающим моментом изучения им разнообразия и происхождения культурных растений всегда было эволюционное учение Ч. Дарвина и лежащие в нём принципы (1940). Труды Вавилова по иммунитету растений, их итоги были оценены во всём

мире и нашли последователей у его соотечественников (это М. В. Горленко, Ю. Т. Дьяков, П. М. Жуковский, Н. А. Наумов, Б. А. Рубин, Б. П. Строгонов, К. Т. Сухоруков, М. К. Хохряков и др.).

Помимо изучения воздействия на растения биотических факторов, Вавилов обращался и к абиотическим воздействиям. В центре его внимания находились вопросы засухоустойчивости растений. Он отмечал, что природа засухоустойчивости культурных растений, в основном принадлежащих к экологической группе мезофитов, многообразна. Используя опыт агрономической науки, физиологические характеристики культур (размер устьиц, транспирационный коэффициент), Вавилов классифицировал растения по степени засухоустойчивости, разделив их на три группы: наименее засухоустойчивые, наиболее засухоустойчивые и занимающие среднее положение по этому признаку: пшеница, ячмень, кукуруза, рожь, лён, фасоль, подсолнечник и др. Он предлагал комплексное решение проблемы борьбы с засухой, обосновывал роль физиологии в селекции культур на засухоустойчивость.

В параллель с работами по иммунитету растений к инфекционным заболеваниям, вопросам засухоустойчивости, Вавилов активно выступал за привлечение физиологии растений к разработке технологий возделывания культурных растений, к изучению особенностей их вегетационного развития, условий прорастания семян. Он последовательно и аргументировано отстаивал тезис о значении внедрения знаний о функциональной активности растений в агрономию.

Его идеи, подходы, концепции воплощались в конкретных исследовательских программах, в статьях на страницах научных и популярных изданий.

Его заботили вопросы поднятия урожайности сельскохозяйственных культур. Он искал и находил пути к достижению устойчивого земледелия, оценивал роль растениеводства в экономике страны, соединял науку с практикой. Свои воззрения доводил до сведения аграриев, участвовал в дискуссиях, обращался к опыту зарубежных стран. С определённой ясностью указывал на необходимость последовательного исследования существующего разнообразия возделываемых видов и сортов, составления их физиологических и биохимических характеристик. Он выдвинул лозунг: *«Нужна мобилизация агрономии»*. Показательна его программная



статья «Очередные задачи сельскохозяйственного растениеводства» (1925).

Вавилов считал, что изучение явления фотопериодизма у культурных растений открывает перспективы для прикладной физиологии, развития северного земледелия.

В логике решения поставленных задач Вавилов разработал проект так называемых «географических опытов», а руководимый им Институт прикладной ботаники приступил к его осуществлению. Стояла цель: выявить закономерности в индивидуальной изменчивости в зависимости от географических факторов. Исследования проводились во многих пунктах страны — с севера на юг. Крайний западный опытный пункт проходил через Литву, а восточный через Владивосток. Результаты этой масштабной работы, проводимой по единообразной схеме, были доложены Вавиловым в 1928 г. на Всесоюзном съезде ботаников в Ленинграде. Учёный констатировал исключительное значение в развитии растений фотопериодизма как географического фактора.

С. П. Костычев в своей характеристике трудов Вавилова подчеркнул, что организованные им географические посевы открыли совершенно новые принципы оценки изменчивости и установление в ней закономерностей. Он отметил международное признание этих заслуг Вавилова. Свои программы, с лежащими в их основе новаторскими идеями, Вавилов воплощал в реальность в широком диапазоне взаимодействий с ведущими ботаниками-физиологами той эпохи — И. П. Бородиным, В. Р. Заленским, С. П. Костычевым, Н. А. Максимовым, А. А. Рихтером.

## **МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДИКА НАУЧНО-ОРГАНИЗАЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ Н. И. ВАВИЛОВА**

**Раменская М. Е.**

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Географический факультет, Россия, Москва, 119991  
E-mail: ramuza@yandex.ru*

Общеизвестно, что свою программу работ Н. И. Вавилов изложил в первой лекции на Высших сельскохозяйственных курсах в Саратове

в сентябре 1917 года, названной им «Современные задачи сельскохозяйственного растениеводства». Вся его деятельность была посвящена этой программе, в работу над ней он вовлёл всех исследователей, которыми руководил, и свои фундаментальные открытия совершил, решая частные вопросы, поставленные этой прикладной программой.

Огромный коллектив, постепенно вошедший в орбиту его деятельности, был всё время в поле его зрения, он был в курсе работы каждого, мог подсказать верный путь при возникновении сомнений и вопросов, учил широте подхода к исследуемой проблеме. Начинающих он зажигал новой темой, зрелым исследователям предоставлял в рамках проблемы работу по их интересам и всегда настаивал на публикации результатов. Он редактировал практически все работы, издаваемые руководимыми им учреждениями. Это обеспечивалось как его феноменальной работоспособностью, так и глобальной широтой охвата всех сторон изучаемой проблемы. Современники говорили о нём, что, как Аристотель, он охватил всю современную ему сельскохозяйственную науку, а после его гибели, как и после смерти Аристотеля, уже не найдётся никого, кто бы смог повторить этот охват — наука слишком разрослась и дифференцировалась. При сходстве в типе мышления существует ли какое-либо ещё сходство между этими двумя мыслителями?

Ответ на этот вопрос даёт работа В. И. Вернадского «Научная мысль как планетное явление», где он рассматривает зарождение науки в недрах философии.

Вернадский считал, что в науку входит 3 составляющих: математика, логика и научный аппарат фактов, которые она целенаправленно собирает, систематизирует и обобщает. И что первым значение фактов осознал Аристотель и занялся их сбором. В. И. Вернадский пишет: *«Аристотель собрал сам в Ликее с помощью своих учеников огромный материал. Несколько примеров позволит понять это. Он издал критически 158 конституций<sup>1</sup>, организовал коллективную работу, энциклопедическую по размерам, единую по форме — по истории всех наук эллинского центра цивилизации <...> Почти полная потеря этих трудов является невозможным. Как известно, для своих исследований в области естественной истории — минералогии, ботаники зоологии — была проделана*

---

<sup>1</sup> Говоря современным языком — истории 158 стран за последние 400 лет.

*такая же работа, которая в ничтожных остатках, в искажённом виде дошла до нас».*

Стиль работы над собранными фактами виден из работы над «Политикой» Из историй 158 греческих полисов и окружающих их государств лишь две написаны самим Аристотелем, но всё написанное учениками он прочитал и обобщил.

Н.И. Вавилов тоже организовал сбор фактического материала. В экспедициях он собирал его и сам. Но научная обработка его собственных сборов и сборов, полученных по переписке, и сборов, организованных по его инициативе экспедиций его коллег осуществлялась всем огромным коллективом системы Бюро прикладной ботаники — ВИРа. Каждый публиковал свою часть работы и обобщения по ней, а Н.И. Вавилов, как в своё время Аристотель, обобщал весь материал, созданный учениками и коллегами.

К сожалению, и утрата части созданного оказалась общей у этих двух исследователей. Изобретение книгопечатания почти через 1000 лет после смерти Аристотеля спасло от целенаправленного уничтожения созданное Н.И. Вавиловым. Но утрачены материалы к «Земледельческой Эфиопии», материалы к обобщению результатов географических опытов (основную часть самих материалов спасло настояние Н.И. Вавилова немедленно публиковать результаты работ) и многое другое. А некоторые обобщения учёного, в частности, работа «Линнеевский вид как система»<sup>2</sup> слишком поздно стали известны международному научному сообществу.

---

<sup>2</sup>Заявленная как доклад эта работа не была прочитана, т.к. на V Международный ботанический конгресс Н.И. Вавилов не попал. Являясь главой советской делегации на конференции в США, он не мог покинуть делегацию, оставшись в Англии на Конгресс (см. М.А. Вишнякова «Ты мой единственный, самый близкий друг...» Елена Барулина — ученица, соратница и жена Н.И. Вавилова // СПб. : Серебряный век, 2016, — С. 132–133).

## Круглый стол ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА В ФОКУСЕ ХРОМОСОМНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

### ЭВОЛЮЦИЯ, СКРЫТАЯ В ХРОМОСОМАХ: ЧТО ОБЩЕГО У БУРОЗУБКИ И ЧЕЛОВЕКА

Булатова Н. Ш.<sup>1</sup>, Билтуева Л. С.<sup>2</sup>, Павлова С. В.<sup>1</sup>,  
Жданова Н. С.<sup>3</sup>, Зима Я.<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 117071

<sup>2</sup>Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090

<sup>3</sup>Институт цитологии и генетики СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630128

<sup>4</sup>Институт биологии позвоночных, Чехия, Брно  
E-mail: ninbul@mail.ru

Внушительный ареал маленького зверька — обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 — при изучении кариотипов на карте выглядит лоскутным одеялом, раскинувшимся на огромном пространстве умеренного пояса Евразии, от Британских островов до Байкала. Впечатляющее разнообразие кариотипов, выраженное в разделении классического линейевского вида на 74 хромосомных расы, стало возможным классифицировать на основании правил, выработанных Международным комитетом по цитогенетике *S. araneus*, ISACC (Searle et al., 1991; Hausser et al., 1994), с некоторыми дополнениями, с учётом сложных казусов из практики разделения близких по кариотипу хромосомных рас. Развернутым исследованием по ареалу обыкновенной бурозубки была достигнута хорошая изученность масштабов географической изменчивости кариотипа вида, что, в сочетании с новыми методами молекулярной цитогенетики, создаёт возможности для похромосомной детализации филогенетических и эволюционных процессов вида и целой группы родственных таксонов. Сенсационным является открытие гомологии аутосомной части полового

комплекса XX/XY1Y2 — плечо d кариотипа бурозубки — и 2-й хромосомы кариотипа человека (признак апоморфии *Homo sapiens* в группе человекообразных обезьян).

*Частично поддержано проектом РФФИ 15-04-03801.*

## МОСКОВСКИЕ АВТОРЫ ISACC. БИБЛИОГРАФИЯ (1996—2017)

Булатова Н. Ш., Наджафова Р. С., Павлова С. В.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: renan8@yahoo.com*

Обыкновенная бурозубка — мелкий зверёк умеренного пояса Евразии, уникальный тем, что стал первой пан-европейской моделью изучения хромосомного полиморфизма у млекопитающих и основным объектом Международного комитета по цитогенетике *Sorex araneus* (International *Sorex araneus* Cytogenetics Committee). ISACC — сообщество европейских учёных, собравшихся в 1987 г. в Оксфордском университете с целью координации и расширения цитогенетических исследований на ареале линнеевского вида *Sorex araneus* L., который с 1956 г. привлёк внимание британских исследователей природных транслокаций у млекопитающих и вызвал международный интерес к изучению хромосомных рас этого вида на континенте. С 1996 г. в рабочих встречах Комитета участвуют московские учёные, принявшие международную эстафету в исследовании хромосомных рас обыкновенной бурозубки на европейской территории России. Полученные результаты были доложены на форумах ISACC — 1996 (Швеция), 1999 (Польша), 2002 (Франция), 2005 (Россия), 2008 (Великобритания) и 2011 г.г. (Франция, в рамках секции Европейского съезда по млекопитающим) — и публиковались в тезисах и специальных выпусках ISACC. Новые сведения были аккумулированы в текущих общих сводках описаний хромосомных рас *S. araneus* (Zima et al., 1996; Wojcik et al., 2003). Впервые полный библиографический синопсис наследия ISACC издан в материалах 7 совещания комитета, изданных в С. Петербурге (Searle et al., 2007). Электронный вариант для библиографии был

предложен на следующем совещании в Йорке (Zima, 2008). В течение последующих лет в свет выходили итоговые публикации международных и российских коллективов, инициированные ISACC. Наша задача — презентация библиографии московской группы авторов, в которых отражено влияние ISACC в плане совместного исследования или благодарностей в статьях.

*Проект РФФИ 15-04-03801.*

## **ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ И РАЗНООБРАЗИЕ НОВЫХ КАРИОТИПИЧЕСКИХ ВАРИАНТОВ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ**

***Sorex araneus***

**Павлова С. В., Щипанов Н. А.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: svetpavlova@yandex.ru*

Обыкновенная бурозубка — вид с уникальным размахом хромосомного полиморфизма среди млекопитающих; кариотипическое разнообразие в данном случае обусловлено перестройками Робертсоновского типа (Rb fusion/fission) или полноплечевыми реципрокными транслокациями (WART). Особенностью вида является парапатричное распределение внутривидовых кариотипических форм, получивших название — хромосомные расы. // Исследования хромосомного полиморфизма в российской части ареала вида начинались в 1960-е гг. на биофаке МГУ, а планомерное академическое изучение хромосомных рас ведётся только с 1996 г., инициированное сотрудничеством с Международным комитетом по цитогенетике *Sorex araneus* (ISACC). // Всего к настоящему моменту описано 74 расы, из которых 25 обитают на территории России.

В местах контакта парапатричных рас образуются хромосомные гибридные зоны. Наши данные показывают, что наибольшее число хромосомных мутаций сконцентрировано именно в окрестностях гибридных зон. Так, например, в Москва — Селигер и Кириллов — Печора гибридных зонах Rb fissions (разделение метацентрических хромосом

на 2 акроцентрика) встречалось в 8,7 % просмотренных препаратов, а Rb fusions — в 2,14 %, и WART в 2,57 %. Показателем наличия хромосомных транслокаций является также наличие в популяции полиморфных кариотипов. В целом, из 911 кариотипов из окрестностей известных гибридных зон 872 (95,7 %) являются полиморфными, в то время как в центральных частях ареалов рас полиморфизм обнаружен лишь в 58 случаях (7 %) из 832 изученных кариотипов. Несмотря на то, что наиболее часто обнаруживаются Rb fissions, мы не склонны рассматривать эту мутацию как наиболее частую. Общей тенденцией эволюции кариотипа рода *Sorex* является уменьшение числа хромосомных плеч. Кроме того, одной из основных мутаций, приводящих к увеличению разнообразия хромосомных рас, является WART и больше половины кариотипов могут быть получены один из другого за счёт этой транслокации. Предположительно, разделение метацентрических хромосом и полиморфизм кариотипов, которые мы наблюдаем в гибридных зонах, являются частью незавершенного процесса WART. Если предположить, что основным процессом являются Rb fissions, то мы должны были бы наблюдать появление большого числа гомозиготных акроцентрических кариотипов в популяциях.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (15-04-04759) и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем» I.21 П.*

**ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
ЛИННЕЕВСКОГО ВИДА ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЙ  
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*Sorex araneus* L., 1758)  
С УЧЁТОМ НОВЫХ ДАННЫХ ИЗ ВОСТОЧНОЙ  
ЧАСТИ АРЕАЛА**

**Распопова А. А.<sup>1</sup>, Павлова С. В.<sup>2</sup>, Лебедев В. С.<sup>3</sup>,  
Банникова А. А.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,  
Россия, Москва, 119071

<sup>3</sup>Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова,  
Россия, Москва, 125009  
E-mail: sunny1980@bk.ru

Для обыкновенной бурозубки характерна слабая филогеографическая структура, то есть отсутствие хорошо дивергировавших гаплотипических линий, привязанных к определённой территории, что, вероятно, связано с недавним расселением из единственного рефугиума. Однако до сих пор восточная часть ареала вида была изучена недостаточно. В данной работе мы исследовали изменчивость последовательности гена *cytb* (как оригинальных, так и полученных из Генбанка) у 317 особей из локалитетов Западной, Восточной Европы и Сибири.

По результатам исследования выделяется обособленная («сибирская») гаплотипическая линия, в которую попадает большая часть гаплотипов, обнаруженных в Сибири у представителей как сибирской (Томск, Стрелка), так и европейской (Новосибирск) групп хромосомных рас. Близкие к этой группе гаплотипы встречаются на Балканах. На европейской части ареала гаплотипы данной группы составляют большинство в районе Ладожского и Онежского озёр. Центр их распространения связан с ареалом расы Lem1. Разнообразие гаплотипов «сибирской» линии в северо-западной части европейской России выше, чем, в Сибири.

Наблюдаемый паттерн распределения «сибирской» линии гаплотипов может быть следствием, как генетического дрейфа, так и отбора,



что требует дополнительных исследований. Неясной остается также необходимость привлечения для его объяснения гипотезы о существовании нескольких рефугиумов во время похолодания позднейшего Плейстоцена (поздний Дриас).

*Работа поддержана грантом РФФИ 15-04-04759, РФФИ 17-04-00065 и РНФ 14-50-00029.*

## **ВНАЧАЛЕ БЫЛИ АЛЫПЫ... (ВОСПОМИНАНИЯ И РАЗМЫШЛЕНИЯ)**

**Шефтель Б. И.**

*Институт проблем экологии и эволюции А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: borissheftel@yahoo.com*

Обыкновенная бурозубка — первый из европейских видов млекопитающих, у которого была открыта нестандартная система половых хромосом, комплекс XY1Y2, чем он и привлёк внимание цитогенетиков после первоописания кариотипа в Швейцарии в 1948 г.

Обнаружение сильно выраженного аутосомного полиморфизма по Робертсоновскому типу Альпах и на Британских островах привлекло интересы зоологов и эволюционистов к этому виду в разных странах. Ради задач исследования разнообразия хромосомных рас в полном объёме видового ареала обыкновенной бурозубки в Северной Евразии и у близких ей видов в 1987 г. возникло неформальное объединение, международный цитогенетический комитет по *Sorex araneus* (ISACC). Автор расскажет историю цитогенетического изучения обыкновенной бурозубки и собственную историю работы с хромосомными расами этого вида, начавшуюся в Швейцарии в 1994 году.

*Поддержка гранта РФФИ 16-04-01660.*

## **РОЛЬ ЭКОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ В ПОДДЕРЖАНИИ ГИБРИДНЫХ И КОНТАКТНЫХ ЗОН НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА *Sorex araneus***

**Шефтель Б. И.**

*Институт проблем экологии и эволюции А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: borissheftel@yahoo.com*

Значение экологических факторов в эволюционном процессе впервые обсуждалось ещё Бюффоном в 1793, но детально этот аспект видообразования был рассмотрен в работах Дарвина. Особое внимание экологическим факторам и поведению стало уделяться после новых подходов в систематике, основанных на цитогенетических, биохимических и молекулярных методах. Эти методы позволили выделить большое количество парapatрически распространённых видов-близнецов и других криптических форм, между которыми образуются контактные или гибридные зоны. Особенно много парapatрических хромосомных рас и видов-близнецов обнаружено у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*). Роли экологических факторов и поведения в поддержании гибридных и контактных зон обыкновенной бурозубки посвящено настоящее сообщение.

*Поддержка гранта РФФИ 16-04-01660.*

## **ГИПОТЕЗА ПРИЛЕДНИКОВОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex araneus* L., 1758**

**Щипанов Н. А., Павлова С. В.**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,*

*Россия, Москва, 119071*

*E-mail: shchipa@mail.ru*

Обыкновенная бурозубка — вид, подразделённый на парapatрично распределённые хромосомные расы — группы популяций с одинаковым набором диагностических хромосом, занимающих общее популяционное пространство. Кариотип этого вида характеризуется наличием

инвариантной части и варибельной, включающей 10 пар хромосомных плеч — акроцентрических хромосом, которые за счёт Rb транслокаций сочетаются в различных комбинациях и образуют метацентрические хромосомы. На первом этапе эволюция кариотипа может быть рассмотрена как последовательное слияние акроцентриков и образование полностью метацентрического кариотипа. Дальнейшая диверсификация кариотипов предположительно связана с наличием полноплечевых реципрокных транслокаций (WART).

Наш анализ распространения кариотипов различных рас показывает, что расы с полностью метацентрическими кариотипами в Европе появляются на расстоянии до 500 км от границы ледника в период LGT, а акроцентрические расы сконцентрированы между границами ледника между LGM и LGT. В этом же пространстве наблюдается и максимальное разнообразие кариотипов. Исходя из того, что область, из которой происходило расселение, должна характеризоваться наибольшим разнообразием, мы предполагаем, что расселение, и соответственно, образование новых хромосомных рас началось из этого региона. Дальнейшая трансформация кариотипов, предположительно, происходила за счёт WART. При этом все известные на территории России расы образуют несколько цепочек, в которых соседние расы могут быть получены одна из другой за счет одной полноплечевой реципрокной транслокации. Появление метацентриков и их фиксация предположительно связаны с разделением вида на маленькие приледниковые популяции, которые существовали в зонах увлажнения около водотоков на краю тающего ледника и были разделены зонами приледниковой аридизации. Физиологически обыкновенные бурозубки хорошо адаптированы к холодному климату и в настоящее время успешно существуют в областях, климатически сходных с условиями вблизи ледникового щита, но не выносят аридизации. Образование маленьких периодически изолируемых популяций позволяет объяснить фиксацию метацентрика. Компьютерная симуляция показывает, что такая фиксация возможна в 5 % случаев при эффективной численности 50 особей. Жизнеспособность популяций с такой эффективной численностью была показана.

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (15-04-04759) и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем» I.21 П.*

## Круглый стол ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

### Устные доклады

#### СТАРВАЦИЯ КАК СТИМУЛ К ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ (ПРИМЕР КОМНАТНОЙ МУХИ)

Беньковская Г. В., Никоноров Ю. М.

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН,  
Россия, Уфа, 450054  
E-mail: bengal2@yandex.ru

Комнатная муха *Musca domestica domestica* L., обитающая на большей части территории России и всей Северной Европы, является синантропным эндофильным видом, локальные популяции которого тесно связаны с жилыми помещениями человека и домашних животных (Беклемишев, 1970). Зависимость от человека отражается на целом ряде биологических характеристик: это легкий переход к бездиапаузной смене поколений в условиях лабораторного содержания, высокая скорость размножения, а также очень высокий уровень полиморфизма показателей приспособленности, сочетающийся с высокой степенью инбридинга в популяциях (Tripathi et al., 2011). Это сочетание заставляет предположить, что популяционная структура комнатной мухи должна иметь не просто гетерогенный характер, но отличаться некоторой подразделенностью.

Основным лимитирующим численность фактором в естественных популяциях *M. domestica* является не столько сезонное отклонение температур от оптимальных для вида, сколько доступность субстрата, пригодного как для развития потомства, так и для питания имаго. Эта зависимость настолько прочно закрепилась в ходе синантропизации вида, что проявляется как синхронное развитие ооцитов и вителлогенез, начинающиеся только после сигнала о приёме пищи, опосредованного экдизоновым сигналингом (Siegenthaler et al., 2009). Субстрат становится ареной внутривидовой конкуренции, и мы предполагаем, что

в этих условиях возможны повторения ситуации, в которой нет полного лишения пищи, но возможно периодическое ограничение её доступности. В этих условиях у разных внутрипопуляционных групп могут реализовываться различные реакции на «мягкую» старвацию, т. е. не полное отсутствие пищи, но её определённый дефицит.

Имеющиеся у нас лабораторные линии *M. domestica* различаются по репродуктивным стратегиям и сцепленным с ними показателям приспособленности, в первую очередь — продолжительности жизни имаго (Беньковская, 2010; Никоноров, Беньковская, 2013). Используя вариант «мягкой» старвации, при постоянном доступе к воде и ограниченном по времени (до 30 минут в первой половине суток в первые 8 суток имагинальной стадии) доступе к пище, мы наблюдали за тем, как складывается онтогенез потомства в группах, полученных при скрещивании голодавших и не голодавших самок и самцов в двух гетерогенных линиях — *Sh gen* (короткоживущие, рано размножающиеся особи) и *L gen* (долгоживущие, с отложенным на 2–3 недели периодом массового размножения). Эти линии мы получили из исходной линии Соорер, имеющей давнюю лабораторную историю. К началу эксперимента линия *Sh gen* прошла 100 поколений селекции, линия *L gen* — 67 поколений.

Старвация родительского поколения (виргинные изолированно содержавшиеся самки и самцы) не привела к резкому снижению жизнеспособности имаго и не вызвала снижение массы у опытных имаго, хотя потребление пищи в период ограничения доступа у самок составляло не более половины, а у самцов — не более третьей части суточного потребления в контрольных группах.

Заметный эффект старвации проявился на показателях репродукции. В линии *Sh gen* мы отметили замедление начала репродукции, сокращение репродуктивного периода и снижение плодовитости. В линии *L gen* старвация повысила продолжительность жизни, как самок, так и самцов на 20–40% по сравнению с контролем и стимулировала репродукцию: плодовитость самок во всех вариантах скрещивания в 2,5–3 раза превысила контрольный уровень, хотя в вариантах с одним голодавшим родителем также наблюдалось сокращение репродуктивного периода. Изменения профилей экспрессии генов, участвующих в регуляции репродукции — экдизонового рецептора и вителлогенинового рецептора (*EcR* и *VgR*)

показали перераспределение между тканями мышц и гонад: для самцов отмечено резкое повышение экспрессии в мышцах, тогда как для самок характерно повышение транскрипционной активности этих генов в гонадах.

Биохимические параметры функций нейроэндокринной системы (активность ферментов фенолоксидазного комплекса и ацетилхолинэстеразы, уровень содержания катехоламинов в гемолимфе) на преимагинальных стадиях потомства в обеих линиях изменились односторонне: на фоне небольшого снижения концентрации белка активность ферментов и содержание катехоламинов в опытных вариантах повысилось, свидетельствуя о сохранении следа стресса, перенесённого родителями. Дестабилизация обменных процессов проявилась в повышении массы личинок на 8-12 % и последующем снижении массы имаго. Старvation, перенесенная обоими родителями, привела в онтогенезе потомства к наиболее заметному снижению массы взрослых мух. Эти эффекты на личиночной стадии сопровождались изменениями профилей экспрессии гена *Hsp70*, особенно сильными в ткани жирового тела. Эти изменения сохранились в онтогенезе потомства и на стадии имаго. Старvation обоих родителей к 4 поколению привела к полной потере репродуктивной способности самок, что в обеих линиях сопровождалось и сокращением жизни имаго обоих полов.

Воспроизведение ситуации в естественной популяции комнатной мухи, особенно при высокой численности имаго, вполне вероятное событие. В итоге потомство особей, перенесших дефицит пищи в период созревания репродуктивной системы, оказывается менее жизнеспособным и будет элиминировано; особи, обладающие высоким адаптивным потенциалом, получают в этих условиях преимущество и возможность оставить потомство. Мы предполагаем, что не только прямой отбор способных добыть пищу при высокой конкуренции особей, но и накладывающиеся эпигенетические эффекты, проявляющиеся в потомстве, способствовали и способствуют дифференциации в популяциях и формированию субпопуляционных групп, различающихся репродуктивными стратегиями, что закрепляется дизруптивным отбором.

*Исследования поддержаны грантом РФФИ № 15-04-04801-а.*

**ИММУНО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ЗАЩИТНЫЕ МЕХАНИЗМЫ У ЛИЧИНОК  
ВОЩИННОЙ ОГНЁВКИ *GALLERIA MELLONELLA*  
(Lepidoptera, Pyralidae) ПРИ ФОРМИРОВАНИИ  
РЕЗИСТЕНТНОСТИ К БАКТЕРИЯМ *Bacillus thuringiensis***

Гризанова Е. В.<sup>1</sup>, Черткова Е. А.<sup>2</sup>, Дубовский И. М.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Новосибирский государственный аграрный университет,  
Россия, Новосибирск, 630039

<sup>2</sup> Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091  
E-mail: katalasa\_2006@yahoo.com

Изучены микроэволюционные механизмы формирования устойчивости насекомых к бактериям на популяции личинок большой вошинной огнёвки *Galleria mellonella*, селектированной на устойчивость к энтомопатогенным бактериям *Bacillus thuringiensis* (БТ). Показано, что после двадцати поколений отбора селектированные насекомые (устойчивая линия) в 8,8 раз более устойчивы к бактериям БТ по сравнению с неселектированными насекомыми (чувствительная линия). Установлено, что насекомые устойчивой линии имеют повышенный уровень экспрессии генов, участвующих в репарационных и регенерационных процессах в кишечнике, по сравнению с насекомыми чувствительной линии. Кроме того у устойчивых насекомых показан повышенный синтез ингибитора металлопротеаз (IMPI), который может снижать активацию токсинов бактерий БТ. При анализе иммунного ответа устойчивых и чувствительных к БТ линий вошинной огнёвки мы оценили уровень экспрессии антимикробных белков (АМБ) (лизозим, галлериомицин, галиомицин, гловерин, цекропин-Д и 6-Тох) и генов, отвечающих за передачу связанных с иммунным ответом сигналов в клетках (сигнальную трансдукцию). Было показано, что лизозим-подобная активность в кишечнике как чувствительной, так и устойчивой линий достоверно увеличивалась в 1,5 раз при заражении бактериями. Кроме того, зафиксировано, что базовый уровень экспрессии АМБ (без заражения) у устойчивой линии был выше, чем у чувствительной как в кишечнике, так и в жировом теле насекомых.

Показано, что насекомые чувствительной и устойчивой линии имеют схожий состав и количественное соотношение представителей кишечной микробиоты, при этом преобладают бактерии представители типа *Firmicutes*. При заражении бактериями БТ доминирующий состав микробиоты изменяется, и в кишечнике обоих изучаемых линий преобладают представители типа *Proteobacteria*. При этом у селектированных насекомых заражение бактериями БТ приводит к снижению разнообразия микробиоты кишечника в два раза по сравнению с чувствительной линией. Вероятно, повышенный уровень экспрессии антимикробных белков в кишечнике у насекомых устойчивой линии помогает организму хозяина защищаться не только от бактерии БТ, но и от ряда условно патогенных представителей кишечной микробиоты. Так, у не заражённых насекомых устойчивой линии достоверно ниже количество представителей рода *Enterobacter* в кишечнике, а при заражении бактериями БТ, представителей рода *Pseudomonas*, по сравнению с насекомыми чувствительной линии.

У насекомых устойчивой линии также оценивали активность пищеварительных ферментов, которые являются потенциальными рецепторами для токсина БТ. Было показано, что активность аминопептидаз и щелочных фосфатаз у насекомых селектированной линии достоверно ( $p < 0.05$ ) ниже на 31 % и 82 %, соответственно, по сравнению с насекомыми контрольной линии. Такое изменение активности изучаемых рецепторов может вносить вклад в формирование устойчивости, снижая количество связавшегося активированного токсина бактерий, следовательно, повреждений эпителиальных клеток кишечника инфицированных насекомых.

Было показано, что формирование устойчивости насекомых к бактериям БТ не вызывает снижения таких популяционных параметров, как выживаемость и продолжительность развития личиночной стадии. Более того, было установлено достоверное увеличение массы куколок обоих полов и плодовитости самок у группы насекомых, селектированных на устойчивость.

Содержание насекомых устойчивой линии без воздействия фактора отбора в течение трех поколений не приводило к восстановлению чувствительности насекомых к бактериям БТ. Опираясь на полученные данные, можно предполагать, что наряду с физиологическими адаптаци-



ями, происходят и изменения, закрепляющиеся в геноме и передающиеся следующим поколениям.

Проведено изучение роли эпигенетических механизмов регуляции экспрессии генов в формирование резистентности насекомых к бактериям БТ. Впервые установлено, что селекция насекомых на устойчивость к бактериям влияет на метилирование ДНК и ацетилирование гистонов, уровень экспрессии микроРНК. Установлено, что устойчивые насекомые демонстрируют повышенный уровень метилирования ДНК, по сравнению с чувствительными насекомыми. При этом заражение насекомых бактериями вызывает усиление данного процесса у насекомых контрольной линии. При сравнении двух линий было показано, что базовый уровень ацетилирования гистонов выше у насекомых резистентной линии, причем как в ткани кишечника, так и в жировом теле. Регуляция уровня экспрессии генов у эукариотов на пост транскрипционном уровне связана с микроРНК. Было проанализировано 2 621 уникальных микроРНК и определены ключевые из них, которые экспрессировались в инфицированных или неинфицированных насекомых устойчивой и контрольной линии. Установлен различный уровень экспрессии непредсказуемо большого количества микроРНК у насекомых чувствительной и устойчивой линии, что свидетельствует о том, что эволюция резистентности связана с регуляцией экспрессии генов на пост транскрипционном уровне. Показано, что воздействие микроРНК чувствительных и устойчивых насекомых направлено на такие биологические процессы как метаболизм, транскрипцию, повреждение и репарацию ДНК, клеточное деление. Таким образом, показано, что эпигенетические механизмы работают на пре- и пост-транскрипционном уровне, внося вклад в перепрограммирование стресс связанных и иммунологических генов у насекомых, селектированных на устойчивость к бактериям БТ. Полученные результаты свидетельствуют о том, что, устойчивая линия насекомых демонстрирует целый комплекс различных адаптаций к бактериям БТ, включающих в себя иммунные, физиологические и эпигенетические механизмы, которые обеспечивают устойчивость насекомых к бактериям БТ, не вызывая снижения плодовитости насекомых.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №16-14-10067.*

## **АДАПТАЦИЯ *Drosophila melanogaster* К СТРЕССОВОЙ СРЕДЕ СОПРОВОЖДАЕТСЯ ИЗМЕНЕНИЕМ СИМБИОТИЧЕСКОЙ МИКРОФЛОРЫ**

**Дмитриева А. С.<sup>1</sup>, Ивницкий С. Б.<sup>1</sup>, Марков А. В.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра биологической эволюции,  
Россия, Москва, 119991

<sup>2</sup>Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,  
Россия, Москва, 117997  
E-mail: dmnastya89@mail.ru

Адаптация является одним из главных процессов, способствующих биологическому разнообразию видов (Mayr, 1963). Как правило, изучение адаптации организма ограничивается рассмотрением изменений, происходящих с исследуемым объектом (одним исследуемым видом). Но, принимая во внимание, что все живые организмы представляют собой симбиотические комплексы, необходимо проводить параллельные исследования, как самих объектов, так и их симбионтов.

Симбиоз, как магистральное направление эволюции, задает достаточно жесткие рамки эволюционному процессу и скорости его протекания, однако также может обеспечить расширение адаптационных пределов. При резких изменениях внешних факторов, вероятно, симбиотические организмы будут первыми приспосабливаться к меняющимся условиям, определяя время и вектор развития для остальных участников симбиоза, особенно при устойчивой передаче от родителей к потомкам (McFall-Ngai, 2002). В частности, отдельные приспособления могут быть полностью обусловлены симбионтами и не затрагивать геном носителя, другие, создавая адаптацию, могут стимулировать организм приспосабливаться уже не к внешним факторам, а, например, к своей же изменившейся микрофлоре. Все эти гипотезы подтверждаются косвенными данными, однако требуют прямых экспериментальных подтверждений.

Биология *Drosophila melanogaster* (Diptera, *Drosophilidae*) тесно связана с определенными видами дрожжей и бактерий, поскольку преимущественно дрожжи обеспечивают первый этап переработки пищевого

субстрата и синтез предшественников экдизона, необходимых мухам для полноценного развития, а бактерии в отсутствие дрожжей не способны поддерживать нормальное развитие дрозофил (Хавинсон и др., 2000). Следовательно, можно ожидать, что именно дрожжевая микробиота, как неотъемлемый компонент питания дрозофилы при неблагоприятных характеристиках корма, будет начинать процесс адаптации к неблагоприятным условиям.

Известно, что для мух *D. melanogaster* дикого типа концентрация соли в кормовом субстрате, превышающая 2%, является неблагоприятным фактором, повышающим смертность личинок и вызывающим задержку их развития; концентрация 4 % и более нередко приводит к летальному исходу (Te Velde et al., 1988; Stergiopoulos et al., 2009). Однако при постепенном повышении содержания соли в субстрате лабораторные линии *D. melanogaster* способны за несколько десятков поколений приспособиться к концентрациям NaCl до 6-8 % (Waddington, 1959; Te Velde et al., 1988; Long et al., 2013; Arbuthnott, Rundle, 2014).

О механизмах адаптации *D. melanogaster* к высоким концентрациям NaCl известно немного (Te Velde et al., 1988; Stergiopoulos et al., 2009). Данные о возможном вкладе в такую адаптацию симбиотической микробиоты дрозофил (бактерий и дрожжей, переносимых мухами на поверхности тела и в кишечнике), насколько нам известно, отсутствуют. Между тем предположение о наличии такого вклада представляется правдоподобным. Известно также, что видовой состав микробиоты различных видов дрозофил коррелирует с их диетой (Chandler et al., 2012), а разные виды дрожжей, присутствующие в кормовом субстрате, по-разному влияют на выживаемость, продолжительность личиночного развития и другие параметры, отражающие приспособленность мух к данному субстрату (Starmer, 1981; Starmer et al., 1986; Anagnostou et al., 2010). Мухи переносят бактериальные и дрожжевые клетки в своем кишечнике и на поверхности тела, а поедание личинками субстрата, на котором до этого жили их родители, способно обеспечить относительно устойчивую наследуемость микробиоты в ряду поколений (Blum et al., 2013; Erkosar et al., 2013).

Подобные факты позволяют предположить, что в ряде случаев показанная в эволюционных экспериментах адаптация *D. melanogaster* к неблагоприятным условиям может быть связана не столько с эволюцион-

ными изменениями самих насекомых, сколько с изменениями сопутствующей микробиоты.

Для подтверждения этой гипотезы, был поставлен эволюционный эксперимент, посвященный изучению механизмов адаптации мух *D. melanogaster*. к среде с повышенным содержанием NaCl (Дмитриева и др., 2016).

В процессе эксперимента лабораторные популяции мух *D. melanogaster* на протяжении более 20 поколений выращивались на стандартном (благоприятном) и стрессовых кормовых субстратах с повышенным содержанием NaCl. По итогам работы были проведены сравнительный анализ мух из разных линий, а также микробиологический и метагеномный анализы микробиоты мух.

Эксперимент продемонстрировал повышение разнообразия и количества дрожжевой микробиоты мух при наличии соли в корме, различие в соотношении групп бактериальной микробиоты у линий, адаптированных и неадаптированных к соли, а также успешную адаптацию мух к неблагоприятному кормовому субстрату. Это проявилось в повышенном суммарном количестве потомков и более быстрой динамике развития особей из адаптированных линий, а также в сокращении задержки развития личиночных стадий, при выживании на корме с высокими концентрациями соли. Адаптация к соленой кормовой среде привела к расширению трофической ниши, поскольку ее результатом является рост приспособленности (в частности эффективность размножения) мух не только на соленой, но также и на стандартной, благоприятной кормовой среде. Такие результаты могут объяснять эврибионтность вида *D. melanogaster*. Одним из возможных механизмов выработки адаптаций “широкого профиля” в ходе освоения стрессовых субстратов могут быть адаптивные изменения симбиотической микробиоты, которая у дрозофил эффективно передается от родителей к потомкам через поедание потомками субстрата, на котором до этого жили родители.

*Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант 14-14-00330.*

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОЩИННОЙ ОГНЁВКИ КАК МОДЕЛЬНОГО ОБЪЕКТА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В СИСТЕМАХ ПАРАЗИТ-ХОЗЯИН

Дубовский И. М.<sup>1</sup>, Гризанова Е. В.<sup>2</sup>, Ярославцева О. Н.<sup>1</sup>,  
Крюков В. Ю.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091

<sup>2</sup>Новосибирский государственный аграрный университет, Россия,  
Новосибирск, 630039

E-mail: dubovskiy2000@yahoo.com

Большая вощинная огнёвка, *Galleria mellonella*, является широко распространённой моделью для тестирования биологических инсектицидов и различных токсикантов, а также для изучения ряда инфекций теплокровных. Данный вид насекомых удобен для содержания в лабораторных условиях, и становится популярным объектом для изучения эволюционных процессов в различных системах паразит-хозяин. В докладе будут представлены результаты использования вощинной огнёвки, как модели для анализа микроэволюционных процессов формирования устойчивости насекомых к энтомопатогенным бактериям *Bacillus thuringiensis*, и грибам родов *Beauveria* и *Metarhizium*. Установлено, что в ходе формирования устойчивости у насекомых формируется уникальный набор адаптаций иммунной системы к определённым группам патогенов. Это связано с особенностями развития инфекционного процесса, жизненными стратегиями патогенов, набором их токсинов и ферментов. Полученные результаты свидетельствуют, что в ходе микроэволюции эпигенетические механизмы (метилирование ДНК, ацетилирование гистонов и микроРНК) участвуют в формировании устойчивости насекомых к энтомопатогенным микроорганизмам. Анализируя основные направления эволюции резистентности насекомых к грибным и бактериальным патогенам, можно сделать вывод о том, что развитие устойчивости насекомых происходит за счёт комплексного усиления иммунологических и физиологических защитных реакций в месте проникновения патогена,

то есть происходит своеобразная «локализация» иммунного ответа. Против грибных патогенов данные адаптации сосредоточены в покровах, а против бактериальных — в кишечнике, поскольку покровы и кишечник являются местом, где шансы остановить инфекцию и не допустить её развитие в гемоцеле достаточно высоки.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ №16-14-10067.*

**ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ  
ИЗМЕНЕНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННОГО ГРИБА  
*Beauveria bassiana* ПРИ ПАССИРОВАНИИ  
ЧЕРЕЗ РАЗНЫХ ХОЗЯЕВ**

**Крюков В. Ю., Роцкая У. Н., Ярославцева О. Н.,  
Елисафенко Е. А., Глунов В. В.**

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630091  
E-mail: [krukoff@mail.ru](mailto:krukoff@mail.ru)*

Фенотипические и генетические свойства паразитов изменяются в ходе эпизоотийного процесса (Беляков и др., 1987). Многими авторами показано, что при пассажах грибов через хозяев происходит усиление их вирулентности (Butt et al., 2006, Masri et al., 2015). Кроме того, известно, что данные пассажи, как и культивирование штаммов на разных питательных средах, приводят к изменению ряда морфолого-физиологических свойств грибов: продуктивности конидий, скорости роста, активности ферментов, связанных с гидролизом кутикулы и др. (Scully, Bidochka, 2006; Safavi S.A. et al 2007; Ansari, Butt, 2011). Однако механизмы этих изменений изучены слабо и исследования, при которых проводились пассажи грибов через разные виды хозяев с последующей оценкой генотипической и фенотипической изменчивости полученных клонов, единичны (Vandenberg, Cantone, 2004).

Удобными объектами для моделирования данных процессов являются энтомопаразитические грибы в связи с относительно короткими жизненными циклами хозяев, самих патогенов, а также удобностью

культивирования обоих членов паразитарных систем. Аскомицет *Beauveria bassiana* sensu lato — эндофитный и энтомопатогенный гриб, имеющий широкий диапазон хозяев и использующийся для регуляции численности растительноядных и кровососущих насекомых (Zimmermann, 2007; Lacey et al., 2015).

Цель настоящей работы — исследовать фенотипические и генотипические изменения штамма *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. при непрерывном пассировании через разные виды насекомых; оценить возможность применения методики ISSR для типирования грибных штаммов при этих пассажах.

Для этого были проведены шестикратные пассажи энтомопаразитического аскомицета *Beauveria bassiana* (штамм Sar-31) через различных хозяев (*Galleria mellonella*, *Tenebrio molitor*, *Leptinotarsa decemlineata*, *Locusta migratoria*). Выделенные после шести пассажей реизолаты грибной культуры и исходный штамм были протестированы на фенотипические и генетические различия по следующим параметрам: изменение уровня вирулентности и продуктивности на трупах насекомых, изменение морфолого-культуральных свойств и генетические изменения с применением межмикросателлитных маркеров (ISSR).

Установлено, что селекция гриба через определённого хозяина приводит к усилению вирулентности не только к данному хозяину, но и остальным тестируемым насекомым. У всех селектированных культур отмечались односторонние изменения морфолого-культуральных признаков: усиление рельефности и пигментации колоний, повышение продуктивности конидий и липолитической активности. Анализ, проведенный с использованием 6 межмикросателлитных маркеров, показал различия между исходной и селектированными культурами по трём праймерам. Не исключено, что при многочисленных раундах репликации в микросателлитных локусах наблюдается возникновение мутаций вследствие чего, появляются полиморфные участки, влияющие на экспрессию генов. Так или иначе, уровень полиморфизма, возникающий при 6-кратном пассировании штамма *in vitro*, резко ограничен по сравнению с полиморфизмом, наблюдаемым в природных выборках.

Полученные результаты вносят вклад в понимание физиологических и генетических изменений патогенов в ходе эпизоотий и

возможности использования метода ISSR для изучения трансмиссии паразитических грибов.

*Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 16-14-10067.*

## **ВКЛАД СИМБИОТИЧЕСКОЙ МИКРОБИОТЫ В АДАПТАЦИЮ *Drosophila melanogaster* К НЕБЛАГОПРИЯТНОЙ КОРМОВОЙ СРЕДЕ**

**Панченко П. Л.<sup>1</sup>, Корнилова М. Б.<sup>1</sup>, Перфильева К. С.<sup>1</sup>,  
Марков А. В.<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра биологической эволюции,  
Россия, Москва, 119991*

<sup>2</sup>*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,  
Россия, Москва, 117997  
E-mail: 15Panha@rambler.ru*

Экспериментальное изучение эволюции — перспективное и быстро развивающееся направление современной биологии. В многочисленных экспериментах была продемонстрирована способность модельных организмов, в том числе плодовой мушки *Drosophila melanogaster*, всего за несколько десятков поколений приспосабливаться к различным новым для них условиям. При этом обычно «по умолчанию» принимается, что наблюдаемый в эксперименте рост приспособленности к новой среде связан с генетическими изменениями исследуемого макроскопического вида. Однако, хорошо известно, что в жизни многих многоклеточных организмов важную роль играет симбиотическая микробиота, которая может более или менее устойчиво передаваться от родителей к потомкам и оказывать значительное влияние на приспособленность макроскопических организмов к условиям среды, формируя вместе с ними комплексный сверхорганизм — холобионт. Экспериментальное изучение коэволюции макроскопических организмов и их микробиома с оценкой вклада каждого из компонентов в адаптацию всего холобионта способно прояснить важные аспекты адаптивной эволюции и начальных этапов видообразования.



В нашей работе мы сравнили эффективность размножения, и скорость развития *Drosophila melanogaster* на кормовой среде с повышенным содержанием соли (4 % NaCl), на которую были предварительно посеяны два варианта гомогената: гомогенат, сделанный из адаптированных к соли лабораторных линий, и гомогенат, сделанный из контрольных, не адаптированных линий. Наш эксперимент показал, что посев гомогената мух, адаптированных к солёной кормовой среде, значительно повышает (по сравнению с гомогенатом контрольных мух) эффективность использования мухами солёного корма, что проявляется в повышенном числе потомков, произведенных парой родителей за фиксированное время, а также в ускоренном развитии личинок. Полученные результаты согласуются с предположением о том, что наблюдаемая в эволюционных экспериментах адаптация *D. melanogaster* к солёному корму объясняется не только генетическими изменениями подопытных популяций мух, но и изменениями сопутствующей бактериальной и дрожжевой микробиоты, причём изменения микробиоты вносят весьма ощутимый вклад в совокупную адаптацию всего организменного комплекса, поэтому полученные нами данные очень важны для экспериментальной эволюционной биологии.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ВОСЕМНАДЦАТИ ПОКОЛЕНИЙ ОТБОРА АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*Neovison vison*) ПО ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ НА ЧЕЛОВЕКА**

**Трапезов О. В., Трапезова Л. И.**

*Институт цитологии и генетики СО РАН,*

*Россия, Новосибирск, 630090*

*E-mail: trapezov@bionet.nsc.ru*

В ходе многолетнего эксперимента по селекционному преобразованию оборонительной реакции на человека у американских норок было показано, что такой отбор способен создавать возникновение морфо-физиологических изменений не только в направлении своего действия, но и в других направлениях.

В сравнительном анализе исследовались животные:

1) в природной популяции,

2) в промышленной популяции, не затронутой специальным отбором по поведению,

3) в экспериментальной популяции, где ведётся многолетний направленный отбор, как на ручное, так и на агрессивное поведение по отношению к человеку.

Первым коррелированным ответом при отборе по поведению было изменение характера пигментации волосяного и кожного покрова. При отборе на доместикационное поведение, как и у многих исторически ранее одомашненных животных наблюдалось усиление экспрессивности и пенетрантности пегостей. Напротив, коррелированным ответом при селекции на агрессивность стало усиление степени пигментации кожи и волоса с одновременным уменьшением пенетрантности и экспрессивности в проявлении пегостей. Отбор на ручное или доместикационное поведение привел к появлению *de novo* в доместизируемой популяции норок с частотой  $10^{-3}$  двух полудоминантных мутаций окраски: *Серебристая* ( $S^x/+$ ) и *Черный хрусталь* ( $C_R/+$ ). Образование неспецифических пегостей, как одного из наиболее характерных морфологических маркеров доместикации, можно рассматривать, как следствие регуляторных изменений на организменном уровне, а само возникновение пегостей — как специфический морфологический маркер тех регуляторных сдвигов, которые происходят на самых первых этапах отбора. Можно допустить, что генетические системы, определяющие способность животных к одомашниванию, тесно коррелируют с генетическими системами, затрагивающими ослабление пигментации.

Напротив, коррелированным ответом при селекции на агрессивность стало усиление степени пигментации кожи, волоса, эпителиальных выстилок поверхности неба. Для сравнения: если среди норок с реакцией страха и положительной реакцией на человека, доля животных с пигментированным небом составила 3,4 %, то среди агрессивных — 17,2 %.

Молекулярно-генетический анализ показал, что у гиперпигментированных агрессивных норок имеются большие дубликации участков генома, содержащих различные гены. Один из них, продуцирует нейропептид *нейротензин*, имеющий отношение к агрессивному поведению. Это даёт основание допускать, что у животных, несущих экстракопии этого гена, возможно усиление агрессивного поведения. Кроме того, эта дубликация

включает в себя *KITLG* ген, вовлечённый в процесс пигментации, что может, в свою очередь, объяснить гиперпигментацию агрессивных животных.

Отбор норок на доместикационное поведение, по сравнению с отбором на агрессивность, сопровождался снижением уровня норадреналина в гипоталамусе, но одновременным повышением содержания метаболита серотонина — 5-оксииндолуксусной кислоты, и метаболита дофамина — гомованилиновой кислоты, в полосатом теле.

Зафиксированы изменения в реакции репродуктивной функции на фотопериодический сигнал. Так время развития «петли» у агрессивных норок составило  $9.3 \pm 0.1$  дня, в то время как у ручных  $14.7 \pm 0.1$  дня ( $p < 0.001$ ). Родилось норчат (жив.+ мертв.): по агрессивным  $2.0 \pm 0.3$ , по ручным  $4.0 \pm 0.3$ .

Экспериментальный материал показал, что затрагиваемые отбором на поведение гены обладают также функцией генов скоростей развития. В онтогенезе норок из доместичируемой популяции наблюдается задержка ювенильных признаков, что следует отнести к явлению неотении. Так, разница в сроках открытия глаз между агрессивными и ручными норчатами составляет 4,1 дня ( $p < 0.001$ ). Отбор по поведению привёл к гемопозитическим эффектам: лейкоформула взрослых ручных норок при сравнении с агрессивными норками соответствует ювенильному возрасту — у них сохраняется низкое содержание базофилов и сегментоядерных нейтрофилов, с одновременно высоким содержанием эозинофилов и лимфоцитов.

В популяции доместичируемых норок зафиксировано появление *de novo* морфологических aberrаций: с частотой  $10^{-3-4}$  — укорочение и спиральное закручивание хвоста, появление вислouxости (свойственной многим домашним животным). Отсюда можно допустить, что отбор по поведению приводит к сдвигу в тайминге эмбриогенеза, что в свою очередь приводит к появлению в потомстве новых морфо-физиологических свойств.

В ходе многолетней программы по экспериментальной доместикации американской норки зарегистрировано увеличение темпов и размаха изменчивости морфофизиологических признаков, не зарегистрированных у этого вида в предшествующей эволюционной истории. Анализ показал, что они встречаются у американских норок впервые и по своему фенотипическому выражению аналогичны изменениям, возникшим у исторически ранее доместичируемых видов.

# Круглый стол ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

## Устные доклады

### НОВЕЙШИЕ ПОДХОДЫ К ПЕРЕОСМЫСЛЕНИЮ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ

Казанский А. Б.

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова  
РАН, Россия, Санкт-Петербург, 194223*

*Северо-западный федеральный медицинский  
исследовательский центр им. В. А. Алмазова Минздрава России,  
Россия, Санкт-Петербург, 197341  
E-mail: kazansky.a@yandex.ru*

Проблема осмысления единства организма и среды, поставленная в теории эволюции еще Ч. Дарвином, а в эволюционной физиологии И. М. Сеченовым и Л. А. Орбели, получила новый импульс развития, начиная с 70-х годов XX-го века. В докладе анализируются наиболее популярные и широко дискутируемые в настоящее время концепции взаимоотношения организма и среды с точки зрения эволюции и поведения. В частности, это модель «расширенного фенотипа» (Dawkins 1982, Turner 2004) и теория конструирования экологических ниш (Odling-Smee 1988). Рассматриваются также некоторые нетрадиционные подходы, реализуемые в рамках так называемого «конструктивизма», а именно, концепция «распределенного разума» — “extended mind thesis” (Clark, Chalmers 1998), “нейрофеноменология” (Varela, 1996) и др. Предлагается авторская концепция «универсального конструктивизма» в эволюции и жизнедеятельности биологических организмов.

## КОНЦЕПЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО (РАЗВИТИЕ АРХЕТИПА) И ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОСТРАНСТВ (ВИДООБРАЗОВАНИЕ)

Кондорский Б. М.

*НПФ «Синбиас», Донецк, Украина*

*E-mail: bmkbox@mail.ru*

За последние 30-40 лет в области теории биологической эволюции не наблюдалось прорывных идей, которые смогли вывести данную сферу из тупика, в котором она уже давно находится. По-видимому, здесь нужны нетрадиционные подходы.

Постулируется наличие в биологической эволюции двух основных составляющих, двух пространств — эволюционного (ЭвП) и экологического (ЭкП). Каждое пространство имеет свои закономерности и свой набор категорий. Например, в рамках ЭвП нет таких понятий как популяция, отбор, адаптация, признак и т. д.

Важнейшей, ключевой категорией ЭвП является архетип. Каждый эволюционный таксон имеет свой архетип, отражающий тип его организации. Архетип млекопитающей организации, рептильной организации. Можно говорить об архетипах уровня типа, класса, отряда. Здесь понятие таксона вышеперечисленных уровней принципиально отличается от такового в рамках ЭкП — семейства, рода, вида. В последнем случае семейство и род следует рассматривать как объединение видов, имеющих общего предка.

Обычно понятия архетип и план строения рассматриваются как синонимы, причём чаще всего в последнем понимании. По нашему мнению, под архетипом следует понимать комплекс тех новшеств, которые лежат в основе сформировавшегося нового эволюционного таксона. При этом следует говорить не о признаках архетипа, а о его элементах. Что касается прижившегося понятия мерон, то его необходимо использовать в случае плана строения.

В рамках ЭвП нет понятия конкретного предкового вида (или группы видов). По существу, не только для известных классов не найдено реальных ископаемых предковых форм, но и для таксонов уровня отряда.

Здесь можно говорить только о реконструкте — гипотетической модели (именно модели) предковой формы.

Специфика ЭВП предполагает наличие реконструктов уровня «типа» (но еще не класса и отряда) или только типа и класса (но ещё не отряда). И млекопитающие, и рептилии, и амфибии произошли от гипотетических предковых форм еще не имеющих организацию уровня класса (только типа). Отсюда следует, что известная эволюционная линейка: рыбы — амфибии — рептилии — млекопитающие должна носить не более чем школьный характер.

Каждый архетип, в отличие от плана строения, имеет свой потенциал дальнейшего развития. После образования базового архетипа, в течение десятков миллионов лет происходит его совершенствование. Архетип формируется и развивается независимо от конкретных условий. При этом специфика элементов базового архетипа должна обеспечивать возможность дальнейшего его развития.

Сейчас большинство эволюционистов-палеонтологов придерживаются мнения, что базовые элементы архетипа формировались в параллельных пучках. Имел место процесс артроподизации, маммализации, ангиоспермизации и т.д. Однако внимательный анализ показывает, что «зация» обычно имела место уже после начала формирования базового архетипа. Получается, что все группы, которые традиционно считаются предковыми, в процессе параллельной эволюции «работали вхолостую». Это касается и териодонтов, и рипидистий и не только. Вообще, можно предположить, что наличие параллелизмов (мозаичной эволюции) является проявлением стохастичности формирования архетипа.

Многие специалисты-палеонтологи сетуют на трудности с разделением параллелизмов и конвергенции. Концепция двух видов пространств снимает эту проблему. Параллелизмы являются «достоянием» ЭВП, а случаи конвергенции — ЭкП. Конвергентное сходство связано со сходством образа жизни в рамках ЭкП и касается только формы. К тому же конвергенция не связана с формированием новых эволюционных таксонов.

Здесь нужно различать эволюционные параллелизмы и экологические. Например, независимое появление безногих ящериц в ряде семейств. Если формирование архетипа змей, связанное с редукцией конечностей, происходило по законам ЭВП, то появление безногих ящериц

на уровне конкретных видов, связанное с приспособлением к конкретным условиям — с законами ЭкП.

При переходе в ЭкП, в процессе адаптивной радиации, архетип сохраняет свою стабильность. Из 300 тыс. видов жуков ни один не вышел за пределы жучьей организации.

Основу ЭкП составляет процесс видообразования. Первичным «толчком», основой видообразования (адаптивной радиации) является появление нового архетипа и его вариантов. Взаимодействие обеих пространств в рамках конкретной особи можно представить в виде базиса (архетипа) и надстройки (адаптивной формы). Своим базисом конкретная особь входит в состав определенного отряда, класса, типа, а надстройкой — является членом определённого семейства, рода, вида.

Так же как и в социальной сфере в основе образования политических систем нового типа стояли «изгои», так и в основе видообразования лежат отдельные особи, оказавшиеся за пределами популяционной структуры исходного вида. На основе сформировавшегося архетипа появляются формы, имеющие высокий уровень «биологической пассионарности» и которые стоят в основе формирования отдельных семейств и родов в процессе адаптивной радиации. Популяция не может быть исходной единицей для появления нового полноценного вида, Разве, что речь может идти о экологически специализированных видах второго порядка. Популяция есть форма существования, а не образования новых видов.

В основе адаптивной радиации галапагосских вьюрков стояли именно «изгои». На островах, расположенных недалеко от материков, ничего подобного не наблюдалось. Дело в том, что имеющиеся здесь популяции различных видов (в том числе птиц) являются органической частью материковой популяционной структуры этих видов.

Биоту часто считают синонимом флоры и фауны. Однако биота в своей основе не просто совокупность видов, а система потенциальных адаптивных зон определённых экологических форм на уровне отдельных видов, родов, семейств. Целостность биоты следует рассматривать в рамках исторического времени. Примером может служить адаптивная радиация цихлид в Великих африканских озёрах (как минибиотах), индивидуальные предки которых сформировали здесь самые разнообразные, потенциально возможные трофические гильдии.

Получается, что именно биота предоставляет для определённого типа организации, сформировавшейся в процессе развития эволюционных таксонов, адаптивную зону, обеспеченную нужными ресурсами. Именно биота сводит к минимуму возможную конкуренцию между видами. Именно неустойчивость и слабость (обеднённость видами) биоты на островах объясняет заметную конкуренцию между видами. Процесс видообразования находится под исключительным контролем биоты. Элементом биоты являются не виды, роды, семейства, а процессы их образования и вымирания.

## **СОЦИО-ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ У ПТИЦ И ЕЁ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ**

**Михайлов К. Е.**

*Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,*

*Россия, Москва, 117647*

*E-mail: mikhailov@paleo.ru*

У птиц и млекопитающих (как высших позвоночных с высоко развитой психикой, т. е. высоким уровнем нейрофункциональной организации) к «пассивным» процессам морфологической и генетической дивергенции, связанным с наследованием через гаметы, добавляются процессы активной коррекции сообразности среде («прямое приспособление») через гибкие стереотипы поведения (на уровне локальных группировок, или демо-социумов), наследуемых социально («сигнальное наследование»). Эти процессы слагают основу динамичной ландшафтно-географической истории популяций в масштабах исторического времени (Михайлов, 2003, 2015; Piersma Gils, 2011). Активная коррекция избирательного поведения (в том числе смена устойчивых «предпочтений» на то или иное сигнальное окружение) становится главным инструментом быстрого приспособления к разнообразным частным параметрам типовой среды обитания. Именно таким путём возникают нетипичные гнездовые и фуражировочные традиции поведения, как и вообще различные варианты нетипичных стратегий поведения в тот или иной сезон в том



или ином средовом окружении (провоцирующем нетипичную реакцию) на уровне малых групп особей (Михайлов, 1992; Jablonka, Lamb, 2005). Во многих случаях они недолговечны, но при преодолении некоего демографического порога перерастают в особые локальные ценопопуляции, а также синантропные экоморфы и экологические расы (у синиц, дроздов, горихвосток, клестов, снегирей, и вероятно многих других воробьиных, а также дятлов, попугаев, чаек, цапель и хищных птиц, — явление, пока слабо изученное и трудно выявляемое из-за внешней криптической группировки), которые впоследствии быстро расселяются в пределах большого ареала вида как репродуктивно независимые и экологически различающиеся формы.

Это-экологическая дифференциация группировок (вся экология у птиц опосредована сложным поведением) нередко сопровождается и их социо-репродуктивным «разведением» на основе разных, выравниваемых внутри группы, перцептивно-сигнальных предпочтений особей (предпочтений структуры окружения, половых партнеров, отличающихся поведением стай). Так образуются особые социо-экоморфы, обособление которых может идти как в аллопатрии, так и в симпатрии (Jablonka, Lamb, 2005; Benkman, 2007; Piersma Gils, 2011). Все эти сложные исторические «движения» популяций внутри объема морфогенетического вида (как единицы эволюции) быстротечны и принципиально обратимы в долгосрочной перспективе (не могут рассматриваться как таксоны, Майр 1968, 1971). Однако именно конкретные своеобразные социо-экоморфы могут определять выживание всего вида в критические периоды истории (например, глобального изменения среды человеком) и потому заслуживают инвентаризации, условного обозначения (в списках и каталогах) и избирательного мониторинга.

## **ИМИТАЦИОННАЯ КОМПЬЮТЕРНАЯ МОДЕЛЬ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ: АССОРТАТИВНОСТЬ СПАРИВАНИЯ В РОЛИ ОТБОРА ПРОТИВ ГИБРИДОВ**

**Рубцов А. С.**

*Государственный Дарвиновский музей,*

*Россия, Москва, 117292*

*E-mail: alexrub@darwinmuseum.ru*

Ключевым моментом видообразования является отказ особей дивергирующих таксонов от гетероспецифического спаривания. В этой связи изучение зон вторичного контакта и гибридизации является едва ли не единственным способом исследования процессов видообразования: анализ ситуаций, когда изолирующие механизмы оказываются неэффективными, позволяет ответить на вопрос об их возможном генезисе. Согласно гипотезе «усиления» (reinforcement) отбор против гибридов способствует совершенствованию механизмов изоляции и прекращению гибридизации. Действительно, большинство природных гибридных зон узки и стабильны во времени, что соответствует гипотезе «напряженной» (tension) зоны, поддерживаемой отбором против гибридов. В то же время, в целом ряде подобных случаев не обнаружено сколь либо заметного снижения жизнеспособности и плодовитости гибридов. Высказывалось предположение, что в роли отбора против гибридов может выступать не снижение их приспособленности, а ассортативность спаривания (половой отбор против гибридов), которая действительно имеет место во многих случаях природной гибридизации. Но способна ли ассортативность спаривания поддерживать узость гибридной зоны — этот вопрос остается открытым.

Более информативны случаи гибридизации у форм, которые лишь недавно вступили во вторичный контакт. Но и здесь не удастся увидеть все стадии процесса: человеческая жизнь слишком коротка для этого. Поэтому едва ли ни единственным решением является моделирование подобных ситуаций в искусственных условиях. С бурным развитием компьютерной техники стало возможным имитационное компьютерное моделирование на базе концепции клеточных автоматов.

**Описание модели.** Модель написана на языке Free Pascal в среде Lazarus. Действие происходит на территории размером 120\*200 индиви-

дуальных участков. Каждый участок характеризуется условиями (биотопом), которые могут принимать значения 1 и 3. Участок может быть занят особью, у которой есть 10 генов, каждый из которых представлен 2-мя аллелями, фенотип и память, которая хранит внешний облик одного из родителей. Фенотип складывается из 4 признаков: внешнего облика, по которому происходит выбор полового партнёра, биотопических предпочтений, склонности к ассортативности спаривания (есть или нет) и нейтральных признаков (аналог ДНК-маркеров). Соотношение генотипа и фенотипа задается матрицей: экспериментатор может задать, какой ген на какие признаки влияет (в том числе один ген может влиять на несколько признаков), тип аллельных (доминирование или кодоминирование) и межгенных взаимодействий (комплиментарность или полимерия) при формировании признака. В нашем эксперименте внешний облик особей задавался 2 комплиментарными генами с неполным доминированием, а биотопические предпочтения — одним геном с неполным доминированием. Каждый цикл модели состоит из 3-х стадий:

- 1) поиск партнёра;
- 2) размножение;
- 3) расселение.

**Поиск партнёра.** Каждая особь просматривает участки в радиусе 2-х участков от своего (всего 24 участка) и ищет свободного партнёра с внешним обликом, соответствующим облику одного из своих родителей (половой импринтинг). Если партнёр найден, и также выбрал данную особь в качестве партнёра, то формируется брачная пара. Если после просмотра всех 24 участков партнёр не найден, то данная особь осуществляет поиск ещё один раз, выбирая в качестве партнёра любую особь без пары (принцип «вакуумной активности»; Панов, 1989) и, если пару сформировать не удалось, умирает.

**Размножение.** Каждая брачная пара оставляет 4 потомков и умирает. Каждая пара потомков запоминает облик своего родителя, у них формируется генотип в результате свободного комбинирования аллелей и фенотип согласно заданной экспериментатором матрице.

**Расселение.** Каждая новая особь перемещается в случайном направлении в пределах 10 участков от места своего рождения, после чего ищет участок в радиусе двух участков от своего нового местоположения

(всего 25 участков). Если участок свободен и его биотоп оптимален для данной особи, она занимает его. Если биотоп не оптимален, особь занимает его с вероятностью, задаваемой экспериментатором перед запуском модели. Если выбранный участок уже занят, то особь вытесняет резидента с вероятностью 25 %. Особи, не сумевшие занять свой индивидуальный участок, умирают.

### **Результаты.**

*Эксперимент 1:* *ассортативность спаривания и биотопическая сегрегация отсутствуют.* Гибридная зона расширяется пропорционально корню квадратному от времени вступления форм во вторичный географический контакт. По полигенному признаку расширение идет быстрее, чем по моногенному.

*Эксперимент 2:* *есть ассортативность спаривания, биотопическая сегрегация отсутствует.* Формируется узкая и стабильная во времени и пространстве гибридная зона с долей фенотипических гибридов в центральной части зоны около 25 %.

*Эксперимент 3:* *есть ассортативность спаривания и биотопическая сегрегация.* Результаты эксперимента зависят от того, обладают ли гибриды (гетерозиготы по гену биотопических предпочтений) преимуществом перед родительскими формами при выборе местообитаний (оба родительских биотопа являются для гибридов оптимальными) или нет (оба биотопа субоптимальны для гибридов). В первом случае зона контакта сначала расширяется, а потом начинает сужаться вплоть до формирования узкой гибридной зоны, как в эксперименте 2. Ключевым моментом в данной ситуации является тот факт, что гибридная зона по признаку биотопических предпочтений расширяется быстрее, чем по признаку внешнего облика: этот признак поддерживается отбором, позволяя особям родительских форм обитать в более широком спектре условий. Как только по краям гибридной зоны биотопические предпочтения между родительскими формами нивелируются, гибридная зона начинает сужаться. Ассортативность спаривания в данном случае выступает в роли отбора против гибридов: гибридам сложнее найти полового партнёра из-за редкости своего фенотипа. Во втором случае между родительскими формами образуется симпатрия на всем пространстве модели со случайной гибридизацией (доля фенотипических гибридов не превышает 10 %). Установление

симпатрии зависит также от того, с какой вероятностью особи занимают субоптимальный биотоп. Если это значение выше 15 %, поведение модели меняется: зона контакта сначала расширяется, а потом начинает сужаться.

## **СПЕЦИФИКА АКТИВНОСТИ ОРГАНИЗМОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ И ЕЁ ВЛИЯНИЕ НА ВНУТРИВИДОВУЮ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЮ**

**Савинов А.Б.**

*Национальный исследовательский Нижегородский  
государственный университет им. Н. И. Лобачевского,  
кафедра экологии, Россия, Нижний Новгород, 603950  
E-mail: sabcor@mail.ru*

В процессе активного взаимодействия живых организмов со средой обитания, приспособления к ней, происходит внутривидовая дифференциация, затрагивающая различные признаки: генетические, морфолого-анатомические, физиолого-биохимические, этологические (Панов, 1983, 2011; Резникова, 2007; Рубцов, 2007; Савинов, 1990, 1994, 1998; Савинов и др., 2007; Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016; Сенчукова и др., 2012; Звягина, Дорогина, 2013).

Активность живого организма представляет собой всю динамику его целеустремлённой борьбы за жизнь посредством целесообразных механизмов (Бернштейн, 1966). При этом в дарвиновском понимании борьба за жизнь, во-первых, есть совокупность 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 в разных аспектах (морфолого-анатомическом, физиологическом, поведенческом и др.) адекватнее сложились отношения с окружающей средой (Дарвин, 1939).

По мнению автора, использование понятия «активность» в методологическом аспекте позволяет снять некий налёт односторонности, привнесённый термином «борьба», акцентирующим внимание больше на

антагонизме взаимоотношений живых организмов со средой обитания, вследствие чего, в частности из поля зрения исследователей уходят явления симбиотического взаимодействия организмов (Савинов, 2011, 2012, 2014). Автором развивается эргонтический подход (от греч. *ergon* — действие, работа), в соответствии с которым активность системы организменного или надорганизменного (популяционного) уровня есть характер и интенсивность её 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, 2015, 2016, 2017). В этом плане активность по существу отражает скорость аккумуляции или генерирования вещества, энергии и информации биосистемой организменного или надорганизменного (популяционного) уровня (Савинов, 2015, 2016, 2017; Савинов, Никитин, 2016).

Например, жизнедеятельность растений в физиологическом и экологическом аспектах традиционно характеризуется скоростью аккумуляции или продукции вещества или энергии (Одум, 1975; Полевой, 1989). Таковыми «скоростными» показателями являются, например:

1) интенсивность фотосинтеза, выражаемая в мг поглощенного  $\text{CO}_2$ , отнесённого к единице площади ( $\text{дм}^2$ ) 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 характеризуют активность растений, однако в силу специфики они не будут сопоставимы с характеристиками активности других членов биоценоза — консументов и редуцентов. Если выражать активность как скорость информационного взаимодействия биосистем с окружающей средой, то указанных выше ограничений не возникает и можно использовать универсальные единицы информации (бит, байт). Поэтому мы в исследованиях внутривидовой дифференциации растений и животных (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016) количеством информации ( $H$ , бит), аккумулированной или генерированной их популяциями в единицу времени ( $t$ , сек), выражали активность ( $A = H/t$ , бит/сек) популяций. При этом использовали известную формулу Шеннона, с помощью которой принято выражать

количество информации (Н, бит), накопленное или генерируемое биосистемами организменного и надорганизменного уровней (Емельянов, 1994; Алимов и др., 2013). Расчет количества информации с помощью формулы Шеннона производили по частотам ( $p_i$ ) событий, например, для популяций это могут быть:

- а) частоты проявления фенов в ценопопуляции;
- б) экстенсивность паразитарной инвазии хозяина (частоты встречаемости паразита данного вида в теле хозяина);
- в) частоты встречаемости жертв того или иного вида в рационе консумента и т.п. (Савинов, 2015, 2016, 2017).

Так, в течение 2011—2016 гг. нами (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016) получены данные о частоте встречаемости фенов листьев в 4-х ценопопуляциях сныти *Aegopodium podagraria* L. и подорожника *Plantago major* L., которые произрастали в 4-х биотопах 4-х городских рекреационных зон с разными уровнями нагрузки тяжёлыми металлами (свинцом, цинком, медью и хромом) на почвы: 3.42; 2.16; 1.94; 1.00 отн. ед. для биотопов 1–4 соответственно (биотоп 4 — условно контрольный). За время исследований средние значения морфогенетической активности (выраженной в  $10^{-7}$  бит/сек) в ценопопуляциях сныти составляли  $4,64 \pm 0,58$ ;  $5,09 \pm 0,70$ ;  $5,71 \pm 0,68$ ;  $6,71 \pm 0,50$ , а в ценопопуляциях подорожника –  $3,89 \pm 0,49$ ;  $4,21 \pm 0,68$ ;  $5,00 \pm 0,69$ ;  $5,70 \pm 0,42$  для биотопов 1–4 соответственно; причём различия в величинах активности ценопопуляций, произрастающих в контрольном биотопе 4 (с наименьшей токсической нагрузкой) и биотопах 1–3 (сильнее загрязняемых), являются значимыми ( $p < 0,01$ – $0,05$ ). При этом внутривидовая дифференциация сныти и подорожника фенотипически выразилась в том, что в их ценопопуляциях, произрастающих в биотопах 1–3 с более высокими уровнями токсической нагрузки на почвы, снизилось среднее число фенов и одновременно увеличилась доля редких фенов (Савинов и др., 2015).

Процессы внутривидовой дифференциации животных могут, очевидно, обуславливаться различиями в степени симбиотической активности организмов в популяциях, в частности при взаимодействии их с паразитами, мутуалистами, комменсалами. В паразитологии сформировано представление о том, что в экосистемах паразиты, населяющие популяцию данного вида хозяина, формируют компонентное сообщество

(component community) (Guégan et al., 2005; Русинек, 2007). Члены компонентных сообществ (паразиты и их хозяева) разных видов животных активно, но специфично взаимодействуют между собой на популяционном уровне (Poulin, 2001). В частности, автором было установлено, что компонентные сообщества паразитов амфибий и рептилий в среднем проявляют значимо ( $p < 0,01$ ) меньшую активность, т.е. меньшую скорость генерирования информации, чем компонентные сообщества паразитов рыб и птиц (Савинов, 2016). Но и на внутривидовом уровне дифференциация симбиотической активности в пределах популяций также происходит. Например, используя указанную выше методику оценки симбиотической активности (Савинов, 2015, 2016), мы обработали данные об экстенсивности инвазии популяций леща *Abramis brama* L. в трёх мезотрофных озерах Белое, Кубенское и Воже Вологодской области (Шабунин, Радченко, 2012). Наши расчеты показали, что в озёрах Кубенское и Белое (подвергающихся значительному антропогенному воздействию) популяции леща проявляют сходную симбиотическую активность, которая составляет  $0,93 \cdot 10^{-7}$  и  $0,96 \cdot 10^{-7}$  бит/сек соответственно, а в озере Воже (удалённого от центров хозяйственной деятельности и слабо затронутого рыбным промыслом) данная активность в несколько раз ниже — всего  $0,25 \cdot 10^{-7}$  бит/сек. Очевидно, эти показатели активности отражают внутривидовую дифференциацию леща по степени уязвимости его популяций для паразитов.

## ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ И ПРОБЛЕМА АДАПТАЦИИ

Суслов В. В., Пономаренко М. П., Рассказов Д. А.

Институт цитологии и генетики СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: valya@bionet.nsc.ru

Гомологические ряды (ГР) и их замыкание в циклы — итог эволюции признака в ограниченном пространстве возможностей (ОПВ). ОПВ формируются на разных уровнях организации живого: от популяционно-ценотического и организменного до последовательностей биополимеров. Ненулевая вероятность неоднократного полного перебора ОПВ



не позволяет считать эволюцию в нём конвергентной или дивергентной. Дивергентно-конвергентный цикл, как всякая дарвинова эволюция, индетерминирован: логично предположить, что направление перебора меняется со сменой вектора отбора, что может привести к смене конвергенции и дивергенции и оставить (а может и нет) пустые места ОПВ — нереализованные в эволюции признаки. Та же смена может создать ОПВ, разрушить или изменить его размер или число ограничивающих параметров, в итоге ведя к отсутствию ГР у данных филумов. Непредсказуемость и смены, и её результатов снижает эвристическую ценность законов ГР. Так из букета этих законов — ГР для признаков одно- (Вавилов; *a*) и разновременных (Соболев, Коп; *b*) филумов, ГР нормы и патологии (Кренке; *c*), ГР экспрессии признаков в пространстве организма (универсальные блоки Уголева; *d*) — в текущем синтезе нашли место лишь ГР онто- и филогенеза (Мюллера-Геккеля и Бэра; *e*) и ГР Ламарка (*f* — адаптивные модификации и мутации), так как для них выявлены механизмы формирования, ограничения и гибели ОПВ: песочные часы эмбриогенеза с максимумом летальности мутаций в филотипической стадии (*e*) и генокопирование модификаций (*f*) по Турессону или Шмальгаузену-Лукину. Ряд законов ГР не рассматриваются как таковые, так как предсказывают лишь неизбежность смены ограничивающих параметров при переборе ОПВ (*g* — цикл «инадаптация↔анадаптация» Ковалевского, *h* — принцип Холдейна-Семовского: рост адаптации организма по одному параметру идёт за счёт ослабления адаптаций по другим параметрам, *i* — эволюция в генной сети с обратной связью в «цикле эволюционных качелей» Колчанова-Суслова), но не размера ОПВ: в пределе большое ОПВ позволяет абстрагироваться от него, описывая перебор как линейную эволюцию (инадаптация→эвадация по Расницину вместо *g*). По сути законы *a-d*, *g*, *h* работают с ОПВ, не рассматривая их собственных закономерностей эволюции, кроме филогенетического запрета (ФЗ).

Связываясь с белком TBP, сайт ТАТА-бокс запускает транскрипцию гена. Web-сервисом SNP\_TATA\_Comparator *in silico* исследовано TBP\ТАТА-сродство ТАТА-боксов, различных по консенсусу и по флангам, и композиционные элементы (КЭ) из ТАТА-боксов, перекрывающих фланги другого регуляторного сайта (РС), причём нормальной экспрессии облигатно нужны оба. Показано: мутации флангов и консенсуса ТАТА-бокса

взаимокомпенсируются по ТВР\ТАТА-сродству, приводя к идентичным уровням экспрессии. Иначе негомологичные мутации флангов придают четкоконсенсусным ТАТА-боксам гомологическое — по ТВР\ТАТА-сродству и уровню экспрессии (а в ряде случаев — и по норме реакции экспрессии, если эксперимент позволял её мерить) — сходство с ТАТА-несодержащими аналогами (наоборот — у нечеткоконсенсусных ТАТА-боксов). Гомологичное — по последовательностям — сходство при этом терялось, но в двумерном ОПВ «ТАТА-содержащие\ТАТА-несодержащие промоторы» наблюдалось расхождение двух пучков ГР, которое при меньшей выборке можно было принять за обычную дивергентную эволюцию. Для части КЭ выявлена та же закономерность — расхождение ГР из-за усиления вклада РС или ТАТА-бокса в экспрессию (остальные КЭ либо недостаточно исследованы экспериментально, либо ТАТА-бокс определял в них норму реакции экспрессии, а РС — конкретный уровень экспрессии в её рамках). *Очевидно, что при прочих равных условиях завися от мутабельности и функционального перекрывания признаков такая компенсаторная эволюция будет идти и в совершенно стабильной среде. Отсюда ГР — не периодическая система биологии, а тренд самоадаптации сложных биосистем к напряжённости своего адаптивного компромисса (АК), выраженного в облигатности и функциональном перекрывании признаков — безотносительно факторов пессимальности (ФП) среды, на парирование которых направлен АК.* Обобщая на другие случаи ГР признаков с высоким функциональным перекрыванием (коадаптивные замены биополимеров, цикл Гилярова-Симпсона, перекрест Абеля), получаем *правило расхождения/схождения ГР*: в системе из частей, аддитивно выполняющих общую функцию, чем сильнее функциональное перекрывание частей и больше их в системе, тем выше вероятность взаимной супрессии и ниже — сохранения общего единого (вавилонского) пучка ГР по таким системам. В пределе это ведёт к утрате гомологического сходства — каждый ГР расходится и представлен одним филумом. Отбор против функционального перекрывания прекратит расхождение ГР (классические ГР Вавилова). Чем больше времени расходятся ГР, чем больше в них частей и чем ниже облигатность каждой части, тем вероятнее утрата частей (расхождение ГР), однако обеднение ГР вызовет их схождение. Отсутствие ГР и пустые места в ГР не обязательно связаны с ФЗ и сменой условий среды, а, напротив, могут быть

связаны с самоадаптацией биосистем в стабильной среде.

Интересный случай самоадаптации не морфологических, а физиологических признаков — парфорсная эволюция, *адаптация к собственному стрессу*, а не к среде, чьи ФП не тестеры, а стресс-релизеры. Под дилеммой Холдейна малой популяции проще изменить (пролонгация фазы перекрестной резистентности, купирование дистресса) течение стресса селекцией небольшой группы его генов, чем тестировать все мутации генома. Тем более стресс временно угащает многие генные сети, *in situ* ограничивая ОПВ своими генами — неспецифически адаптивными и тестированными ранее в филогенезе (i). Усталость — интерференция в генных сетях стресса и его obsługi (домашнее хозяйство не устаёт) — развиваясь задолго до исчерпания ресурсов организма (такое исчерпание — утомление), позволяет оценить опасность дальнейшего пребывания под ФП даже без (пре)адаптированных рецепторов к нему и т.о. оценить напряженность АК *in situ* самому организму (*par force* — через силу). Т.о. i и ii вносят в эволюцию элемент прогноза, не предусмотренный СТЭ, *причем элемент самоадаптации будет в любой адаптации, если среда вызывает стресс*. Адаптация к пролонгации стресса, как и превентивнозащитный уход в комфортные рефугии, маневр между ними, перманентное создание таковых в онтогенезе равносильны снижению функционального перекрытия за счёт шунта (стрессового или экологического), выводя АК из-под принципа Холдейна-Семовского. Что объясняет исключения из него (инадаптивный филум осваивает пессимальную среду успешнее анадаптивного) и накладывает ещё одно ограничение на ГР, где пустые места могут быть следствием не ФЗ, а стрессового или экологического шунта (не формировать структурные адаптации, а терпеть или превентивно избегать ФП).

**ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ  
В ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ У СЕВЕРНОГО  
МОРСКОГО КОТИКА (*Callorhinus ursinus*),  
АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*Neovison vison*)  
И СОБОЛЯ (*Martes zibellina*)**

**Чернова И. Е.<sup>1</sup>, Максимова Л. В.<sup>1</sup>, Фомин С. В.<sup>2</sup>,  
Фомина Н. С.<sup>2</sup>, Трапезов О. В.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Федеральное государственное унитарное предприятие  
«Русский соболь», Россия, Московская область, 141214

<sup>2</sup> Государственный природный биосферный заповедник  
«Командорский» им. С. В. Маракова, Россия, Камчатский край,  
Алеутский район, с. Никольское, 684500

<sup>3</sup> Институт цитологии и генетики СО РАН,  
Россия, Новосибирск, 630090  
E-mail: achernova57@mail.ru

Одинаковые окрасочные aberrации у северного морского котика, американской норки и соболя не представляют собой уникальное явление, свойственное только данным видам. Параллелизмы в aberrативной изменчивости в окраске представляет собой всеобщий процесс. Так, материалы, накопленные в фондах Дарвиновского музея, показывают, что есть чёрный волк, чёрная рысь и чёрный заяц, и, наоборот — белые ворон, баклан, павлин, ёж.

Сразу же, вспоминается параграф «Конвергенция признаков» в дарвиновском «Происхождении...»: *«Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально заметно между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полной идентичности всей их организации»*. И далее в 5 главе, разбирая законы вариации, Дарвин продолжает: *«Различные виды представляют аналогичные вариации, вследствие чего разновидность какого-либо вида нередко приобретает признак, свойственный родственному виду...»* (Дарвин, 1991, С. 114, 136, 137).

И всё же, со времён Ч. Дарвина концепция гомологии, хотя и составляет центральную часть эволюционной и сравнительной биологии,

её точное определение, несмотря на множество её интерпретаций, крайне противоречиво (de Beer, 1971; Abouheif, 1997; Wagner, 2007; Sommer, 2008). Более того, наличие фенотипического параллелизма, казалось бы, противоречит дарвиновскому положению о неопределённой изменчивости, что и послужило в своё время основой для формирования номогенетического толкования эволюции. Достаточно вспомнить хорошо известное выражение автора эволюции на основе закономерностей географа Л. С. Берга о том, что *«своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей работе»* (Берг. 1977, С. 224).

Как следует интерпретировать фенотипическое сходство в аберрациях окраски у представителей трёх совершенно разных таксонов: северных морских котиков, американских норок и соболей? На первый взгляд это зримое сходство побуждает апеллировать к закону гомологических рядов в наследственной изменчивости, который Н. И. Вавилов доложил в 1920 г. на III Всероссийском съезде селекционеров в Саратов. В решении съезда было сказано: *«Н. И. Вавилов заметил удивительную повторяемость или периодичность признаков в различных группах или рядах растительного мира, которая даёт возможность предсказывать существование неизвестных ещё форм наподобие того, как периодическая система Менделеева давала возможность предсказывать существование неизвестных элементов»*.

Эту оценку Вавилова необходимо вспомнить именно сейчас, когда современные приверженцы номогенетических толкований эволюции склонны рассматривать новейшие, действительно впечатляющие, достижения молекулярной эволюции как долгожданное «прямое» доказательство правоты номогенеза, вновь апеллируя к закону Вавилова. Но сложность механизмов, лежащих в основе параллелизмов изменчивости, продолжает приводить к неоднозначности в филогенетических построениях. Одним из наглядных примеров такой сложности могут быть современные работы по поискам и картированию главных генов количественных признаков, в которых достаточно часто обнаруживается, что одинаковое проявление одного и того же признака может быть обусловлено полиморфизмом разного набора главных («критических») для этого признака генов (Sinha *et al.*, 2006). Несмотря на развитие методов молекулярной генетики, до сих пор не удалось количественно описать парал-

лельные замены на молекулярном уровне (Wolf *et al.*, 2002, Snel *et al.*, 2005). Возможно ли, истолковывать феномен параллелизма-изоморфизма в абберациях окраски у представителей трёх разных таксонов (северных морских котиков, норок и соболей) без анализа их адаптивной ценности? Вряд ли, — ведь любое проявление такого характера изменчивости (кстати, как и любой другой изменчивости), проходит оценку на адаптивность естественным отбором.

Внешнее сходство в абберациях окраски у северных морских котиков, американских норок и соболей не дает оснований (без молекулярно-генетического анализа) судить о сходстве генотипического порядка, — его можно отнести к разряду изоморфизма. Но в то же время, исходя из поразительного сходства в фенотипической изменчивости по абберациям окраски, у рассматриваемых трёх видов достаточно далёких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, попадающей под давление сходного канала отбора.

В чём идентичность условий существования северного морского котика в сравнении с норками и соболями, попавшими в условия клеточного заточения? В том, что все три вида в своей истории, внезапно по эволюционным меркам, оказавшись на расстоянии вытянутой руки человека, подверглись беспрецедентному давлению антропогенного стресса. По существу они оказались втянутыми в один и тот же канал отбора, а конкретно, — на способность не только выживать, но и давать потомство в условиях стрессирующей антропогенной среды. То есть, речь идёт о сходной наследственно детерминируемой, канализируемой изменчивости фенотипов — изменчивости в определённом канале отбора, когда в ряду поколений в одном и том же направлении реорганизуются гормональные регуляционные механизмы, нейрохимические механизмы головного мозга, возникают одни и те же морфологические и физиологические изменения.

Можно говорить наряду со спецификой разных видов о присутствии у них «генов стрессоустойчивости», замаркированных сходными абберантными окрасками.

## СПИСОК УЧАСТНИКОВ КОНФЕРЕНЦИИ (авторов для переписки):

<b>Searle Jeremy B.</b> .....	33
prof., Cornell University, Ithaca USA, jeremy.searle@cornell.edu	
<b>Авруцкая Татьяна Борисовна</b> .....	536
с.н.с., ИОГен РАН, Москва, tata221151@mail.ru	
<b>Адамова Валерия Владиславовна</b> .....	188, 288
м.н.с., НИУ БелГУ, Белгород, vla3140@yandex.ru	
<b>Александрова Анна Александровна</b> .....	489
н.с., ГДМ, Москва, anialex@yandex.ru	
<b>Артемьева Елена Александровна</b> .....	113
д.б.н., доц., проф., УлГПУ, Ульяновск, hart5590@gmail.com	
<b>Астахова Ирина Сергеевна</b> .....	528
к.г-м.н., НГМ ИГ Коми, Сыктывкар, astakhova@geo.komisc.ru	
<b>Асылгужин Рафил Рифгатович</b> .....	291
к.и.н., с.н.с., ИСИРБ, Уфа, ufa1980@yandex.ru	
<b>Афанасьев Рафаил Александрович</b> .....	439
д.с.-х.н., проф., НИИ агрохимии, Москва, rafail-afanasev@mail.ru	
<b>Афанасьева Наталья Борисовна</b> .....	411
к.б.н., зав.каф., ЧГУ, Череповец, Вологодская обл., astnat@yandex.ru	
<b>Бабенко Владимир Григорьевич</b> .....	331
д.б.н., проф., МПГУ, Москва, alekto@aha.ru	
<b>Байкова Ирина Борисовна</b> .....	492
н.с., ММО, Калининград, irina.baykova@gmail.com	
<b>Баклушинская Ирина Юрьевна</b> .....	227
д.б.н., в.н.с., ИБР РАН, Москва, irina.bakl@gmail.com	
<b>Бардуков Николай Владимирович</b> .....	190
м.н.с., ВИЖ, пос. Дубровицы Моск. обл., bardukv-nikolajj@mail.ru	

<b>Барминцева Анна Евгеньевна</b> .....	231, 414, 430
с.н.с., ВНИРО, Москва, bae69@mail.ru	
<b>Баскевич Марина Исаковна</b> .....	61, 116
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, mbaskevich@mail.ru	
<b>Белкина Елена Геннадьевна</b> .....	405
асп., ИБР РАН, Москва, ellida69@mail.ru	
<b>Беньковская Галина Васильевна</b> .....	572
доц., в.н.с., ИБГ УНЦ РАН, Уфа, bengal2@yandex.ru	
<b>Богданов Юрий Фёдорович</b> .....	230, 269
д.б.н., г.н.с., проф., ИОГен РАН, Москва, yuri.bogdanov34@mail.ru	
<b>Богданович Игорь Александрович</b> .....	318
с.н.с., ИЗ НАНУ, Киев, bogdanovich55@gmail.com	
<b>Борисов Василий Борисович</b> .....	341, 368
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, v.borisov.sev@gmail.com	
<b>Бородин Павел Михайлович</b> .....	495
проф., зав.лаб., ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, borodin@bionet.nsc.ru	
<b>Брынцев Владимир Альбертович</b> .....	538
д.с-х.н., проф., зав.каф., МГТУ, Мытищи Моск. обл., bryntsev@mail.ru	
<b>Булатова Нина Шамильевна</b> .....	541, 564, 565
к.б.н., с.н.с., доц., ИПЭЭ РАН, Москва, ninbul@mail.ru	
<b>Буханов Сергей Владимирович</b> .....	121
асп., ИБР РАН, Москва, sergey-bukhanov@yandex.ru	
<b>Василегина Юлия Игоревна</b> .....	343
асп., Биофак МГУ, Москва, yulavas26@mail.ru	
<b>Васильев Алексей Геннадьевич</b> .....	64, 296
д.б.н., проф., зав.лаб., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, vag@ipae.uran.ru	
<b>Васильева Анна Борисовна</b> .....	345
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, vassil.anna@gmail.com	
<b>Васильева Екатерина Денисовна</b> .....	67, 231
д.б.н., в.н.с., ЗММУ, Москва, vas_katerina@mail.ru	



<b>Васильева Ирина Антоновна</b> .....	64, 296
д.б.н., в.н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, via@ipae.uran.ru	
<b>Васильева Татьяна Владимировна</b> .....	191
н.с., ФНЦБ ДВО РАН, Владивосток, tatjana_4891@mail.ru	
<b>Веденина Варвара Юрьевна</b> .....	124, 405
д.б.н., зав.лаб., ИППИ РАН, Москва, v_vedenina@mail.ru	
<b>Вергун Андрей Александрович</b> .....	144, 193
к.б.н., доц., МПГУ, Москва, vermand@mail.ru	
<b>Вишнякова Маргарита Афанасьевна</b> .....	543
д.б.н., проф., ВИР, Санкт-Петербург, m.vishnyakova.vir@gmail.ru	
<b>Волкова Наталья Вадимовна</b> .....	299
м.н.с., ПИН РАН, Москва, nvolkova@paleo.ru	
<b>Волынкин Владимир Александрович</b> .....	125
д.с.-х.н., проф., г.н.с., НИВиВ, Ялта, volynkin@ukr.net	
<b>Галицкий Валерий Викторович</b> .....	371
к.т.н., доц., в.н.с., ИФХиБПП, Пущино, Московская обл., galvv@rambler.ru	
<b>Гасилин Вячеслав Владимирович</b> .....	441
с.н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, GasilinV@yandex.ru	
<b>Гимранов Дмитрий Олегович</b> .....	320
к.б.н., н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, djulfa250@rambler.ru	
<b>Гирнык Анастасия Евгеньевна</b> .....	193
асп., ИБГ РАН, Москва, nasstenochka@mail.ru	
<b>Глазко Валерий Иванович</b> .....	544
д.б.н., проф., РГАУ-МСХА, Москва, vigvalery@gmail.com	
<b>Голованов Владимир Константинович</b> .....	374
д.б.н., в.н.с., ИБВВ, п. Борок, Ярославская обл., vkgolovan@mail.ru	
<b>Гохман Владимир Евсеевич</b> .....	234
д.б.н., в.н.с., БС МГУ, Москва, vegokhman@hotmail.com	
<b>Григорьева Ольга Олеговна</b> .....	237
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, grig_forever@mail.ru	

<b>Гризанова Екатерина Валерьевна</b> .....	162, 575, 581
к.б.н., в.н.с., НГАУ, Новосибирск, Katalasa_2006@yahoo.com	
<b>Гришаева Татьяна Михайловна</b> .....	230, 269
к.б.н., с.н.с., ИОГен РАН, Москва, grishaeva@vigg.ru	
<b>Громов Владимир Степанович</b> .....	377
д.б.н., в.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, vsgromov@mail.ru	
<b>Гулимова Виктория Игоревна</b> .....	195
к.б.н., с.н.с., НИИМЧ, Москва, gulimova@yandex.ru	
<b>Гуляев Андрей Сергеевич</b> .....	271
к.б.н., н.с., ИБГ РАН, Москва, guliaev@genebiology.ru	
<b>Гунбин Константин Владимирович</b> .....	239
к.б.н., с.н.с., ИЦИГ СО РАН, Новосибирск, genkvg@bionet.nsc.ru	
<b>Гуреева Анна Владимировна</b> .....	128
н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, anngureeva@gmail.com	
<b>Дгебуадзе Юрий Юлианович</b> .....	158
акад., проф., зав.лаб., ИПЭЭ РАН, Москва, dgebuadze@sevin.ru	
<b>Деяшин Михаил Михайлович</b> .....	443
н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, DevjashinM@yandex.ru	
<b>Десницкий Алексей Григорьевич</b> .....	348
д.б.н., проф., Биофак СПбГУ, Санкт-Петербург, adesnitskiy@mail.ru	
<b>Дмитриев Петр Петрович</b> .....	418
к.б.н., с.н.с., Биофак МГУ, Москва, ppd@pisem.net	
<b>Дмитриева Анастасия Сергеевна</b> .....	578
студ., Биофак МГУ, Москва, dmnastya89@mail.ru	
<b>Доцев Арсен Владимирович</b> .....	159
к.б.н., в.н.с., ВИЖ, пос. Дубровицы Моск. обл., asnd@mail.ru	
<b>Драгавцев Виктор Александрович</b> .....	546
д.б.н., акад., г.н.с., АИ, Санкт-Петербург, dravial@mail.ru	
<b>Друзьяка Алексей Валерьевич</b> .....	379
к.б.н., н.с., ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, decartez@gmail.com	

<b>Дубовский Иван Михайлович</b> .....	162, 575, 581
д.б.н., зав.лаб., ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, dubovskiy2000@yahoo.com	
<b>Дудников Александр Юрьевич</b> .....	163
к.б.н., с.н.с., ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, dudnikov@bionet.nsc.ru	
<b>Евтеев Андрей Алексеевич</b> .....	34
с.н.с., к.б.н., Музей антропологии МГУ, Москва, evteandr@gmail.com	
<b>Елина Ольга Юрьевна</b> .....	458
к.б.н., д.и.н., г.н.с., ИИЕТ РАН, Москва, olga.elina25@gmail.com	
<b>Ерофеева Екатерина Владимировна</b> .....	197
РГАУ-МСХА, Москва, canis92@mail.ru	
<b>Животовский Лев Анатольевич</b> .....	37
проф., зав.лаб., ИОГен РАН, Москва, levazh@gmail.com	
<b>Журавлёв Андрей Юрьевич</b> .....	40
д.б.н., Биофак МГУ, Москва, ayzhur@mail.ru	
<b>Захаренко Людмила Павловна</b> .....	130
к.б.н., доц., с.н.с., ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, zakharlp@bionet.nsc.ru	
<b>Зеленков Никита Владимирович</b> .....	41, 421
к.б.н., ПИН РАН, Москва, nikita.zelenkov@gmail.com	
<b>Землемерова Елена Дмитриевна</b> .....	131
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, zemlemerovalena@ya.ru	
<b>Зимин Андрей Антонович</b> .....	274
к.б.н., с.н.с., ИБФМ РАН, Пущино, Московская обл., zimin@ibpm.pushchino.ru	
<b>Зорина Зоя Александровна</b> .....	43
д.б.н., проф., зав.лаб., Биофак МГУ, Москва, zorina_z.a@mail.ru	
<b>Зубкова Екатерина Николаевна</b> .....	301
н.с.каф.зоол.позв., Биофак МГУ, Москва, sivalik@mail.ru	
<b>Иванцов Андрей Юрьевич</b> .....	531
к. г.-м.н., с.н.с., ПИН РАН, Москва, ivancov@paleo.ru	
<b>Ивницкий Сергей Борисович</b> .....	207, 578
к.б.н., доц., Биофак МГУ, Москва, ivnitsky@mail.ru	

<b>Илинский Юрий Юрьевич</b> .....	243
к.б.н., с.н.с., ИЦИГ СО РАН, Новосибирск, paulee@bionet.nsc.ru	
<b>Имекина Дарья Олеговна</b> .....	277
асп., КГУ, Кемерово, dolinina_1993@mail.ru	
<b>Инге-Вечтомов Сергей Георгиевич</b> .....	46
акад., СПб ф. ИОГен, Санкт-Петербург, ingevechtomov@gmail.com	
<b>Кадукова Елена Михайловна</b> .....	198
с.н.с., ИРБ НАНБ, Гомель, Беларусь, helen.kad@mail.ru	
<b>Казанский Александр Борисович</b> .....	588
к.б.н., с.н.с., ИЭФБ РАН, Санкт-Петербург, kazansky.a@yandex.ru	
<b>Капитанова Дарья Викторовна</b> .....	76, 341
к.б.н., н.с., ИБР РАН, Москва, daryakapitanova@gmail.com	
<b>Карбышева Елена Алексеевна</b> .....	290
к.б.н., в.н.с., Биофак МГУ, Москва, karbisheva@mail.ru	
<b>Каренина Карина Андреевна</b> .....	408
к.б.н., м.н.с., Биофак СПбГУ, Санкт-Петербург, angil_1305@mail.ru	
<b>Каштанов Сергей Николаевич</b> .....	136
к.б.н., в.н.с., ИОГен РАН, Москва, snkashtanov@mail.ru	
<b>Ковалёва Ирина Михайловна</b> .....	304
к.б.н., с.н.с., ИЗ НАНУ, Киев, irakov2008@ukr.net	
<b>Козлова Марианна Сергеевна</b> .....	482
к.б.н., в.н.с., ИИЕТ РАН, Москва, mariannakozlova@yandex.ru	
<b>Колесникова Татьяна Дмитриевна</b> .....	245
к.б.н., в.н.с., ИМКБ СО РАН, Новосибирск, trotsenko@mcb.nsc.ru	
<b>Колчинский Эдуард Израилевич</b> .....	46, 461
проф., дир., СПб ф. ИИЕТ, Санкт-Петербург, ekolchinsky@yandex.ru	
<b>Конашев Михаил Борисович</b> .....	486
г.н.с., СПб ф. ИИЕТ, Санкт-Петербург, mbkonashev@mail.ru	
<b>Кондакова Екатерина Александровна</b> .....	351
н.с., Биофак СПбГУ, Санкт-Петербург, katekondakova1989@gmail.com	

<b>Кондорский Борис Михайлович</b> .....	423, 589
к.б.н., НПФ «Синбиас», Донецк (ДНР-Украина), bmkbox@mail.ru	
<b>Костин Данила Сергеевич</b> .....	78, 142
м.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, ds.kostin@yandex.ru	
<b>Кропачева Юлия Эвальдовна</b> .....	446
к.б.н., н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, kropachevaje@yandex.ru	
<b>Кубасова Татьяна Сергеевна</b> .....	505
к.б.н., зам. дир. по НИР, ГБУК ГДМ, Москва, tathtub@darwinmuseum.ru	
<b>Кузин Иван Александрович</b> .....	464
преп., НИУ ВШЭ, Москва, ikuzin@hse.ru	
<b>Кузнецов Александр Николаевич</b> .....	549
д.б.н., ЗММУ, Москва, sasakuzn@mail.ru	
<b>Кузнецова Екатерина Владимировна</b> .....	138
м.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, kuznetsovaekvl@gmail.com	
<b>Куликова Марина Владимировна</b> .....	510
к.б.н., ученый секретарь ГБУК г. Москвы ГБМТ, marina@gbmt.ru	
<b>Купцов Павел Андреевич</b> .....	382, 393
к.б.н., в.н.с., Биофак МГУ, Москва, kuptsov.pavel@gmail.com	
<b>Курсанова Татьяна Андреевна</b> .....	551
к.б.н., с.н.с., ИИЕТ РАН, Москва, kursanovata@mail.ru	
<b>Лавренченко Леонид Александрович</b> .....	78, 80, 142
д.б.н., зав.лаб., ИПЭЭ РАН, Москва, llavrenchenko@gmail.com	
<b>Лазебная Ирина Викторовна</b> .....	201
к.б.н., с.н.с., ИОГен РАН, Москва, Lazebnaya@mail.ru	
<b>Левенкова Елена Сергеевна</b> .....	280
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, e-leven@mail.ru	
<b>Макеева Вера Михайловна</b> .....	283
д.б.н., в.н.с., Музей Землеведения МГУ, Москва, vmmakeeva@yandex.ru	
<b>Максимова Ольга Викторовна</b> .....	204, 467
с.н.с., ИО РАН, Москва, ovmaximova@mail.ru	

<b>Малеева Юлия Владимировна</b> .....	73, 207
к.б.н., с.н.с., Биофак МГУ, Москва, yulya_maleeva@mail.ru	
<b>Малыгин Василий Михайлович</b> .....	140
к.б.н., доц., Биофак МГУ, Москва, vmalygin@yandex.ru	
<b>Мальцев Алексей Николаевич</b> .....	247
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, aleks.maltcev@gmail.com	
<b>Маслов Алексей Алексеевич</b> .....	384
асп., ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, random115@mail.ru	
<b>Матанцева Мария Валерьевна</b> .....	164, 209
к.б.н., н.с., ИБ КарНЦ, Петрозаводск, MariaMatantseva@gmail.com	
<b>Махров Александр Анатольевич</b> .....	83, 101
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, makhrov12@mail.ru	
<b>Медников Дмитрий Николаевич</b> .....	321
м.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, ranodon@yandex.ru	
<b>Мещерягина Светлана Галимзяновна</b> .....	167
ИЭРИЖ УрО РАН, Екатеринбург, mesheryagina.sweta@yandex.ru	
<b>Мещерякова Екатерина Николаевна</b> .....	338
к.б.н., с.н.с., ИБПС ДВО РАН, Магадан, katusha@ibpn.ru	
<b>Мина Михаил Валентинович</b> .....	50
д.б.н., в.н.с., ИБР РАН, Москва, mvmina@bk.ru	
<b>Миронова Татьяна Александровна</b> .....	61, 142
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, talmir84@mail.ru	
<b>Михайлов Контантин Евгеньевич</b> .....	86, 592
к.б.н., с.н.с., ПИН РАН, Москва, mikhailov@paleo.ru	
<b>Михайлова Наталья Евгеньевна</b> .....	518
к.б.н., зав.отд., ГБУК ГДМ, Москва, natmikh@darwin.museum.ru	
<b>Можаровская Людмила Валентиновна</b> .....	250
м.н.с., ИБГ РАН, Москва, milamozh@yandex.ru	
<b>Молошников Сергей Владимирович</b> .....	325
к.г.-м.н., с.н.с., Муз. Землевед. МГУ, Москва, molsergey@rambler.ru	

<b>Мосягина Асия Рашитовна</b> .....	427
к.б.н., зав.отд., Эколог. центр, Нижний Новгород, asya.mosyagina@gmail.com	
<b>Мудрик Елена Анатольевна</b> .....	253
с.н.с., к.б.н., ИОГен РАН, Москва, mudrik@vigg.ru	
<b>Мюге Николай Сергеевич</b> .....	87, 231, 414, 430, 452
д.б.н., зав.лаб., ВНИРО, Москва, muge@mail.ru	
<b>Наджафова Рена Сергеевна</b> .....	565
к.б.н, н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, renan8@yahoo.com	
<b>Наточин Юрий Викторович</b> .....	554
акад., ИЭФБ РАН, Санкт-Петербург, natochin1@mail.ru	
<b>Николаева Анна Михайловна</b> .....	470
к.б.н., с.н.с., ОБГПЗ, Рязань, nikolaeva.2005@mail.ru	
<b>Никольский Александр Александрович</b> .....	170
д.б.н., проф., РУДН, Москва, bobak@list.ru	
<b>Овчинникова Наталья Феликсовна</b> .....	88
н.с., ИЛ СО РАН, Красноярск, nf_2004@mail.ru	
<b>Олейник Алла Геннадьевна</b> .....	92, 149, 255
д.б.н., с.н.с., ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, alla_oleinik@mail.ru	
<b>Орлов Алексей Маркович</b> .....	176, 212, 476, 452
д.б.н., зав.лаб., ВНИРО, Москва, orlov@vniro.ru	
<b>Орлов Виктор Николаевич</b> .....	95, 276
д.б.н., проф., зав.лаб., ИПЭЭ РАН, Москва, orlovvic@yandex.ru	
<b>Орлова Светлана Юрьевна</b> .....	176, 212, 476, 452
к.б.н., с.н.с., ВНИРО, Москва, kordicheva@rambler.ru	
<b>Павленко Марина Владимировна</b> .....	98, 185, 216
к.б.н., с.н.с., ФНЦБ ДВО РАН, Владивосток, mv_pavlenko@mail.ru	
<b>Павлова Светлана Владимировна</b> .....	111, 564, 565, 566, 568, 570
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, svetpavlova@yandex.ru	
<b>Пантелеева София Николаевна</b> .....	57, 384, 387
к.б.н., с.н.с., ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, psofia@mail.ru	

<b>Панченко Павел Львович</b> .....	584
студ., Биофак МГУ, Москва, 15Panha@rambler.ru	
<b>Пикуленко Марина Маилловна</b> .....	519
к.б.н., с.н.с., МЗ МГУ, Москва, pikulenkomarina@mail.ru	
<b>Пластеева Наталья Алексеевна</b> .....	455
н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, natalya-plasteeva@yandex.ru	
<b>Плескачева Марина Григорьевна</b> .....	382, 393
к.б.н., доц., в.н.с., Биофак МГУ, Москва, mpleskacheva@yandex.ru	
<b>Поздняков Александр Александрович</b> .....	472
к.б.н., с.н.с., ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, pozdnyakov@eco.nsc.ru	
<b>Полетаева Инга Игоревна</b> .....	390
д.б.н., в.н.с., Биофак МГУ, Москва, ingapoletaeva@mail.ru	
<b>Поплавская Наталья Сергеевна</b> .....	180
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, nata.poplavskaja@gmail.com	
<b>Поташникова Екатерина Владимировна</b> .....	147
асп., м.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, potashnikova.k@gmail.com	
<b>Праздников Денис Владимирович</b> .....	354
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, pdvfish3409@rambler.ru	
<b>Примак Андрей Александрович</b> .....	182
н.с., ИБПС ДВО РАН, Магадан, primak@ibpn.ru	
<b>Раменская Муза Евгеньевна</b> .....	475, 561
н.с., Геогрфак МГУ, Москва, ramuza@yandex.ru	
<b>Распопова Александра Андреевна</b> .....	568
м.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, sunny1980@bk.ru	
<b>Резникова Жанна Ильинична</b> .....	57, 384, 387
д.б.н., проф., зав.лаб., ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, zhanna@reznikova.net	
<b>Ринчен Барсболд</b> .....	295
акад., ИПГ МАН, Уланбатор, maspaleo@gmail.com	
<b>Розенфельд Софья Борисовна</b> .....	431
к.б.н., н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, rozenfeldbro@mail.ru	



<b>Рольский Алексей Юрьевич</b> .....	101
к.б.н., н.с., ПИНРО, Мурманск, rolskii@list.ru	
<b>Романова Елена Борисовна</b> .....	219
проф., ННГУ, Нижний Новгород, romanova@ibbm.unn.ru	
<b>Рослик Галина Владимировна</b> .....	222
н.с., ФНЦБ ДВО РАН, Владивосток, roslik_g@mail.ru	
<b>Рубцов Александр Сергеевич</b> .....	594
к.б.н., зав.отд., ГБУК ГДМ, Москва, alexrub@darwinmuseum.ru	
<b>Савинов Александр Борисович</b> .....	597
к.б.н., доц., ННГУ, Нижний Новгород, sabcor@mail.ru	
<b>Северцов Алексей Сергеевич</b> .....	53, 434
д.б.н., проф., Биофак МГУ, Москва, asevertsov@yandex.ru	
<b>Сизова Татьяна Викторовна</b> .....	287
н.с., ИОГен РАН, Москва, olonare@mail.ru	
<b>Скрипченко Елена Владимировна</b> .....	328
н.с., ИЗ НАНУ, Киев, 9734oeva@gmail.com	
<b>Скурихина Любовь Андреевна</b> .....	92, 149
к.б.н., с.н.с., ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, skurikhina@gmail.com	
<b>Смирнов Николай Георгиевич</b> .....	446, 478
чл.-кор., проф., г.н.с., ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, nsmirnov@ipae.uran.ru	
<b>Смирнова Анна Анатольевна</b> .....	396
к.б.н., в.н.с., Биофак МГУ, Москва, annsmirn1@gmail.com	
<b>Смирнова Мария Александровна</b> .....	436, 452
м.н.с., ВНИРО, Москва, masmirnova209@gmail.com	
<b>Снегин Эдуард Анатольевич</b> .....	288
д.б.н., доц., зав.лаб., НИУ БелГУ, Белгород, snegin@bsu.edu.ru	
<b>Спасская Наталья Николаевна</b> .....	399
к.б.н., уч.секр., ЗММУ, Москва, equusnns@mail.ru	
<b>Стамбровская Эмилия Викторовна</b> .....	534
зав.отд., ТКМ, Красноярский край, г. Дудинка, myosolis@list.ru	

<b>Стегний Владимир Николаевич</b> .....	105
д.б.н., проф., зав.каф., ТГУ, Томск, stegniy@res.tsu.ru	
<b>Суслов Валентин Владимирович</b> .....	239, 243, 600
н.с., ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, valya@bionet.nsc.ru	
<b>Суходольская Раиса Анатольевна</b> .....	224
с.н.с., ИПЭН АН РТ, Казань, ra5suh@rambler.ru	
<b>Схаляхо Роза Арамбиевна</b> .....	264, 291
к.б.н., с.н.с., МГНЦ РАМН, Москва, shalyaho.roza@yandex.ru	
<b>Трапезов Олег Васильевич</b> .....	585
д.б.н., зав.лаб., ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, trapezov@bionet.nsc.ru	
<b>Трускинов Эрнст Валентинович</b> .....	107
д.б.н., ВИР, Санкт-Петербург, truskinov@yandex.ru	
<b>Феоктистова Наталия Юрьевна</b> .....	128, 138, 152
д.б.н., уч.секр., ИПЭЭ РАН, Москва, feoktistovanyu@gmail.com	
<b>Филатова Ольга Александровна</b> .....	401
с.н.с., Биофак МГУ, Москва, alazorro@gmail.com	
<b>Фрисман Любовь Васильевна</b> .....	185
д.б.н., г.н.с., ИКАРП ДВО РАН, Биробиджан, l.frisman@mail.ru	
<b>Харченко Виктория Евгеньевна</b> .....	334
доцент, ЛНАУ, Луганск, ЛНР, viktoriakharchenko@rambler.ru	
<b>Цветкова Наталья Владимировна</b> .....	155
н.с., Биофак СПбГУ, Санкт-Петербург, ntsvetkova@mail.ru	
<b>Цессарский Алексей Альбертович</b> .....	359
н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, sturiones@gmail.com	
<b>Черепанов Геннадий Олегович</b> .....	311
д.б.н., проф., зав.каф., Биофак СПбГУ, Санкт-Петербург, cherepanov-go@mail.ru	
<b>Черненко Виктория Викторовна</b> .....	525
к.г.-м.н., в.н.с., ГГМ РАН, Москва, v.chernenko@sgm.ru	
<b>Чернова Ольга Федоровна</b> .....	361
д.б.н., зав.лаб., ИПЭЭ РАН, Москва, chernova@sevin.ru	

<b>Чубур Артур Артурович</b> .....	335
к.и.н., проф., БГУ, Брянск, fennecfox66@gmail.com	
<b>Шереметьева Ирина Николаевна</b> .....	109, 185, 191
к.б.н., с.н.с., ФНЦБ ДВО РАН, Владивосток, sheremet76@yandex.ru	
<b>Шефтель Борис Ильич</b> .....	569, 570
к.б.н., с.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, borissheftel@yahoo.com	
<b>Шишкин Михаил Александрович</b> .....	364
д.б.н., г.н.с., ПИН РАН, Москва, shishkin@paleo.ru	
<b>Шурупова Яна Андреевна</b> .....	314
асп., Биофак МГУ, Москва, shurupova.ya@yandex.ru	
<b>Щербаков Дмитрий Юрьевич</b> .....	258, 334
д.б.н., зав.лаб., ЛИ СО РАН, Иркутск, sherb@lin.irk.ru	
<b>Щипанов Николай Александрович</b> .....	111, 566, 570
д.б.н., в.н.с., ИПЭЭ РАН, Москва, shchipa@mail.ru	
<b>Юрьев Алексей Игоревич</b> .....	266
к.б.н., ПИН РАН, Москва, yuriev57@mail.ru	

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН  
Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН  
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН  
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова  
Кафедра высшей нервной деятельности МГУ им. М. В. Ломоносова  
Государственный Дарвиновский музей

**Материалы III Международной конференции  
СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ  
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ  
к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова  
и 110-летию со дня основания  
Государственного Дарвиновского музея**

**16-20 октября 2017 года**

Печать офсетная 250 экз.  
Составители: *Рубцов А. С., Кубасова Т. С.*  
Редакторы: *Трегуб Н. И., Кабанова Т. С.*  
Компьютерная вёрстка: *Цветков В. Э.*

Государственный Дарвиновский музей  
работает ежедневно с 10:00 до 18:00,  
кроме понедельника,  
последней пятницы каждого месяца и 1 января  
Выставочный комплекс по четвергам работает с 13:00 до 21:00

Адрес: 117292, г. Москва, ул. Вавилова, 57  
Тел.: (499) 783-22-53 (автоответчик)  
(499) 132-10-47 (экскурсионное бюро)  
E-mail: [info@darwinmuseum.ru](mailto:info@darwinmuseum.ru)  
**[www.darwinmuseum.ru](http://www.darwinmuseum.ru)**  
[www.facebook.com/darwinmuseum](http://www.facebook.com/darwinmuseum)  
[vk.com/darwin\\_museum](https://vk.com/darwin_museum)