

**Государственный Дарвиновский музей
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ**

Материалы конференции
Современные проблемы
биологической эволюции
к 100-летию Государственного Дарвиновского музея

17—20 сентября 2007
Москва

ББК 28.02
С 568

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17—20 сентября 2007, г. Москва. — М.: Изд-во ГДМ, 2007. — 325 с.

ББК 28.02

Редакторы: Рубцов А.С., Самохина И.Ю.
Корректор: Янова А.С.
Компьютерная вёрстка: Цветков В.Э.
Дизайн обложки: Ольшанский Д.В.

©ГДМ, 2007

Организационный комитет конференции

Председатель

Павлов Дмитрий Сергеевич академик, директор Института
проблем экологии и эволюции РАН

Сопредседатели:

Северцов Алексей Сергеевич д.б.н., профессор, зав.каф.
биологической эволюции
биологического факультета МГУ

Клюкина Анна Иосифовна кандидат культурологии, Заслуженный
работник культуры, директор
Государственного Дарвиновского музея

Члены организационного комитета:

Воробьева Эмилия Ивановна	академик РАН, ИПЭЭ РАН
Дгебуадзе Юрий Юлианович	чл.-корр. РАН, зам. директора ИПЭЭ РАН
Захаров-Гезехус Илья Артемьевич	чл.-корр. РАН, Институт генетики РАН
Агаджанян Александр Карэнович	д.б.н., ПИН РАН
Длусский Геннадий Михайлович	д.б.н., кафедра биологической эволюции МГУ
Захаров Анатолий Александрович	д.б.н., ИПЭЭ РАН
Мина Михил Валентинович	д.б.н., ИБР РАН
Орлов Виктор Николаевич	д.б.н., ИПЭЭ РАН
Расницын Александр Павлович	д.б.н., ПИН РАН
Рожнов Вячеслав Владимирович	д.б.н., зам. директора ИПЭЭ РАН
Савинецкий Аркадий Борисович	д.б.н., зам.директора ИПЭЭ РАН
Смирнов Сергей Васильевич	д.б.н., ИПЭЭ РАН
Краус Юлия Александровна	к.б.н., кафедра биологической эволюции МГУ
Шишкин Владимир Сергеевич	к.б.н., ИПЭЭ РАН

Секретариат:

Рубцов Александр Сергеевич	к.б.н., ГДМ
Феоктистова Наталья Юрьевна	к.б.н., ИПЭЭ РАН
Шубина Юлия Вадимовна	ученый секретарь ГДМ

Современные проблемы биологической эволюции

Руководители секций:

Макроэволюция и эволюция онтогенеза

акад. Воробьева Эмилия Ивановна
д.б.н. Агаджанян Александр Карэнович
д.б.н. Смирнов Сергей Васильевич

Микроэволюция и видообразование

чл.-корр. Дгебуадзе Юрий Юлианович
д.б.н. Мина Михаил Валентинович

Эволюционная генетика

чл.-корр. Захаров-Гезехус Илья Артемьевич
д.б.н. Орлов Виктор Николаевич

Эволюция поведения

д.б.н. Захаров Анатолий Алексанрович
д.б.н. Рожнов Вячеслав Владимирович

Эволюция сообществ

д.б.н. Савинецкий Аркадий Борисович

Теория эволюции: история и современность

проф. Северцов Алексей Сергеевич
д.б.н. Шишкин Владимир Сергеевич

Современные проблемы биологической эволюции (круглый стол)

д.б.н. Мирзоян Эдуард Николаев

Содержание

Пленарные доклады

Эволюция мейоза 18 <i>Богданов Ю.Ф.</i>	18
Гены, хромосомы и видообразование у млекопитающих 19 <i>Бородин П.М.</i>	19
Эволюция, дарвинизм и перспективы 20 <i>Воробьева Э.И.</i>	20
Морфологическое осмысливание теории естественного отбора 21 <i>Мамкаев Ю.В.</i>	21
Морфологическая диверсификация и видообразование у африканских усачей комплекса <i>Barbus intermedius</i> 23 <i>Мина М.В.</i>	23
К проблеме происхождения полета птиц: новый подход 24 <i>Курочкин Е.Н., Богданович И.А.</i>	24
Изоляция и отбор на рефугиальных этапах эволюции вида 26 <i>Орлов В.Н., Малашкин А.В.</i>	26
Причины и эволюционные последствия межвидовой гибридизации у птиц (на примере взаимоотношений двух видов овсянок: <i>Emberiza citrinella</i> , <i>E. leucosephala</i>) 28 <i>Панов Е.Н., Рубцов А.С.</i>	28
Становление ароморфоза 30 <i>Северцов А.С.</i>	30

Секция «МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА».

Устные сообщения

Филогенетические взаимоотношения и эволюция в мезозое и кайнозое группы семейств полужесткокрылых насекомых с ячеистой структурой покровов: <i>Tingidae</i> , <i>Vianaididae</i> , <i>Thaumastocoridae</i> , <i>Ignotingidae</i> (Heteroptera) 32 <i>Голуб В.Б., Попов Ю.А.</i>	32
Эволюция онтогенеза — от простейших к многоклеточным 34 <i>Довгаль И.В.</i>	34

Современные проблемы биологической эволюции

О возможности существования цебидных антропоморфов в палеонтологической летописи Южной Америки	36
<i>Каландадзе Н.Н., Соколов А.Ю.</i>	
Фауногенез ракообразных класса <i>Branchiopoda</i>	37
<i>Коровчинский Н.М.</i>	
« <i>Dinofelis</i> » (Felidae) — особое звено в эволюции хищных млекопитающих	38
<i>Лавров А.В., Потапова Е.Г.</i>	
Метаморфоз хордовых животных и эволюция механизмов его регуляции	40
<i>Смирнов С.В., Васильева А.Б.</i>	
Видообразование, эволюция и расселение липаровых рыб	42
<i>Чернова Н.В.</i>	
Стендовые доклады	
Эволюция формы и функции раковины Cephalopoda	45
<i>Бизиков В.А.</i>	
Механизмы эволюции рудиментов и атавизмов	47
<i>Дзевекин И.И., Гхазали М.А.</i>	
К вопросу о происхождении и эволюции злаков	49
<i>Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А.</i>	
Мутации, эмбриогенез и эволюция у млекопитающих	50
<i>Исакова Г.К.</i>	
Конвергенция и фенетические аналогии у соскребывателей в семействе Cyprinidae (Osteichthyes)	51
<i>Лёвин Б.А.</i>	
Эволюционное значение изменчивости меристических признаков, выявляемой при экспериментальном изменении темпов онтогенеза, на примере африканского усача <i>Labeobarbus intermedius</i> Rüppell, 1836 (Cyprinidae: Osteichthyes)	53
<i>Лёвин Б.А., Дзержинский К.Ф., Шкиль Ф.Н., Смирнов С.В.</i>	
Влияние отбора на характеристики жизненного цикла амфибий: оценки по данным многолетней динамики популяций	55
<i>Ляпков С.М.</i>	
Морфогенез конечностей семиреченского лягушкозуба (<i>Ranodon sibiricus</i>) и проблема происхождения конечностей тетрапод	57
<i>Медников Д.Н.</i>	

Содержание

Параллелизм оптических систем в эволюции стайных птиц 60 <i>Молодовский А.В.</i>	60
Эволюционные аспекты морфологического разнообразия сибирских мятликов (<i>Poa</i> L., Poaceae) 61 <i>Олонова М.В.</i>	61
Коллекции Сибирского палеонтологического научного центра Томского госуниверситета и их значение для понимания эволюции биосферы 63 <i>Подобина В.М., Пороховниченко Л.Г., Татьянин Г.М.</i>	63
Нелинейный анализ изменения структуры таксономического разнообразия ископаемых организмов в геологической истории 65 <i>Рубан Д.А.</i>	65
Механизмы адаптационной регуляции гастрюляции бесхвостых амфибий, обитающих в условиях антропогенного загрязнения водоемов 67 <i>Северцова Е.А.</i>	67
Молекулярная эволюция рода <i>Tribolodon</i> (Pisces: Cyprinidae) и ее связь с палеогеологическими событиями в северо-западной Пацифике 69 <i>Семина А.В., Полякова Н.Е.</i>	69
Развитие кожно—мышечного мешка в постэмбриогенезе планарий 70 <i>Чернышева А.О., Абросимова Ю.П.</i>	70
О судьбе филетической линии <i>Mammuthus</i> в бассейне верхней Десны 72 <i>Чубур А.А.</i>	72
Криптафинные таксоны являются маркерами сальтационных участков филогенетических схем 74 <i>Чупов В.С.</i>	74
Секция «МИКРОЭВОЛЮЦИЯ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ».	
Устные сообщения	
Формообразование у арктических гольцов <i>Salvelinus alpinus complex</i> (Salmoniformes, Salmonidae) Забайкалья 76 <i>Алексеев С.С., Байно Р., Гордеева Н.Г., Матвеев А.Н., Рейст Дж., Самусенок В.П., Смирин Э.М., Соколов А.А.</i>	76
Происхождение видов у моллюсков путем образования форм 77 <i>Анистратенко В.В.</i>	77
Пространственные взаимоотношения некоторых подвидов воробьинообразных Нижнего Приамурья как показатель микроэволюционных процессов 79 <i>Бабенко В.Г.</i>	79

Современные проблемы биологической эволюции

Феногенетическая изменчивость и эпигенетические основы формообразования	81
<i>Васильев А.Г.</i>	
Периферические популяции — эволюционные форпосты вида	83
Ивантер Э.В.	
«Взрыв» видообразования люмбрикулид (Lumbriculidae; Oligochaeta) в Байкале	85
<i>Кайгородова И.А., Ливенцева В.Г.</i>	
Млекопитающие Эфиопского нагорья как модель в эволюционных исследованиях	87
<i>Лавренченко Л.А.</i>	
Эпигенетические вариации жизненных стратегий микижи <i>Parasalmo mykiss</i> (Walb.)	89
<i>Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д.</i>	
Фотопериод Субарктики как фактор дифференциации популяций у воробьиных птиц	90
<i>Рыжановский В.Н.</i>	
Эволюционный стазис и прогрессивная эволюция	92
<i>Северцов А.С.</i>	
Конкуренция и кооперация как механизмы естественного отбора: краткий обзор проблемы	93
<i>Сурова Г.С.</i>	
Стендовые доклады	
Внутривидовая изменчивость и структура вида у гельминтов рыб	95
<i>Аникиева Л.В.</i>	
Филогенетический анализ двух форм серебряного карася <i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch) в дальневосточных водоемах	96
<i>Аналикова О.В.</i>	
Микроэволюция голубянки <i>Polyommatus icarus</i> Rott. (Lepidoptera, Lycaenidae)	98
<i>Артемьева Е.А.</i>	
Преобразование изменчивости количественных признаков под действием разных типов отбора в лабораторной популяции <i>Drosophila melanogaster</i>	100
<i>Багринцева Ю.А.</i>	
Освоение новых пищевых ресурсов в расселяющихся популяциях колорадского жука	101
<i>Беньковская Г.В.</i>	

Содержание

Исследование географической изменчивости <i>Harmonia axyridis</i> Pallas (Coleoptera, Coccinellidae) по комплексу морфологических признаков	103
<i>Блехман А.В.</i>	
Динамика популяционно-фенетической структуры на Северном Кавказе американского интродуцента — клопа платановая коритуха <i>Corythucha ciliata</i> Say (Heteroptera, Tingidae)	105
<i>Голуб В.Б., Калинин В.М., Котенев Е.С.</i>	
Внутривидовая дивергенция <i>Aegilops tauschii</i> Coss.: гены, морфология, экология, история	107
<i>Дудников А.Ю.</i>	
Косвенные последствия отбора и их роль в формировании популяционной изменчивости	108
<i>Ивницкий С.Б.</i>	
Основные векторы естественного отбора у птиц высокогорий как ответ на специфические факторы больших высот	110
<i>Ирисова Н.Л.</i>	
Влияние земной гравитации на формирование видовых различий среди рукокрылых	112
<i>Ковалева И.М.</i>	
Устойчивость и преобразования популяционных систем <i>Rana esculenta</i> complex	113
<i>Кравченко М.А.</i>	
Распределение вокальных диалектов и возможная гибридизация сибирской <i>Phylloscopus collybita tristis</i> и восточноевропейской <i>Phylloscopus collybita abietinus</i> теньковок в зоне вторичного контакта	115
<i>Марова И.М.</i>	
О микроэволюционных тенденциях в популяциях <i>Martes</i> на рубеже XX—XXI веков	117
<i>Монахов В.Г.</i>	
Пути адаптаций птиц отряда Соколообразных	119
<i>Павлов Ю.И., Жукова Л.А.</i>	
Роль адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации	121
<i>Потапова Е.Г.</i>	
Эволюционные аспекты фенетического разнообразия гольцов (род <i>Salvelinus</i>) Курильских островов. К горизонтальной процессуальной реконструкции микроэволюции	123
<i>Савватова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Пичугин М.Ю., Гриценко О.Ф.</i>	

Современные проблемы биологической эволюции

О диморфизме побегов у хвощей (*Equisetum* L. s.l.) и о биологии гетерофиадных видов в связи с эволюцией типового подрода 125
Скворцов В.Э.

Микроэволюция колорадского жука на Южном Урале 127
Удалов М.Б., Беньковская Г.В.

Специфика формирования популяций грача (*Corvus frugilegus* L.) в условиях антропогенной трансформации среды как отражение микроэволюционных процессов 129
Фадеева Е.О.

Особенности контактов между популяциями и близкородственными видами птиц в Байкальском регионе 131
Фефелов И.В.

Микроэволюционные процессы в островных популяциях дальневосточной полевки *Microtus fortis* Vshner, 1889: данные морфологического, кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов 133
Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Челомина Г.Н.

Секция «ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА».

Устные сообщения

Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования 136
Артамонова В.С., Махров А.А.

Интерпретация особенностей хромосомной эволюции у высших ракообразных озера Байкал на основе результатов компьютерного моделирования 138
Букин Ю.С., Натяганова А.В.

Мобильные генетические элементы и эволюция (на примере коротких ретропозонов) 140
Васецкий Н.С., Крамеров Д.А.

Гомологии и параллелизмы в эволюции кариотипа перепончатокрылых насекомых (*Hymenoptera*) 141
Гохман В.Е.

Молекулярная филогенетика и генетические подходы для оценки способов видообразования 143
Картавцев Ю.Ф.

Генетические и популяционные механизмы выживаемости и экологической устойчивости высших растений, находящихся на северной границе ареала 144
Лебедева О.Н., Титов А.Ф., Николаевская Т.С., Стафеева Е.Б.

Содержание

Молекулярная эволюция гольцов рода <i>Salvelinus</i> по данным PCR-RFLP–анализа митохондриальной ДНК	146
<i>Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А.</i>	
Биохимическая эволюция злаков (<i>Poaceae</i> Barnh.)	148
<i>Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А.</i>	
Оценка возможности применения гена, кодирующего фактор терминации трансляции eRF3, в качестве филогенетического маркера	150
<i>Тарасов О.В., Абрамсон Н.И., Журавлева Г.А.</i>	
Доместикация американской норки (<i>Mustela vison</i> Schreber, 1777) и гомологические ряды в наследственной изменчивости окраски мехового покрова	152
<i>Трапезов О.В.</i>	
Сравнительный анализ генетической изменчивости хомячков Кэмпбелла (<i>Phodopus campbelli</i>) и Роборовского (<i>Phodopus roborovskii</i>)	153
<i>Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г.</i>	
Интрогрессия чужеродных митотипов как следствие гипотезы «передового края» Годфрея Хьюитта: влияние гетерогаметности самцов или самок и соотношения полов в расселяющихся популяциях	155
<i>Формозов Н.А.</i>	
Аллозимная дифференциация и эволюция <i>Spermophilus</i> Палеарктики	157
<i>Фрисман Л.В., Кораблев В.П.</i>	
Стеновые доклады	
Микроэволюционные процессы в популяциях малой лесной (<i>Sylvaemus uralensis</i>) и полевой (<i>Apodemus agrarius</i>) мышей: данные частичного секвенирования гена цитохрома b мтДНК	159
<i>Атошкин Д.М., Челомина Г.Н., Богданов А.С.</i>	
Влияние селекции на частоту мутаций в нейтральных локусах в популяции <i>Salmonella typhimurium</i>	161
<i>Бабынин Э.В., Галактионова Д.А.</i>	
Исследование дифференциации и внутривидовых филогенетических связей у малой лесной мыши <i>Sylvaemus uralensis</i> методом inter-MIR-PCR	162
<i>Богданов А.С., Банникова А.А., Крамеров Д.А.</i>	
Сведения о распространении рас малой лесной мыши <i>Sylvaemus uralensis</i> на территории Зауралья и Западной Сибири	164
<i>Богданов А.С., Розанов Ю.М., Якименко В.В., Малькова М.Г.</i>	

Современные проблемы биологической эволюции

Потоки генов в структурированной одномерной популяции: математическое моделирование и реальные наблюдения на примере байкальских полихет вида <i>M. godlewskii</i>	166
<i>Букин Ю.С., Пудовкина Т.А.</i>	
Изменчивость фрагментов геномной ДНК в североевразийских популяциях <i>Drosophila melanogaster</i>	167
<i>Ваулин О.В., Захаров И.К.</i>	
Генетическая дифференциация двух форм седоголовой овсянки <i>Emberiza spodocephala</i> по данным RAPD PCR анализа	169
<i>Долгова О.В.</i>	
О межвидовой гибридизации сусликов (<i>Spermophilus</i>) Евразии	171
<i>Ермаков О.А.</i>	
Возможные механизмы образования Робертсоновских перестроек у бурозубки обыкновенной (<i>Sorex araneus</i>) и иберийской (<i>Sorex granarius</i>)	173
<i>Жданова Н.С., Минина Ю.М., Карамышева Т.В., Рубцов Н.Б.</i>	
Структура у млекопитающих консервативного района, представленного у человека хромосомой 17	175
<i>Жданова Н.С., Тарасова М.В., Прохорович М.А., Ларкин Д.М.</i>	
Коэволюция эндосимбионта <i>Wolbachia</i> и митохондриального генома <i>Drosophila melanogaster</i>	177
<i>Илинский Ю.Ю., Захаров И.К.</i>	
Молекулярные механизмы возникновения и эволюции В-хромосом саранчовых <i>Podisma sapporensis</i> и <i>P.kanoi</i>	178
<i>Карамышева Т.В., Рубцов Н.Б.</i>	
Мейоз у самцов тетраплоидной формы щиповок <i>Cobitis</i> из клонально-бисексуального комплекса р. Москвы	179
<i>Левенкова Е.С., Васильев В.П.</i>	
Молекулярные подходы для исследования роли комбинативной изменчивости и дивергенции популяций в микроэволюции фитопатогенных грибов	181
<i>Малеева Ю.В., Сколотнева Е.С., Лекомцева С.Н.</i>	
Генетическая структура природных популяций редкого реликтового вида <i>Aristolochia manshuriensis</i> (Aristolochiaceae)	183
<i>Наконечная О.В., Корень О.Г., Холина А.Б., Журавлев Ю.Н.</i>	
Биаллельный полиморфизм М129V-гена прионового белка человека PRNP	185
<i>Чубукова О.В., Никоноров Ю.М., Мустафина О.Е., Чемерис А.В.</i>	

Содержание

Популяции байкальских эндемичных гастропод <i>Baicalia carinata</i> (Mollusca: Caenogastropoda) и их эволюционные связи с сестринскими видами	187
<i>Перетолчина Т.Е., Щербаков Д.Ю.</i>	
Молекулярная эволюция рДНК амурского осетра <i>Acipenser schrenckii</i> и калуги <i>Huso dauricus</i> : данные частичного секвенирования гена 18 S рРНК	189
<i>Рожкован К.В., Челомина Г.Н., Иванов С.А.</i>	
Дивергенция корюшковых рыб (сем. <i>Osmeridae</i>) северо-востока России по данным генетического и морфологического анализов	191
<i>Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Фролов С.В., Черешнев И.А.</i>	
Особенности микроэволюционных процессов в популяциях уязвимых видов животных	193
<i>Снегин Э.А.</i>	
Генетическое разнообразие северных природных популяций арабидопсиса (островных и континентальных): RAPD-анализ	194
<i>Федоренко О.М., Грицких М.В.</i>	
Новый взгляд на роль хромосомной перестройки в видообразовании	196
<i>Федорова Н.Б.</i>	
Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм <i>Oxytropis chankaensis</i> (Fabaceae)	197
<i>Холина А.Б., Холин С.К.</i>	
Гибридные лягушки (<i>Rana esculenta</i>), производящие гаметы обоих родительских видов, — результат независимой клональной эволюции геномов?	199
<i>Шабанов Д.А.</i>	
Цитогенетическое, морфологическое и таксономическое исследование домово́й мыши <i>Mus musculus</i> L. городов Сибири	201
<i>Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В.</i>	
Секция «ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ».	
Устные сообщения	
Эволюция игрового поведения	204
<i>Вдовина Н.В.</i>	
Терморегуляционное поведение беспозвоночных и позвоночных животных: эволюционные аспекты	206
<i>Голованов В.К.</i>	
Элементарное мышление животных в трудах Н.Н. Ладыгиной-Котс и развитие ее взглядов в современных исследованиях	208
<i>Зорина З.А.</i>	

Современные проблемы биологической эволюции

Некоторые закономерности формирования социальных систем в процессе адаптивной радиации систематических групп птиц 210
Зубакин В.А.

Трансформация поведения птиц рода *Sylvia* как реакция на изменение структуры местообитаний и плотности населения 212
Матанцева М. В., Симонов С. А.

Эволюционные аспекты интеллекта в ряду наземных млекопитающих 214
Никольская К.А., Еремина Л.В.

Роль социального обучения в эволюции поведения животных: обобщения, эксперименты и гипотезы 216
Резникова Ж.И.

Системы распознавания «свой—чужой» во взаимодействующих популяциях высоких рангов и ренессанс биологической концепции вида 218
Фридман В.С.

Стендовые доклады

Обучение как решающий фактор эволюции функциональных систем 221
Анохин К.В., Бэйтсон П., Бурцев М.С.

Дериваты образа жизни предковых популяций в современных особенностях экологии и поведения некоторых видов птиц 223
Баник М.В., Брезгунова О.А.

Моделирование эволюции стратегий кооперации из элементарных действий 225
Бурцев М.С.

Эволюция сигналов ухаживания у саранчовых группы *Chorthippus albomarginatus* (Insecta, Orthoptera) 227
Веденина В.Ю., Хельверсен О.

Сравнительный анализ особенностей пищевого и оборонительного поведения леща, плотвы и их реципрокных гибридов 229
Герасимов Ю.В.

Эволюция акустической коммуникации у листовых кузнечиков (*Orthoptera, Phaneropteridae*) 231
Корсуновская О.С., Жантиев Р.Д.

Социальное поведение тимелий и проблема происхождения славковых птиц 232
Квартальнов П.В.

Склонность к инбридингу при выборе брачного партнера у *Drosophila melanogaster* зависит от генотипа и зараженности внутриклеточной бактерией *Wolbachia* 235
Куликов А.М., Марков А.В.

Содержание

«Между двух камней»	237
<i>Натяганова А.В.</i>	
Аберрации звукового сигнала степного сурка (<i>Marmota bobak</i>)	239
<i>Никольский А.А.</i>	
Пищевое поведение трехзубой миноги в морской период жизни	241
<i>Орлов А.М., Винников А.В., Пеленев Д.В.</i>	
Сравнительный анализ моторики полового поведения лебедей (<i>Swgnus, Anseriformes</i>) мировой фауны	243
<i>Панов Е.Н., Павлова Е.Ю.</i>	
Эколого-этологические адаптивные реакции обыкновенного ремеза (<i>Remiz pendulinus</i>) в локальной популяции на севере ареала	245
<i>Пятак Л.П.</i>	
Значение акустической коммуникации и полового поведения в формировании сообществ саранчовых (<i>Orthoptera, Acridoidea</i>)	247
<i>Савицкий В.Ю.</i>	
Разнообразие вариантов поведения молодых славок (<i>Sylvia</i>) как адаптация к поддержанию генетического разнообразия популяций	249
<i>Симонов С.А.</i>	
Особенности морфологии и поведения разных экологических групп плотвы <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	251
<i>Столбунов И.А.</i>	
Генезис и судьба гибридных поселений млекопитающих (на примере рода <i>Spermophilus</i>)	253
<i>Титов С.В.</i>	
Репродуктивная стратегия как фактор межвидовой гибридизации и изоляции симпатрических видов сусликов	255
<i>Титов С.В., Кузьмин А.А., Шмыров А.А.</i>	
Эволюция индивидуально приобретенной памяти эукариот	257
<i>Тушмалова Н.А.</i>	
Секция «ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ».	
Устные сообщения	
Принцип оптимального разнообразия: возможные следствия для эволюции биосистем	260
<i>Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.</i>	
Генезис фитоценосистем водоемов Русской равнины	261
<i>Ершов И.Ю.</i>	

Современные проблемы биологической эволюции

Эволюция пелагического сообщества обрастания в Мировом океане 264
Ильин И.Н.

Гиперболический рост разнообразия морской биоты в течение фанерозоя
 объясняется ростом сложности и устойчивости морских сообществ 266
Марков А.В., Коротаев А.В.

О месте позднеантропогенного экологического кризиса среди биотических
 кризисов фанерозоя 268
Жегалло В.И., Шаповалов А.В.

Стеновые доклады

Молекулярно-филогенетический подход к исследованию донных
 сообществ Байкала 270
Кравцова Л.С., Щербаков Д.Ю.

Специфика автогенетических сукцессий в степных заповедниках Украины 271
Лысенко Г.Н.

Концепция филоценогенеза в контексте глобальных изменений климата 273
Малышев Ю.С.

Эволюция палеоэкосистемы пермского вулканического плато
 Средней Сибири 276
Садовников Г.Н.

Лишайники и проблемы флорогенеза на Приволжской возвышенности 277
Шустов М.В.

Секция «ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ: ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ». Устные сообщения

Гомологическая изменчивость морфологических структур черепа и
 эпигенетическая дивергенция грызунов 280
Васильева И.А.

Эволюция межвидовых адаптаций паразитов и насекомых 282
Глухов В.В., Евсиков В.И.

Конгруэнции и видовые адаптации — основа биологической эволюции 283
Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А.

Механизм направленности эволюции 284
Попов И.Ю.

Корреляции в макро- и микроэволюции 286
Ростова Н.С.

Эволюционная теория в работах С.А. Северцова (по материалам рукописного наследия)	288
<i>Шишкин В.С.</i>	

Стеновые доклады

Развитие биологической концепции вида в трудах Э. Майра	290
<i>Баклушинская И.Ю.</i>	

Адаптивный механизм инверсии пола в популяциях тихоокеанских лососей	292
<i>Брыков В.А., Кухлевский А.Д., Шевляков Е.А.</i>	

Эволюционная теория в экспозициях Музея природы Харьковского университета. История и современность	293
<i>Левченко Д.Р., Перевозчикова Н.М., Маркина Т.Ю.</i>	

Круглый стол

«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ»

Аналоги закономерностей биологической эволюции в истории общества	296
<i>Ганжа А.Г.</i>	

Об эволюции и эволюционных теориях с информатико-кибернетических позиций	298
<i>Гринченко С.Н.</i>	

Общебиологические следствия из теории естественного отбора	300
<i>Заренков Н.А.</i>	

Геном как экосистема	302
<i>Захаренко Л.П.</i>	

Эпигенетическая теория эволюции: проблемы и перспективы	304
<i>Поздняков А.А.</i>	

Современная теория эволюции: проблема новой парадигмы	306
<i>Савинов А.Б.</i>	

Селектогенез и номогенез — перспективы синтеза	308
<i>Савостьянов Г.А.</i>	

Сведения об авторах	310
----------------------------------	-----

Пленарные доклады

Эволюция мейоза

Богданов Ю.Ф.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
Москва 119991, Россия
e-mail: yubogdanov@vigg.ru

Результаты собственных сорокалетних исследований и данные литературы позволяют реконструировать основные биологические процессы на клеточном уровне, которые привели к формированию классического мейоза у одноклеточных эукариот примерно 850 миллионов лет назад (Богданов 2003, 2004; Bogdanov et al., 2007). Мейоз как часть полового процесса эукариот возник благодаря соединению трех внутриклеточных явлений: 1) преобразованного в специфическую форму явления репарации молекул ДНК (Marcon, Moens, 2005); 2) возникновения *de novo* белковых хромосомных осей, затем преобразовавшихся в синаптонемные комплексы (Bogdanov et al., 2003; Loidl, 2006; Kleckner, 2006); 3) специфического преобразования аппарата митоза (Namant et al., 2005). Вопрос о моно- или полифилетическом возникновении мейоза остается открытым, однако классическая схема мейоза имеет, по-видимому, монофилетическое происхождение. Во всех случаях новое содержание внутриклеточных явлений могло сложиться путем небольшого числа мутаций, изменивших структуру белков (ферментов и структурных белков), а также простой «перетасовки» доменов структурных белков, и лишь в случае возникновения хромосомных осей и синаптонемных комплексов имел место многоступенчатый процесс появления новых белков. Программа репарации случайных повреждений молекул ДНК путем рекомбинации с нормальной ДНК-матрицей (возникшая у эубактерий около 3,5 миллиардов лет назад) у эукариот преобразовалась в плановую рекомбинацию гомологичных хромосом (и формирования хиазм), которая в каждом жизненном цикле запускается в случае необходимости «спасения» генома путем гаплоидизации (споруляции и других вариантов начала полового процесса). В процессе возникновения синаптонемных комплексов, по-видимому, сначала сформировался специфичный для мейоза консервативный когезиновый комплекс, скрепляющий сестринские хроматиды, а затем имел место слабоселективный процесс накопления неконсервативных структурных белков, строящих этот комплекс в разных царствах эукариот (Bogdanov et al., 2003). Исследование когезинов современных организмов позволяет полагать, что ключевой мейоз-специфичный когезин *Rec8* растений, грибов, беспозвоночных и позвоночных животных сформировался путем перетасовки белковых доменов соматического когезина *Rad21*, и эти домены консервативны во всех царствах

эукариот (Гришаева и др., 2007). Принципиальная для формирования мейоза (из предсуществовавшего митоза) перестройка аппарата кинетических стадий клеточного деления состояла в том, что гидролиз когезинов в центромерном районе хромосом во время первого деления мейоза оказался заблокированным с помощью возникшего *de novo* белка шугошина. Это стало первым условием возникновения монополярности кинетохоров хромосом, и сестринские хроматиды стали отходить к одному полюсу. Шугошины существуют в мейозе у всех эукариот (Bogdanov et al., 2007; Namant et al., 2005).

Работа поддержана РФФИ (проект 05-04-49052) и Программой Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Гены, хромосомы и видообразование у млекопитающих

Бородин П.М.

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

Долгое время считалось, что хромосомные перестройки играют решающую роль в видообразовании потому, что гетерозиготы по перестройкам либо стерильны, либо обладают пониженной фертильностью. Результаты наших исследований позволяют пересмотреть традиционные представления о роли хромосомных перестроек в возникновении гибридной стерильности и в видообразовании. Мы оценили фертильность гетерозигот по различным перестройкам (инверсии, инсерции, робертсоновские, tandemные и полно-плечевые реципрокные транслокации) у разных видов млекопитающих (представителей родов *Mus*, *Microtus*, *Thrichomys*, *Akodon*, *Suncus*, *Sorex* и др.) и показали, что структурные гетерозиготы часто оказываются фертильными. В тех же случаях, когда мы обнаруживали гибридную стерильность, генетический анализ показывал, что она обусловлена не хромосомной гетерозиготностью, а генетической несовместимостью мейотических систем родительских форм.

Важная роль хромосомной гетерозиготности в ограничении потока генов между популяциями и, следовательно, в видообразовании обеспечивается не столько гибридной стерильностью, сколько перераспределением паттерна рекомбинации у гибридов. Крупные блоки генов оказываются закрытыми для кроссинговера. Происходит не полное, как при гибридной стерильности, а локальное частичное ограничение потока генов, что создает предпосылки для дивергенции генов локализованных в перестроенных районах хромосом в контактирующих популяциях.

Эволюция, дарвинизм и перспективы

Воробьева Э.И.

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

Следует, очевидно, четко различать процесс эволюции, который многогранен и независим от субъективных представлений, и теории или концепции, его объясняющие. Наиболее совершенной среди них признана теория естественного отбора Ч. Дарвина, которая нашла отражение в его книге «Происхождение видов», 1859 г. Уже само название этой книги сыграло роль «ахиллесовой пяты» дарвинизма и привело к нападкам на теорию естественного отбора как со стороны естествоиспытателей разных мировоззрений, так и креационистов. При этом далеко не всегда учитывалось то обстоятельство, что сам Дарвин был верующим и не считал отбор единственным фактором эволюции, признавая в качестве таковых также неопределенную изменчивость, наследственность и борьбу за существование. СТЭ, соединившая дарвинизм с популяционной генетикой, по сути, исказила и поглотила дарвинизм. В центр внимания СТЭ были поставлены такие факторы эволюции как мутирование, случайные изменения в составе и структуре популяций, изоляция как ограничение панмиксии, естественный отбор и вселение групп организмов в экологические ниши. Однако эти факторы не могут быть признаны панацеей во всех случаях. Это особенно отчетливо видно на уровне биогеоценозов, где на передний план выступает борьба за существование в условиях действия факторов внешних (абиотических и биотических) и внутренних факторов развития на генетическом и эпигенетических уровнях (для многоклеточных организмов). Отбор здесь выступает в качестве преобразующего механизма эволюции, действуя по фенотипам, но приводя к преобразованиям генетического состава популяций. На уровне прокариот эволюция происходит исключительно в связи с эволюцией среды их обитания и основана на функциональных взаимодействиях, которые могут выступать в качестве фактора отбора.

Новые фактические материалы в области палеонтологии, сравнительной и экспериментальной биологии значительно расширили рамки эволюционного учения Дарвина, а успехи молекулярной генетики привели к дальнейшим противостояниям их дарвинизму и СТЭ. Настоящий кризис эволюционизма, как справедливо заметил М.А. Шишкин (Шишкин, 2006), был предсказуем изначально, поскольку преформационная модель развития, заключенная в идее дискретной наследственности, противоречит системным свойствам онтогенеза.

До тех пор, пока не будет решена проблема «ген-морфогенез-морфологический признак» и пока генетика не сможет мыслить в терминах онтогенеза, никакой новый эволюционный синтез невозможен. Главной задачей развития эволюционизма остается выяснение эволюционной специфики

структурных уровней организации, прежде чем удастся суммировать полученные выводы.

Морфологическое осмысливание теории естественного отбора

Мамкаев Ю.В.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

e-mail: morphol@zin.ru

В наше время уже стала очевидной беспредметность спора о том, что первично — дух или материя. Основной вопрос философии сейчас выглядит так: что правит миром — случай или закон? Этот вопрос широко дискутируется и в научных кругах, и в религиозной литературе, и в средствах массовой информации. Дарвинизм — эволюционная теория, согласно которой наследственная изменчивость не направлена, полезные приобретения появляются случайно, их значимость определяется факторами среды, внешними (случайными) по отношению к организмам. В соответствии с этим дарвинизм расценивается как тихогенетическая концепция. Но на основе случайных процессов (путем перебора множества вариантов) не может возникнуть генетический код и подобные фундаментальные свойства жизни. В последнее время вопрос ставится так: эволюционизм (имеется в виду дарвинизм) или креационизм? Вместе с тем морфология выявляет определенные эволюционные закономерности — номогенетические факторы эволюции. Они действуют в системах разного структурного уровня и разного строя (как организменного, так и социального), что позволяет переосмыслить идею естественного отбора. При морфологическом осмысливании эволюционная теория перестает быть тихогенетической. В данном сообщении предлагаются морфологические подходы к рассмотрению биологических систем, выявляющие следующие эволюционные закономерности (номогенетические факторы эволюции).

1. Для сравнительного рассмотрения морфофункциональных устройств применяется метод морфологических спектров (Мамкаев, 1991; 2004). Он позволяет выявить все способы, которыми может решаться та или иная биологическая задача. Выясняется, что число решений ограничено. Поэтому велика вероятность совпадений. Способы решения определяются физическими и химическими законами, на которых основаны принципы работы, материалом и механизмами формообразования, которые имеются в распоряжении организмов той или иной конструкции.

2. При сравнительном рассмотрении самых различных морфофункциональных систем выявляются одни и те же ступени в их эволюции (диффузная фаза, дисперсная фаза, коалиционная фаза, централизованная фаза), независимо формирующиеся однотипные конструкции с определенными эволюционными возможностями и ограничениями, одни и те же способы

решения биологических задач.

3. Выявляется закон большого числа эволюционирующих единиц (Л.С. Берг, В.А. Догель), увеличивающий вероятность однотипных решений. Малое число решений и большое число организмов, эволюционирующих на обширных полигонах, — вот что увеличивает вероятность событий и делает случайные события закономерными (номогенетическими).

4. Выявляются общие законы рационализации морфогенетических механизмов, определяющие многие морфологические особенности органов и организмов.

5. На молекулярном уровне обнаруживается блочная система генома и морфологические закономерности ее эволюции (С.Г. Инге-Вечтомов).

6. Морфологические подходы к исследованию экосистем обнаруживают определенные формы их организации и те же ступени эволюции, что и системы организменного строя.

7. Выявляются принципы организации (и самоорганизации!) открытых неравновесных систем (И. Пригожин), к которым относятся не только биологические системы, но и некоторые неживые. Тем самым показаны общие черты в организованности и эволюции живых и неживых систем.

Рассмотренные принципы организации и закономерности эволюции дают основание для морфологической трактовки принципа отбора: отбор (как естественный, так и искусственный) — это взаимодействие между социальными системами (экосистемами) и составляющими их организмами. Экосистемы, в соответствии со своей организацией, предъявляют организмам определенные требования. Но, в свою очередь, организмы, в соответствии со своими морфофункциональными характеристиками, также воздействуют на экосистемы. Экосистема не только элиминирует организмы, но и, в зависимости от своей организации, подбирает их на определенные «должности». Селекция не только «отбор», но и «подбор». Виды имеют «профессии» (потенциально возможные — «фундаментальные» экологические ниши популяций), экосистемы предоставляют «лицензии» (Я.И. Старобогатов, В.Ф. Левченко). Согласно лицензии популяция занимает в экосистеме определенную должность (это «реализованная» экологическая ниша популяции).

Сходные регуляторные механизмы имеются и в подсистемах организма (такие, как «физиологический отбор» В.А. Догеля). Они также базируются на «социальной» (колониальной) природе многоклеточных организмов.

Морфологическая диверсификация и видообразование у африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*

Мина М.В.

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Москва 119991, Россия
e-mail: Klevezal@online.ru

Группа «крупных африканских усачей» рода *Barbus* sensu lato включает большое число форм, отличающихся друг от друга по признакам внешней морфологии и по пропорциям черепа не менее чем разные роды евразийских карповых (Nagelkerke et al., 1994). В ряде рек и озер Африки такие формы обитают совместно, образуя так называемые «пучки», или «флоки» (Mina et al., 1998), причем генетические различия между формами в ряде случаев крайне незначительны (Betrebi, Valiushok, 1998; deGraaf et al., 2003).

Относительно статуса таких форм есть три точки зрения. Одни авторы рассматривают всех их как разные виды (Nagelkerke, Sibbing, 1997). Другие полагают, что эти формы есть не более чем внутрипопуляционные вариации (морфы или экотипы) (Banister, 1973). Наконец, третья точка зрения допускает, что некоторые формы репродуктивно изолированы от прочих симпатрических с ними и, следовательно, могут рассматриваться как «безмерные» виды в понимании Майра, тогда как другие являются морфами единой полиморфной популяции (Brunelli, 1940; Mina et al., 1996). Если это так, то можно полагать, что мы наблюдаем разные стадии симпатрического видообразования.

Имеющиеся данные свидетельствуют в пользу третьей точки зрения. Наблюдения, проведенные на нерестилищах усачей в бассейне оз. Тана участниками Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции, показали, что группировки нерестящихся особей включают представителей по меньшей мере трех форм, описанных как разные виды. Результаты же искусственных скрещиваний позволяют утверждать, что между формами нет постзиготической изоляции, подобной той, что существует между усачами и близким к ним видом *Varicorhinus beso* Rüppell 1836.

До последнего времени основное внимание уделялось «флоку» форм из оз. Тана. Сейчас показано, что ситуация в этом озере не уникальна. Соответственно, задача состоит в том, чтобы установить пути и механизмы образования не конкретного «флока», а всех подобных агрегаций форм, известных не только у крупных африканских усачей, но и у других карповых рыб, в частности — у мелких южноазиатских усачей в оз. Ланао (Филиппины).

Нами было показано, что морфологические различия между многими формами появляются в позднем онтогенезе, в возрасте 2—5 лет, когда усачи достигают половой зрелости (Mina et al., 1996). Эти различия в значительной мере определяются гетерохрониями, причем «генерализованная» форма оказывается пedomорфной по отношению к специализированным (пераморф-

ным) (Mina et al., 2001).

Экспериментально установлено, что формирование морфологических признаков в процессе индивидуального развития у крупных африканских усачей зависит от гормонального статуса особи (Смирнов и др., 2006). Судя по имеющимся данным, гормональный статус может определяться как условиями обитания, так и генетически, и в одних случаях различия между формами усачей, входящими в состав «флоков», представляют собой результат модификационной изменчивости, а в других определяются различиями в генетической конституции особей. Предстоит выяснить, предвеляют ли модификации возникновение генетически различных морф, и каким образом между этими морфами возникает репродуктивная изоляция.

К проблеме происхождения полета птиц: новый подход

¹Курочкин Е.Н., ²Богданович И.А.

¹Палеонтологический институт РАН, Москва 117997, Россия

²Институт зоологии НАН Украины, Киев 01601, Украина

e-mail: enkur@paleo.ru

Вскоре после выхода эпохального труда Ч. Дарвина (1859) были открыты и описаны первые остатки археоптериксов (1860, 1861, 1863, 1876, 1884). С тех пор широко дискутируется проблема происхождения полета птиц. Уже первые гипотезы ее решения оказывались полярными, а именно: гипотеза древесного или «с деревьев вниз» (arboreal или trees down) (Marsh, 1877) и гипотеза бегательного или «с земли вверх» (cursorial или ground up) (Williston 1879) возникновения полета у птиц. Соответственно таким представлениям трактовалось и происхождение самих птиц — от текодонтов при древесной гипотезе или от бегающих тероподных динозавров при наземной гипотезе. В последние годы, в связи с открытием разнообразных древнейших птиц и оперенных теропод, эта дискуссия еще более обострилась.

Анализ существующих гипотез происхождения полета и морфо-функциональный подход в исследованиях наземной и воздушной локомоции птиц, так же как их локомоторного аппарата, позволяют сформулировать *компромиссную гипотезу происхождения полета*, сочетающую отдельные элементы различных версий «наземной» и «древесной» гипотез с новыми оригинальными выводами и доказательствами. Наша гипотеза *основана на системном подходе в оценке происходивших скоррелированных эволюционных изменений в локомоторной системе и покровах у предков пернатых*. От «наземной» гипотезы в чистом виде принимается только бипедальность, как ключевая адаптация, освободившая передние конечности от функции опоры. В отличие от «древесной» гипотезы в чистом виде, доказывающейся переход предков птиц на деревья не через лазание по стволам с цеплянием и обхватом их передними

конечностями, а *через вспрыгивание на нижние и следующие ветви с использованием опоры на задние конечности*. У предков настоящих птиц это стало возможным благодаря раннему появлению анизодактильной лапы и истинного интертарзального пяточного сустава, обеспечившими надежную опору как на земной поверхности, так и на насестах с плотным их обхватыванием с помощью полностью противопоставленного I пальца. Передние конечности в таком аспекте сохраняли свободу машущих движений для балансирования и для формирования машущего крыла при спуске с деревьев. *Анизодактильная лапа, дававшая надежную опору на 4 расставленных пальца, послужила основанием для редукции длинного хвоста из ряда позвонков*, использовавшегося ранними птицами для поддержания равновесия при наземной и древесной локомоции. Подобный эволюционный сценарий исключает необходимость планирующей стадии на пути к машущему полету.

Разработка предложенного эволюционного сценария происхождения полета неизбежно ведет к условному выделению его последовательных стадий возникновения очередных aberrаций, селекция которых приводит к каждому новому этапу эволюционно адаптированного равновесия. Но в действительности механизм этого процесса заключен не в однозначных актах, а в сопряженных системных изменениях (Шишкин 2006), в которых коррелятивно были связаны новообразования в системах передних и задних конечностей, хвостового модуля, системы дыхания, покровов, поведения и, в конечном итоге, всей организации живой системы, статистически стабилизирующей переход на новый качественный уровень использования окружающей среды.

В триасе и в юре в наземной растительности господствовали разнообразные древесные и кустарниковые голосеменные. Многие из них характеризуются густым обветвлением или «оперением» от самого уровня земли и плотным размещением мутовок ветвей вдоль стволов. На такие деревья и кусты залезать вдоль стволов весьма затруднительно, проще запрыгивать на выступающие по периферии ветви или «перья», так же, как и прыжками перемещаться по таким растениям выше. Можно заметить, что на таких густых ветвях, очевидно, было легко строить примитивные гнезда, располагая их к тому же весьма скрытно. А хвойные, гинкговые и гнетовые предоставляли также богатый ассортимент питательных семян и плодов. При спуске вниз спрыгивание по тем же ветвям представляется уже менее рациональным, а планирование на зачатках крыльев невозможным, да и неудобным, если деревья растут слишком густо. Наиболее подходящим вариантом представляется в такой ситуации почти вертикальное парашютирование, управляемое посредством машущих движений нагруженных передних конечностей — зачатков крыльев. Интересно, что такие крылья при этом должны работать с активным взмахом вверх и назад, что способствовало прогрессивному развитию надкоракоидного мускула. Таковы экологический и функциональный аспекты предлагаемой гипотезы происхождения полета у настоящих веерохвостых птиц.

У тероподных динозавров противопоставления I пальца лапы не произошло, как и у их потомков археоптериксов и микрорапторов. *Это не позволило им освободиться от балансира — длинного хвоста из позвонков, так как подобная лапа не обеспечивала надежной опоры ни на ветвях, ни при приземлении.* Поэтому они не смогли перейти к настоящему полету, хорошими планерами стали только некоторые, у кого общая площадь несущей поверхности увеличилась за счет плоскостей из перьев на задних конечностях и на хвосте. У их вероятных потомков — энанциорнисов — I палец у большинства форм не был полностью противопоставлен, а хвост остался удлинненным за счет крупных вытянутых свободных хвостовых позвонков и длинного мощного пигостиля, на котором перья сидели последовательно, а не веером.

Изоляция и отбор на рефугиальных этапах эволюции вида

¹Орлов В.Н., ²Малашкин А.В.

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

²Московский институт электроники и математики,
Москва 109028, Россия
e-mail: orlov@sevin.ru

В докладе обсуждается роль эволюционных факторов изоляции и отбора на разных этапах эволюции вида, названных *зональными*, когда вид представлен большими открытыми популяциями или системами подразделенных популяций, и *рефугиальными*, когда весь ареал вида или только его часть распадается на отдельные изолированные популяции различной величины.

Этот эволюционный процесс чередования рефугиальных и зональных этапов назван *рефугиальным формо- и видообразованием*, поскольку именно в рефугиальные фазы происходит реорганизация генетической структуры и адаптации популяции под воздействием отбора, генетического дрейфа или особенностей основателей.

Любая рефугиальная фаза, независимо от причины ее возникновения (природной или антропогенной), оказывается критическим периодом для дальнейшего существования вида, особенно если вид переходит в рефугиальную фазу целиком, на всем своем ареале. Особенно плохо переносят рефугиальную фазу виды крупных животных с низкой абсолютной численностью на единицу площади, в изолятах такие виды особенно уязвимы. С этим связаны медленные темпы видообразования крупных животных.

В настоящее время все больше видов переходит в рефугиальную фазу своей эволюции в результате мощных антропогенных воздействий. Особенности генетической структуры и демографии таких изолятов можно экстраполировать и на ледниковые рефугиумы. Результатом периодической изоляции отдельных

популяций вида может стать как возникновение новых форм или видов, так и вымирание вида или постепенная эволюция вида в целом.

В докладе представлены результаты математического моделирования процессов многократного чередования в эволюции вида больших или подразделенных популяций (зональная фаза) и малых изолированных популяций (рефугиальная фаза). Разработана компьютерная модель возникновения и распространения хромосомных мутаций по ареалу вида, имитирующая формирование хромосомных форм на основе соединений (робертсоновских транслокаций) акроцентрических хромосом. Подобные процессы характерны для многих видов млекопитающих («хромосомные веера»).

Использована программа, написанная в среде C++ *Builder* и реализующая заданные свойства объектов «особь», «мутация» и «территория» в их взаимодействии (численность особей, участок обитания, расселение, смена поколений, частота возникновения мутаций и др.). Сравнивались процессы накопления и фиксации мутаций (формообразование) в панмиксных, подразделенных и периодически изолировавшихся популяциях. Показано, что в эволюции вида формирование хромосомных форм ускоряется периодической фрагментацией ареала.

Оказалось, что если хромосомные мутации не имеют преимуществ, то в процессе генетического дрейфа хромосомные формы не возникают или возникают крайне медленно. Наблюдающиеся при этом изменения частот хромосомных перестроек в популяциях можно рассматривать как «элементарные эволюционные явления» (по Тимофееву-Ресовскому и др., 1969). Формирование устойчивых хромосомных форм («пусковые механизмы эволюции») отмечены только при некотором (0,1—1%) преимуществе хромосомных перестроек.

В связи с полученными результатами обсуждается роль факторов отбора и изоляции в формировании генетической изменчивости вида (цитогенетической, биохимической и молекулярной). Сделан вывод о том, что самостоятельная эволюция нейтральных признаков маловероятна.

Рассматриваются макроэволюционные следствия модели *рефугиального формообразования* и, в этой связи, гипотезы «квантовой эволюции» Дж. Симпсона и «прерывистого равновесия» Н. Эдриджа и С. Гулда. В отличие от «филиетической эволюции», понимаемой как длительное направленное изменение средних значений признаков популяции, рефугиальная модель постулирует «шаговые» адаптивные сдвиги в популяциях. Доказанная в последние десятилетия эволюционная консервативность больших подразделенных популяций (Алтухов, 2003) ставит под сомнение возможность филиетической эволюции в ее традиционном понимании, всегда казавшейся эволюционистам очевидной.

**Причины и эволюционные последствия межвидовой гибридизации
у птиц (на примере взаимоотношений двух видов овсянок:
Emberiza citrinella, *E. leucocephala*)**

¹Панов Е.Н., ²Рубцов А.С.

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

²Государственный Дарвиновский музей, Москва 117292, Россия
e-mail: panoven@mail.ru, alexrub@darwin.museum.ru

Ситуация в зоне вторичного контакта обыкновенной и белошапочной овсянок по-своему уникальна: при очень широкой зоне симпатрии (около 2,5 тыс. км с запада на восток, от Уральских гор до Байкала) наблюдается весьма высокий уровень гибридизации (в отдельных популяциях доля фенотипических гибридов достигает 40—45%). Причем процесс гибридизации динамично развивается во времени: для двух популяций из центральной ее части — окрестности г. Новосибирска и западные предгорья Алтая — за 30 последних лет прослежено резкое снижение численности белошапочной овсянки, вплоть до ее полного исчезновения, и увеличение доли фенотипических гибридов. Кроме того, в последнем столетии обыкновенная овсянка существенно расширила свой ареал на восток. Так, в Иркутской области она впервые зарегистрирована в 30-х годах XX века и стала обычной в 50-е годы. В настоящее время происходит расселение этого вида в Забайкалье по Байкало-Амурской и Транссибирской железнодорожным магистралям.

По всей видимости, «растворение» фенотипа белошапочной овсянки в популяциях обыкновенной затрагивает практически всю зону контакта: в большинстве изученных нами локалитетов встречены только птицы с фенотипами обыкновенной овсянки и гибридов. Смешанные популяции, где оба изучаемых вида представлены в сопоставимом количестве, сохраняются только на восточной и южной оконечностях зоны контакта, а именно в Иркутской области и горной части Алтая. Помимо этого, белошапочная овсянка встречена нами в окрестностях Барнаула, где ее численность примерно в 5 раз ниже по сравнению с обыкновенной, а также на острове на озере Большие Чаны. В последнем случае локальная одновидовая популяция сохранилась, по-видимому, благодаря частичной пространственной изоляции от береговых популяций сестринского вида.

В горных районах у изучаемых видов наблюдается частичная биотопическая сегрегация: белошапочная овсянка чаще гнездится по разреженным лиственничникам горных склонов, тогда как обыкновенная преимущественно заселяет опушки березово-еловых пойменных лесов. В равнинных местообитаниях какие-либо биотопические предпочтения не обнаружены: оба вида заселяют опушки сосново-березовых лесов и березовые колки в лесостепи.

Песни обоих видов схожи по своей структурной организации. Каждый самец имеет в своем репертуаре 2—3 варианта песни; разнообразие песенных вариантов велико, но при этом у разных самцов наблюдаются похожие, нередко идентичные варианты песни. Такое сходство можно объяснить заимствованием (импринтингом) стиля пения молодыми самцами у взрослых в период обучения. В смешанных популяциях наблюдается достоверно меньшее число заимствований индивидуальных вариантов песни между гетероспецифическими самцами по сравнению с птицами в пределах одного вида. Кроме того, практически во всех изученных смешанных популяциях наблюдаются межвидовые различия в структуре песни, причем в разных популяциях признаки, по которым можно диагностировать песни изучаемых видов, различны. Данные по изменчивости песни можно интерпретировать как косвенное свидетельство наличия барьеров эволюционной изоляции: в той же мере, как молодые самцы могут обучаться песне у гетероспецифического самца, молодые самки могут запечатлевать облик гетероспецифического полового партнера. Судя по данным акустического анализа, уровень гибридизации отличается в различных смешанных популяциях: минимален в Иркутской области, выше в окрестностях Барнаула и максимален на Алтае. К аналогичному выводу можно прийти исходя из данных по фенотипическому составу этих популяций.

Для выявления молекулярно-генетических различий между видами мы использовали три типа маркеров — секвенирование мтДНК (ген ND2, 1032 пар оснований), секвенирование Z-хромосомы (интрон гена CHD1, 614 пар оснований) и AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) — применительно к пробам крови и тканей, собранных со всей территории ареалов изучаемых видов от Дании до Сахалина (всего 178 проб). Обыкновенные овсянки из района Балтийского моря и белошапочные из Восточного Забайкалья и Сахалина оказались идентичными по мтДНК с уровнем различий между разными гаплотипами 0—0,8% замен, в то время как генетическая дистанция с другим, эволюционно наиболее близким видом — овсянкой Стюарта (*Emberiza stewarti*) — составляет 6,5% замен. Однако по результатам секвенирования ядерной ДНК, генетические дистанции между тремя этими видами сопоставимы по величине (*leucocephala* — *citrinella*: 0,7%; *leucocephala* — *stewarti*: 0,7%; *citrinella* — *stewarti*: 1%). Мы полагаем, что митохондрии одного из изучаемых видов были заимствованы у другого вследствие гибридизации, чем и объясняется данное противоречие. Результаты AFLP-анализа согласуются с этим предположением.

По данным анализа ядерной ДНК (как секвенирования, так и AFLP), влияние гибридизации распространяется далеко за пределы зоны симпатрии, причем в гораздо большей степени проявляется у обыкновенной овсянки, чем у белошапочной. Из этого можно предположить существование в прошлом зоны симпатрии и гибридизации между изучаемыми видами в Европе. Есть все основания полагать, что восточный подвид обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella erythrogastrus* (характерной особенностью этого подвида является наличие

каштановых усов по бокам горла), западную границу которого проводят по странам Балтии, Белоруссии, Венгрии и Югославии, сформировался за счет интеграции в ее геном генов белошапочной овсянки.

Обобщая изложенные данные, можно сказать, что гибридизация изучаемых видов овсянок связана с антропогенными изменениями их природных местообитаний. Вероятно, изначально белошапочная овсянка была приурочена к разреженным светлохвойным лесам, сосновым и лиственничным, в то время как обыкновенная — к кустарниковым зарослям и опушкам пойменных лесов в степи. Антропогенное воздействие приводит к увеличению мозаичности биотопов, что способствует установлению симбиотопии этих видов. Изначально в совместных поселениях уровень гибридизации низок благодаря эволютическим механизмам изоляции (главным образом, различиям в брачной окраске самцов), но из-за отсутствия посткопуляционных изолирующих механизмов эволютические барьеры со временем нарушаются, способствуя лавинообразному нарастанию гибридизации. Последняя приводит к исчезновению белошапочной овсянки и изменению внешнего облика овсянки обыкновенной. Несколькими столетиями ранее это произошло в Восточной Европе, сейчас аналогичные процессы происходят в Западной Сибири.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 96-04-50575, 99-04-48130, 00 04-49083, 02-04-48230 и CRDF, грант RUB1-2630-MO-04.

Становление ароморфоза

Северцов А. С.

Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции, Москва
119992, Россия
e-mail: asevertsov@soil.msu.ru

1. Ароморфоз — повышение уровня организации, позволяющее ароморфным организмам существовать в более разнообразных условиях среды по сравнению с их предками, а ароморфному таксону расширить свою адаптивную зону. Алломорфозу свойственно не расширение, а смена адаптивной зоны или эволюция в зоне предков.

2. Ароморфозы возникают на основе специализации анцестрального таксона. Примерами могут служить происхождение наземных позвоночных, происхождение млекопитающих.

3. Формирование ароморфозов — следствие возникновения и координации многих частных адаптаций в исходной адаптивной зоне. Это медленный процесс когерентной эволюции. Ускорение эволюции в период расширения зоны обусловлено не ароморфными, а алломорфными перестройками организации.

4. Как ароморфная, так и алломорфная эволюция характеризуются асинхронным параллелизмом. Тетраподизация, маммализация, орнитизация и

др. с разной скоростью охватывали несколько параллельных филогенезов. Только один из них становился ароморфным.

5. Расширение адаптивной зоны возможно только в том случае, если в организации особей данного таксона сформируется весь комплекс адаптаций, обеспечивающих существование в обеих частях адаптивной зоны — анцестральной и приобретенной.

6. Произойдет ли расширение адаптивной зоны, зависит от степени нестабильности зоны предков и от интенсивности конкуренции в этой зоне с параллельно эволюционирующими таксонами. Если конкуренция слабая, таксон останется в исходной зоне. Если слишком сильная — произойдет смена зон. Расширение зоны произойдет при умеренной конкуренции и достаточной приспособленности для освоения новой среды обитания.

Секция
Макроэволюция и эволюция онтогенеза
устные сообщения

**Филогенетические взаимоотношения и эволюция
в мезозое и кайнозое группы семейств полужесткокрылых насекомых
с ячеистой структурой покровов: Tingidae, Vianaididae,
Thaumastocoridae, Ignotingidae (Heteroptera)**

¹Голуб В.Б., ²Попов Ю.А.

¹Воронежский государственный университет, Воронеж 394006, Россия

²Палеонтологический институт РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: v.golub@nm.ru

Представители четырех семейств полужесткокрылых насекомых инфраотряда Cimicomorpha (Heteroptera) обладают характерной особенностью покровов — ячеистой, часто кружевной, структурой. Три из них (Tingidae, Vianaididae, Ignotingidae) образуют надсемейство Tingoidea; таксономические и филогенетические взаимоотношения с ними Thaumastocoridae остаются не вполне выясненными.

Нами изучены ископаемые и рецентные формы всех четырех семейств. Наиболее древнее семейство из рассматриваемой группы, описанное нами — Ignotingidae (Zhang et al. 2005), — известно только в ископаемом состоянии из отложений верхней юры—нижнего мела Восточного Китая. Ископаемые Tingidae известны начиная с нижнего мела, Vianaididae — только из верхнего мела, Thaumastocoridae — из эоцена. Таким образом, становление надсемейства Tingoidea следует относить, очевидно, к поздней юре (140—150 млн. лет назад), его дифференцировку на таксоны в ранге семейства — к раннему мелу. Судя по наиболее древним ископаемым остаткам, становление Tingoidea происходило, вероятно, в Восточной Азии. Современные Tingidae распространены всесветно (более 2 тысяч видов, с преобладанием в тропиках и субтропиках), Vianaididae — в Центральной и Южной Америке (5 видов), Thaumastocoridae — в Южной Америке и Австралии (более 20 видов).

Уже у меловых Tingoidea (Ignotingidae, Tingidae, Vianaididae) отчетливо проявляются синапоморфии надсемейства: ячеистый кориум надкрылий и разделение кориума надкрылий выступающими жилками на поля. При этом у них сохраняются плезиоморфные черты: 1) перепоночка почти вся (Tingidae, Vianaididae) или вся (Ignotingidae) мембранозная; 2) головные шипы отсутствуют; 3) у меловых Tingidae и Vianaididae отсутствуют ячеистые паранотумы. Ignotingidae, наряду с указанными синапоморфиями, обладали и плезиоморфиями — 3-члениковой лапкой и не уплощенным брюшком. При

этом каждое из трех семейств уже в мелу имели отчетливые аутапоморфии, положенные в основу их дифференцировки: Ignotingidae — ячеистые образования переднеспинки (возможно, синапоморфия с Tingidae), Tingidae (*Golmonia pater*) — удлинённую голову, характерную для подсемейства Cantacaderinae, Vianauididae — Y-образную перитрему отверстий пахучих желез, Ignotingidae — очень длинные усики и, вероятно, губчатую пластинку голеней (*fossa spongiosa*). При этом наиболее древние из Tingoidea, Ignotingidae, имеют некоторые черты, связывающие их с Miridae (Miroidea): сходное соотношение длины члеников усиков ($III > II > IV > I$), не развитые усиковые бугорки, длинный и тонкий 1-й членик хоботка, наличие хоботкового моста. Таким образом, семейство Ignotingidae, возникшее в самом начале становления Tingoidea, приобрело комплекс аутапоморфий, которые позволяют рассматривать его не как непосредственных предков Tingidae, а как боковую, рано отделившуюся ветвь Tingoidea. В то же время, это семейство можно рассматривать как связующее звено между Tingoidea и Miroidea.

Уже в мелу проявляется дифференцировка семейств и на подсемейства: Tingidae — на Golmoniinae stat. n., и Cantacaderinae, Vianauididae — на Anommatocorinae subfam. n. и Vianagramminae subfam. n. При этом развивавшиеся различия в мелу между двумя подсемействами Vianauididae были основаны на дифференцировке по образу жизни их представителей: Anommatocorinae сохраняли свободный образ жизни, Vianagramminae — переходили к скрытому образу жизни в гнездах муравьев (то есть, по существу, в связи с сопряженной эволюцией их с Formicidae), с которыми биологически связаны все описанные к настоящему времени современные виды семейства.

Полная представленность в мелу всех семейств Tingoidea при довольно низком разнообразии таксонов на родовом и видовом уровнях сменяется в кайнозое большим разнообразием родов и видов Tingidae. При этом исчезает семейство Ignotingidae, сочетающее признаки Tingoidea и Miroidea, что обеспечивает четкий hiatus между двумя надсемействами. Разнообразие таксонов Tingidae, отчетливо проявившееся начиная с эоцена, связано, несомненно, с расцветом покрытосеменных, с которыми трофически связано подавляющее большинство современных видов семейства. При этом основные признаки подсемейств и триб Tingidae в кайнозое не претерпели существенных изменений. Фауна европейских эоценовых Tingidae характеризуется представленностью родов, вымерших позже, в том числе имеющих смешанные признаки разных подсемейств и триб. Отличия же олигоценовых и миоценовых Tingidae от современных представителей находятся, в основном, на видовом уровне.

Диверсификация таксонов родового и видового рангов Tingidae в кайнозое выражается в огромном разнообразии деталей строения ячеистых структур переднеспинки (везикулы, паранотумов, килей), надкрылий (размеров ячеек, сложных «кружевных» образований), головных шипов. Но пока только в некоторых случаях можно говорить о формообразовательных процессах на основе адаптивной радиации, в частности, — в отношении представителей

некоторых родов, заселяющих мхи (*Campylosteira*, *Acalypta*), имеющих характерный облик — мелкую ячеистость и короткие головные шипы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 05-04-49089.

Эволюция онтогенеза — от простейших к многоклеточным

Довгаль И.В.

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев 01601, Украина
e-mail: dovgal@izan.kiev.ua

При обсуждении эволюции онтогенеза речь, как правило, идет об индивидуальном развитии только многоклеточных эукариот. Например, А.Н. Северцов (1939) утверждал, что у одноклеточных онтогенез отсутствует и упоминает только развитие колониальных одноклеточных (*Volvox* sp.). Первым обратил внимание на сходство процессов формирования дочерних колоний у вольвокса с бластуляцией и гастрюляцией у животных С.Е. Кушакевич (1923), который был по специальности эмбриологом. Затем Б.П. Токин в 1934 году впервые использовал понятие «онтогенез» по отношению к процессам формирования циррей у одиночных брюхожесничных инфузорий. Но впоследствии сложилась ситуация, которая сохраняется и до наших дней, когда специалисты по многоклеточным отрицают наличие онтогенеза у одноклеточных организмов. Подразумевается, что онтогенез как ряд морфогенетических процессов появился одновременно с многоклеточностью.

В то же время для протистологов, особенно для тех, кто занимается инфузориями, такой проблемы нет — «право» на онтогенез за протистами признается. Например, в реконструкциях филогенеза инфузорий в качестве онтогенетического критерия плезио- или апоморфности широко используются особенности стоматогенеза — процесса формирования нового клеточного рта (цитостома) и околоротового ресничного аппарата после бесполого размножения (деления). Также используются способы образования нового соматического ресничного аппарата, особенности морфологии и формирования расселительных стадий (бродяжек) и т.п. (Dovgal, 2002).

Две упомянутые точки зрения продолжают существовать параллельно. Так, А.К. Дондуа (2005) утверждает, что только у первых многоклеточных животных должны были появиться механизмы, которые обеспечивают дифференциальную активность генов и разнообразные морфогенетические процессы. Но этот же автор указывает, что элементы управляющих морфогенезом механизмов появились задолго до возникновения многоклеточных. Об этом свидетельствует обнаружение соответствующих генов у одиночных воротничковых жгутиконосцев *Monosiga brevicollis*.

На наш взгляд, нет оснований отрицать наличие онтогенеза у

одноклеточных эукариот. Во всяком случае, говоря об инфузориях с их чрезвычайно сложно организованной клеткой, функционально и морфологически дифференцированным локомоторным аппаратом, расселительными стадиями, часто значительно отличающимися от трофонтов, вполне можно вести речь об онтогенезе.

У инфузорий онтогенез начинается с момента появления зачатка ресничного аппарата дочерней клетки или расселительной стадии и заканчивается появлением аналогичного зачатка у вновь сформированного трофонта. У прикрепленных форм онтогенез начинается с момента образования зачатка органелл локомоции бродяжки и заканчивается завершением метаморфоза расселительной стадии после прикрепления и формирования у вновь образованного трофонта аналогичного зачатка. Различия в онтогенезе у многоклеточных и одноклеточных организмов сводятся к тому, что регуляция обеспечивающих его механизмов у простейших происходит на клеточном уровне.

Для эволюции онтогенеза многоклеточных можно указать следующие начальные этапы (Дондуа, 2005): 1. Дифференциация клеток и появление механизмов, обеспечивающих дифференциальную активность генов и разнообразные морфогенетические процессы. 2. Усложнение онтогенеза за счет появления расселительных личиночных стадий. Энергетические возможности взрослых форм обеспечивали половой процесс, связанный с формированием мужских и женских половых клеток. 3. Формирование фагоцитобласта и возникновение особых систем генов, обеспечивающих образование осевой организации многоклеточных животных.

Соответственно, начальные этапы эволюции онтогенеза одноклеточных могли быть такими: 1. Усложнение строения клетки, дифференциация локомоторных органелл. Усложнение онтогенеза паразитических и прикрепленных форм за счет появления расселительных (личиночных) стадий. Половой процесс обеспечивают специализированные половые клетки (стадии гамет), либо микроконъюганты, морфологически сходные с расселительными стадиями. 2. Появление сложного цитостома и, как следствие, выделение физиологического переднего и заднего концов клетки (осевой организации). Появление клеточных механизмов, обеспечивающих дифференциальную активность генов и морфогенетические процессы (стоматогенез).

С переходом к многоклеточности клеточные механизмы регуляции были утрачены, сохранились только те из них, которые обеспечивают начальные этапы морфогенеза на стадии яйца.

О возможности существования цебидных антропоморфов в палеонтологической летописи Южной Америки

¹Каландадзе Н.Н., ²Соколов А.Ю.

¹Палеонтологический институт РАН, 117997 Москва, Россия

²Биологический факультет МГУ, кафедра зоологии позвоночных,
119992 Москва, Россия

e-mail: apophis-king@mail.ru

В 1907 году Ф. Амегино опубликовал описание бедра и атланта новой формы примата из Монте-Эрмосо (формация Сантакрус, нижний миоцен, возраст 25 млн. лет), названной им *Tetraprothomo argentinus*. Ф. Амегино увидел в строении атланта примитивные черты, но Алеш Грдличка признал его человеческим. Из этих же слоев, а также из более молодых слоев Мирамар (энсенаданская (возраст — 400 тыс. — 1,5 млн. лет) и лежащая под ней чападмалаланская формации) были добыты кварцитовые наконечники. Помимо наконечников в этих же слоях были найдены нож, шары для боло, обработанные камни, подобные использовавшимся индейцами для разжигания огня, надрезанные и обожженные кости, а также угли и обожженная порода, свидетельствующая об использовании огня (в том числе и высокотемпературного). В чападмалаланской формации один из наконечников был изъят из бедра, а два других из части позвоночного столба токсодонты *Toxodon chapadmalalensis*. Значительная часть находок была сделана в присутствии комиссии, в состав которой вошли высшие чиновники Бюро геологии и шахт провинции Буэнос-Айрес, а также ответственные чиновники и эксперты отдела минералогии музея Ла-Платы. Следует отметить, что, согласно общепринятым представлениям, люди появились в Северной Америке 30 000 лет назад, а в Южной в одной из пещер были найдены человеческие кости, возраст которых определен в 40 000 лет. Время и место многих указанных Амегино находок оказывается не только древнее этих датировок, но и древнее свидетельств появления ранних архантропов (австралопитеки — 3—1 млн. лет назад) в Старом Свете. Это оказывается тем более удивительным, если принять во внимание, что с середины мела до верхнего миоцена Южная Америка находилась в полной изоляции (Каландадзе, Раутиан, 1992). Одной из эндемичных групп плацентарных млекопитающих, сформировавшейся в этой изоляции, можно считать широконосых обезьян. Науке известны по крайней мере 2 формы широконосых обезьян, сходных по пропорциям с антропоидами и ранее ошибочно принимавшихся некоторыми исследователями за предков человека. Речь идет о близких к паукообразным обезьянам (*Ateles*) формам семейства Cebidae *Amerantropoides loysi* и *Caipora bambuorum*. Первая форма известна по экземпляру, добытому и описанному в 1929 г. Вторая форма известна из Бразилии (Бахиа, плейстоцен) по почти целому скелету, где обращает на себя внимание значительное развитие мозговой коробки и обращенное вниз затылочное

отверстие. По нашему мнению, становление существ, сходных с ранними архантропами, и, в конечном итоге, людьми, могло происходить в разных стволах приматов на различных территориях. Важной в становлении таких форм считается стадия древесной формы — брахиатора или формы, использующей помимо рук еще и цепкий хвост. Необходимо значительное развитие мозга, управляющего такими манипуляторами, стереоскопическое зрение, важное в пересеченной трехмерной среде, где требуется глазомер и координация. Поскольку брахиация и подобные ей способы являются достаточно опасными способами передвижения, эволюционно выгодной представляется возможность спуска в наземную среду, где можно ходить на ногах, высоко поднимая голову и высвобождая руки для труда и охоты (некоторые цебидные формы могли также использовать хвост). Важно быть хищным, а затем хищно-всеядным. Получение животной пищи очень существенно для развития мозга большого объема, а тактическое переигрывание добычи (особенно на открытых пространствах) требует его более качественного развития. Возможно, было продуктивное взаимодействие с птицами-падальщиками. При этом важно было иметь длинное детство (до 7—10 лет), насыщенное играми — ненавязчивой, традиционной для живых существ формой обучения. Достигнув размера больше метра, эти формы, также, как это известно для предков человека, начали охотиться на крупных зверей, только для южноамериканских конвергентных архантропов форм это была охота на южноамериканских копытных и крупных ксенартр. В свете такого подхода в качестве более близкой человеку конвергентной формы может рассматриваться ориопитек (*Oriopithecus bamboolii*) — более ранняя, чем австралопитеки, форма (8 млн. лет), развившаяся на территории изолированной фауны Гаргано (Италия).

Фауногенез ракообразных класса Branchiopoda

Коровчинский Н.М.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия
e-mail: nmkor@sevin.ru

Согласно палеонтологическим данным и данным молекулярно-генетических исследований, бранхиоподы являются древней группой ракообразных. Систематические ревизии последних лет позволили более подробно разобраться в закономерностях их географического распространения. Оказалось, что к основным особенностям последнего относится биполярное распространение как целых фаунистических комплексов, так и отдельных таксонов, очень широкое распространение одних из них и очень узкое других, наличие немалого числа видов и популяций, изолированных географически от основных ареалов таксонов, а также концентрация эндемиков в пределах южно-

умеренных и субтропических областей северного и южного полушарий. Все вышеуказанные особенности позволили обоснованно сравнивать бранхиопод с группами организмов (растений, беспозвоночных и позвоночных), лучше изученными палеонтологически и неонтологически, и реконструировать путь исторического формирования их мировой фауны, используя современную версию концепции «оттесненных реликтов» вместо обычно используемого викариантного подхода.

Установлено, что современные бранхиоподы в целом и большинство составляющих их таксонов являются реликтовыми группами, чьи представители были более разнообразными и более широко распространенными в прошлые геологические эпохи. Значительные климатические изменения третичного времени, преимущественно в пределах нынешних тропических и бореальных областей, вызвали массовое вымирание их биот, тогда как в сравнительно менее затронутых катаклизмами южно-умеренных и субтропических областях они остались менее измененными. Хотя большинство бранхиопод можно отнести к реликтам, немногие их группы, в частности, некоторые ветвистоусые ракообразные (группы видов *Daphnia pulex*, *D. longispina*, виды подрода *Eubosmina*), являются эволюционно молодыми и развивающимися.

«*Dinofelis*» (Felidae) — особое звено в эволюции хищных млекопитающих

¹Лавров А.В., ²Потапова Е.Г.

¹Палеонтологический институт РАН, Москва 117997, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия,

e-mail: lavrov@paleo.ru; egpotapova@sevin.ru

Начиная с уровня предков млекопитающих (терапсид) поздней перми, одним из основных направлений в эволюции хищных было развитие гетеродонтности. Зубы дифференцировались на функциональные группы. В дальнейшем внутри функциональных групп зубов происходила их более глубокая специализация. Один из путей развития гетеродонтности был связан с гипертрофией верхнего клыка. Хищников с увеличенным верхним клыком называют саблезубыми. У всех саблезубых форм, как правило, проявляется синдром из 11 устойчивых морфологических признаков, связанных с развитием челюстного аппарата и шеи. Феномен саблезубости возникал неоднократно и независимо в разных отрядах и подклассах Mammalia. Особенно много саблезубых форм сформировалось среди кошачьих, а также среди близких к ним нимравид (Nimravidae). В семействе Felidae множество саблезубых форм, принадлежащих к п/сем Machairodontinae, появились в середине миоцена и исчезли к концу этого периода.

Помимо настоящих саблезубых хищников, существовал большой круг

полусаблезубых форм, которых традиционно объединяют под названием *Dinofelis*. Первые динофелисы появляются на рубеже миоцена-плиоцена, когда род *Machairodus* уже вымер, а другие настоящие саблезубые — *Homotherium* и *Megantereon* — еще не появились. Филогенетические корни этой группы и ее связи с трибами подсемейства Machairodontinae не ясны. Динофелисы просуществовали около 4 млн. лет, но в отношении саблезубости так и остались на начальных стадиях морфологической специализации. К настоящему времени описано 9 видов динофелисов, филогенетические отношения и таксономический статус которых требуют дальнейшего изучения.

Нами получены данные, позволяющие понять некоторые особенности становления саблезубой специализации в этой группе и описать специфику ушной области черепа у двух форм — у *Dinofelis* sp. (Молдавия, ЗИН-34772) и *Dinofelis* sp. (Марокко, АаО-4120).

Критерием саблезубости на начальных стадиях ее развития служит не абсолютный размер клыков, а диспропорция в размерах верхнего и нижнего клыков. У динофелиса верхний клык крупнее нижнего в 2 раза (у современного льва — всего в 1,3 раза). При таком увеличении верхнего клыка у хищных всегда происходит его латеро-медиальное сжатие, что отмечено и для *Dinofelis*. У динофелисов в разной степени выражены все 11 признаков саблезубой специализации.

При становлении саблезубой специализации у *Dinofelis* преобразование шейной области опережало развитие челюстного аппарата. Эти преобразования проявились в усилении и специфическом креплении мышц (шейной *m. sternocleidomastoideus* и гиоидной *m. styloglossus*) на мастоидном бугре, что определило особое строение и крупные размеры последнего. Эти изменения мастоидного бугра оказывают влияние на строение слуховой капсулы и отчасти определяют ее своеобразие, проявляющееся, в частности, в s-образной, как у *Nimravidae*, форме шилососцевидного отверстия, которое сдвинуто назад и расположено не впереди, а позади мастоидного бугра, а также в особом креплении внутренней перегородки.

Отношения основных элементов барабанной стенки (экзотимпаникума, каудального и рострального энзотимпаникума) у *Dinofelis* такие же, как у современных *Felidae*. Однако уровень специализации слухового барабана у *Dinofelis* sp. из Молдавии (ЗИН — 34772) более высокий, чем у барабанов ряда крупных современных кошачьих. Барабанная капсула крупная и имеет грушевидную форму. Она сильно вздута, ее полость разделена на два отдела двухслойной септой, образованной стенками экзотимпаникума и энзотимпаникума. Спереди она налегает на расположенный у вершины промонториума ростральный энзотимпаникум и частично срастается с ним. По соотношению размеров экто- и энзотимпанального отделов полости *Dinofelis* sp. занимает промежуточное положение между ягуаром и львом. Передний край барабана образован энзотимпаникумом. Экзотимпанальный отдел у *Dinofelis* маленький, спереди практически не вздут. Передний карман

узкий, а ямка для слуховых косточек широкая и очень глубокая. Гораздо сильнее, чем у современных кошачьих, вздут энтотимпальный отдел, особенно сзади, где он образует внушительных размеров выпячивание под основание мастоидного и параокципитального отростков. Параокципитальный отросток небольшой и направлен назад. Форма каменистой кости с медиальной стороны округлая (сходна с таковой *Felis catus*), ее дорсо-вентральный размер равен антеро-каудальному. Парафлоккулярная ямка выражена очень слабо. Гребень, отделяющий область наружного слухового прохода от дорсальной поверхности кости, практически не выражен.

Dinofelis sp. (AaO-4120) из Марокко отличается от динофелиса из Молдавии: 1) намного меньшими размерами слуховой капсулы; 2) её овальной формой; 3) меньшими размерами мастоидного отростка; 4) сильным развитием и дорсо-вентральной ориентировкой параокципитального отростка. Внутреннее строение капсулы исследовать не удалось. Однако в строении каменистой кости можно отметить существенные отличия. Форма кости с медиальной стороны имеет типичную для многих кошачьих треугольную форму, а парафлоккулярная ямка хорошо выражена. Гребень дорсальнее наружного слухового прохода развит хорошо, подобно современным *Pantherinae*. Эти различия сопоставимы с уровнем различий соответствующих элементов между родами современных кошачьих, что указывает на возможность того, что описанные формы принадлежат к разным родам.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 05-04-48493 и 06-04-49575 и НШ, грант 4534.2006.4.

Метаморфоз хордовых животных и эволюция механизмов его регуляции

1Смирнов С.В., 2Васильева А.Б.

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

²Биологический факультет МГУ, Москва 119899, Россия
e-mail: evol_morphol_lab@newmail.ru

Для многих хордовых (асцидии, ланцетники, миноги, костистые рыбы и амфибии) характерен двухфазный жизненный цикл, включающий личиночную и взрослую форму. Эти формы могут существенно различаться по морфологии, физиологии и образу жизни. Превращение личинки во взрослое животное происходит в результате метаморфоза (М) — многоуровневой перестройки организма, сопровождающейся утратой одних приспособлений и приобретением других.

Для того чтобы организм в период М сохранил жизнеспособность, перестройка различных систем органов и биохимических циклов должна

происходить комплексно, в строгом взаимном соответствии. Последнее обеспечивается механизмами регуляции М.

Известно, что у хордовых в качестве регуляторов М может выступать множество внешних и внутренних факторов. В качестве внешних большое значение могут иметь физические факторы среды (температура, освещенность, соленость воды и др.), а также экологические (количество и питательность корма, плотность популяции, пресс хищников и др.). Внутренние факторы регуляции не только влияют на скорость метаморфных перестроек, но и определяют саму способность личинки вступить в М, то есть ее компетентность. К числу таких внутренних факторов можно отнести морфогенетические соотношения, энергетические ресурсы организма, разнообразные гуморальные агенты.

Механизм регуляции М в различных группах хордовых строится на двух различных принципах. В первом случае он сходен с механизмом, присущим насекомым, у которых личиночное состояние поддерживается высоким содержанием в организме ювенильного гормона, а М «запускается» при понижении его уровня. Такой тип регуляции характерен для асцидий, у которых роль ювенильного гормона играют HS-протеины (Bates, 2005), и также для миног, у которых личиночная морфология поддерживается высоким содержанием в плазме тиреоидных гормонов (ТГ), а превращение личинки во взрослое животное наступает при его резком понижении (Holmes et al., 1999).

Другой принцип регуляции М, при котором первична его индукция, а не подавление, характерен для костистых рыб и амфибий. Среди рыб М наиболее ярко выражен у камбал, угрей и глубоководных удильщиков. Экспериментально показано, что у камбал повышение уровня ТГ вызывает ускорение М, а понижение — замедляет его, хотя и не блокирует полностью (Trijuno et al., 2002). Вероятно, у рыб ТГ не являются единственными и облигатными индукторами М: на его скорость они влияют в сочетании с гормонами других эндокринных осей (в частности, кортикоидами и пролактином). Основная роль ТГ — обеспечение синхронности метаморфных преобразований.

У хвостатых амфибий при переходе от примитивных к эволюционно продвинутым формам наблюдается усложнение М за счет увеличения числа метаморфизирующих систем, амплитуды метаморфных преобразований и их концентрации на более коротком промежутке времени. Соответственно, необходимость их синхронизации повлекла за собой совершенствование механизмов регуляции М. Так, если у примитивных саламандр большую роль в регуляции онтогенетических процессов играла морфогенетическая индукция, то у более продвинутых приоритетное значение приобрела эндокринная индукция с ТГ в качестве основного индуцирующего фактора (Смирнов, 2006). Наконец, у бесхвостых амфибий ТГ становятся единственным и облигатным индуктором М: их воздействия достаточно, чтобы вызвать М, а при их отсутствии М полностью блокируется. Остальные внутренние факторы регуляции приобретают второстепенное значение, и личинки бесхвостых

обладают компетентностью практически всегда.

Подобная однофакторная регуляция М имеет ряд преимуществ перед многофакторной: она создает условия для более всеобъемлющего, но при этом синхронного и кратковременного М. Кроме того, отказ от жестких морфогенетических связей в процессе онтогенеза допускает большую дивергенцию личиночной и взрослой форм, каждая из которых приобретает возможность наращивать число специфических адаптаций.

Однако однофакторная регуляция М создает и определенную проблему. Так как на фоне возрастающей роли ТГ остальные внутренние и внешние регуляторные факторы теряют значение, возникает угроза для пластичности М, то есть изменения его темпов и полноты в зависимости от внешних условий. У разных групп хордовых эта пластичность обеспечивается различными механизмами. У миног и рыб она достигается работой других (не тиреоидных) гормонов, прежде всего кортикоидов, которые через механизмы стрессовой реакции обеспечивают посредничество между внешней средой и гормонами тиреоидной оси. Сходные механизмы действуют у хвостатых амфибий. Кроме того, у них возможности менять скорость и полноту М способствует разобщенность гормональных сфер, отвечающих за соматическое и половое развитие. Это делает возможной неотению, которая у многих хвостатых имеет факультативный характер и зависит от условий среды. У бесхвостых амфибий, напротив, развитие половых структур зависит от ТГ, и они не способны размножаться до прохождения М. Однако они могут существенно менять длительность личиночного развития за счет тонкого взаимодействия различных внутренних и внешних факторов, но лишь на строго определенной стадии онтогенеза, после прохождения которой М уже неизбежен (Denver et al., 2002).

Таким образом, в эволюции механизмов регуляции М у хордовых можно выявить следующие тенденции: 1) сокращение количества факторов, принимающих участие в регуляции М; 2) усиление роли внутренних факторов, в первую очередь гормональных; 3) среди последних — усиление роли ТГ, которые на ранних этапах эволюции выполняли функцию синхронизатора, а на поздних — облигатного индуктора метаморфных преобразований; 4) совершенствование эндокринных механизмов, обеспечивающих пластичность М в соответствии с условиями внешней среды.

Видообразование, эволюция и расселение липаровых рыб

Чернова Н.В.

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург 199034, Россия
e-mail: chernova@zin.ru

Липаровые (*Liparidae* Gill, 1861) — обширная и прогрессивно развивающаяся группа кottoидного ствола скорпенообразных рыб

(Scorpaeniformes). Липариды широко распространены в умеренных и холодных водах Мирового океана и населяют все батиметрические зоны — от литорали до ультраабиссали желобов (6—8 тыс. м) (Андрияшев, 2003). *Pseudoliparis belyaevi* Andriashev et Pitruk, 1993 из Курило-Камчатского и Японского желобов с глубины 6156—7587 м является самым глубоководным видом из всех рыб. В семействе насчитывают не менее 357 видов 30 родов. Список таксонов приведен в работе Черновой (Chernova et al. 2004) с дополнениями в других работах: Чернова, 2004; Chernova, Stein, 2004; Orr, 2004; Orr, Busby, 2004; Чернова, 2005; Stein, 2005; Chernova, 2006. Плюс 3 вида надвидового комплекса *Paraliparis* (*copei*), рассматривавшиеся ранее в ранге подвидов. Из этого списка через руки автора прошло около половины всех видов, и описаны (в том числе с соавторами) новые виды трех родов (общим числом 71). Происхождение липаровых связано с водами северной части Тихого океана, где сосредоточено около половины всех видов, 76% родов и 72% родовых эндемиков. В семействе 4 больших рода: *Paraliparis* Collett, 1879 (116 видов), *Careproctus* Kroyer, 1862 (109), *Liparis* Scopoli, 1777 (63) и *Pseudnos* Barnard, 1927 (27). На остальные 26 родов, включающие каждый по 1—5 видов, приходится лишь 11% видового разнообразия.

В семействе намечаются 4 крупные, эволюционно прогрессивные ветви — липарисная, карепроктусная, паралипарисная и пседносная. Каждая характеризуется особым направлением функционально-морфологических преобразований и в процессе адаптивной радиации сумела освоить новую биотопическую зону: *Liparis* — шельф морей северного полушария от приливно-отливной зоны обычно до глубины 270, реже — 647 м, *Careproctus* — батиаль, абиссаль и хадаль Мирового океана (до глубины 5453 м), *Paraliparis* — бентопелагиаль (до глубины 3585 м) и *Pseudnos* — мезопелагиаль. Для каждой ветви рассмотрены морфологические и иные адаптации, связанные с освоением обширных пространств новых биотопов. Предложено разделить *Liparidae* на 4 подсемейства.

Наибольшее видовое разнообразие *Liparis* и *Careproctus* приурочено к водам Японского и Охотского морей. Центр видового разнообразия *Paraliparis* смещен в южное полушарие, где имеются два очага — патагонско-антарктический и австралийский. Австралийские *Paraliparis* представляют собой монофилетическую группу, эволюция которой протекала в условиях изоляции.

Происхождение *Pseudnos* связано с южноавстралийскими водами. Морфологические преобразования *Pseudnos* в значительной мере противоположны основным тенденциям эволюционного развития в ряду *Liparis-Careproctus-Paraliparis*. Морфологические перестройки в линии *Pseudnos* оказались эволюционно перспективными и привели к бурному видообразованию. Это отличает *Pseudnos* от других липаровых, делавших попытку оторваться от дна и уйти в пелагиаль: направления *Nectoliparis* Gilbert et Burke, 1912, *Prognatoliparis* Orr et Busby, 2001, *Edentoliparis* Andriashev, 1990 оказались тупиковыми и привели лишь к формированию монотипичных родов. Для объяснения широкого

распространения карликовых мезопелагических видов *Pseudnos* в Мировом океане предложена гипотеза их расселения по глобальной системе океанических течений.

Внутри каждого из четырех больших родов по комплексу морфологических признаков выделяются надвидовые группы; виды в каждой из них распространены аллопатрично.

Фауна липарид Северной Атлантики имеет смешанное происхождение. 5 надвидовых групп *Liparis* и 3 группы подрода *Careproctus* Kroyer, 1862 распространены прервано в бореальных областях Атлантики и Пацифики. Для объяснения возникновения дизъюнктивных ареалов применима амфибореальная концепция Ч. Дарвина — Л.С. Берга, предполагающая возможность расселения предковых форм через арктические моря. Для 4 надвидовых групп *Paraliparis* и 3 групп подрода *Careproctula* Andriashev, 2003 предполагается расселение предковых форм из Патагонско-Антарктического региона вдоль континентальных склонов на север, до глубин Северной части Атлантического океана, в соответствии с гипотезой трансокеанского (неарктического) расселения вторично глубоководных видов рыб (Андрияшев, 1990, 2003). Обосновывается возможность происхождения эндемично арктического монотипичного рода *Rhodichthys* Collett, 1879 от карепроктусной, а не от паралипарисной ветви. Обсуждается возможность происхождения монотипичного *Eutelichthys* Tortonese, 1959 — эндемика Средиземного моря, от восточноатлантических *Paraliparis* (близких *P. hystrix* Merrett, 1983 и *P. murieli* Matallanas, 1984). Предковые глубоководные формы могли проникнуть в Средиземное море из Атлантики в период раскрытия пролива Гибралтар 5,2—5,0 млн. лет назад.

В семействе липаровых интенсивные процессы видообразования сопряжены с процессами расселения и освоения новых биотопических зон.

Стендовые доклады

Эволюция формы и функции раковины Cephalopoda

Бизиков В.А.

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
Москва 107140, Россия
e-mail: bizikov@vniro.ru

Превращение раковины головоногих моллюсков из наружной во внутреннюю стало фундаментальным ароморфозом, определившим направление дальнейшей эволюции этой группы и ее современный успех. В настоящее время в фауне головоногих формы с внутренней раковиной (п/кл. *Coleoidea*) абсолютно преобладают над наружнораковинными (п/кл. *Nautilodea*): первые представлены 650—660 видами, играющими важную роль в морских экосистемах; вторые насчитывают не более 10 видов единственного рода *Nautilus*.

Погружение раковины головоногих внутрь тела сопровождалось коренной сменой способов движения. У *Nautilus* имеется только один способ движения — гидрореактивный. Он обеспечивается резким втягиванием головы внутрь жилой камеры в результате сокращения толстых лентовидных головных ретракторов. Мантия у наутилуса практически лишена мускулатуры и служит лишь для секреции раковины и герметизации мантийной полости во время реактивного выброса. У *Coleoidea* реактивная тяга создается сокращением мускулистой мантии. Это позволяет значительно увеличить мощность реактивного движителя за счет увеличения объема мантийной полости и силы выброса. Кроме того, у *Coleoidea* появляется принципиально новый и более экономичный способ плавания посредством ундуляционного движения плавников. Последние, по-видимому, образовались из складок мантии в процессе обрастания ею раковины.

Формирование мускулистой мантии и погружение раковины внутрь тела — процессы взаимосвязанные и взаимообусловленные. По-видимому, уже у древнейших *Coleoidea* развивающаяся мантия полностью покрыла раковину, и мантийный эпителий сформировал вокруг нее замкнутый раковинный мешок. Формирование эпителиального мешка, плотно облегающего раковину, позволило *Coleoidea* стать единственной группой среди моллюсков, решившей проблему прикрепления мышц к наружной поверхности раковины. Важно отметить, что до формирования раковинного мешка, замкнутого на дорсальной стороне, эффективное прикрепление мантии к раковине и, следовательно, использование ее в качестве органа локомоции, с функциональной точки зрения невозможны.

Трансформация раковины из наружной во внутреннюю сопровождалась сменой ее основных функций. У *Nautilus* раковина выполняет защитную, гидростатическую и опорную функции. Последняя имеет второстепенное значение вследствие слабого развития локомоторного аппарата. У *Coleoidea* опорная функция раковины преобладает: раковина становится внутренним скелетом, к которому прикрепляются мышцы нового локомоторного аппарата: мантии, воронки и плавников. Защитная функция раковины у колеоидей полностью утрачивается, а гидростатическая сохраняется лишь у немногих представителей. Изменение функции раковины *Coleoidea*, в свою очередь, обусловило изменение ее структуры. Развитие мускульной мантии привело к редукции жилой камеры и появлению на ее дорсальной стенке выступающей вперед пластинки — проостракума, — служащей для опоры мантийных мышц. Фрагмокон значительно уменьшился в размерах, и на его наружной поверхности стал откладываться новый раковинный слой: вторичный периостракум. До тех пор, пока раковина сохраняла гидростатическую функцию (т.е. фрагмокон), она оставалась обизвествленной. Исчезновение фрагмокона приводило к полной декальцинации раковины. В самом деле, газово-жидкостный гидростатический аппарат головоногих может функционировать лишь при наличии жестких стенок, фиксирующих его объем и способных выдерживать колебания внешнего давления при вертикальных перемещениях животного. Напротив, внутренний скелет, если он не сочлененный, как у хордовых, должен быть гибким, эластичным и по возможности легким. Среди современных головоногих нет ни одного примера обизвествленной раковины без фрагмокона. Ярким примером функционально обусловленного обизвествления раковины являются белемниты: их гидростатический аппарат (фрагмокон и его противовес, роострум) обизвествлен, а опорный аппарат (проостракум) декальцинирован.

Зоны контакта мышц с раковиной у *Coleoidea* могут быть разделены на два типа: первичные и вторичные. Первичные контакты унаследованы *Coleoidea* от наружнораковинных предков. Они образованы ректракторами головы и воронки и характеризуются непосредственным прикреплением мышц к внутренней поверхности раковины. Вторичные контакты появились в результате обрастания мантией раковины в процессе погружения последней внутрь тела. Они образованы мантией и ее производными (плавниками) и характеризуются опосредованным взаимодействием мышц и раковины через раковинный мешок. В зонах вторичного контакта прикрепление мышц к раковинному мешку, плотно облегающему раковину, функционально равноценно их непосредственному прикреплению к раковине. При этом в местах прикрепления мантии и плавников к раковинному мешку, как правило, образуется более или менее выраженный хрящ. В пределах п/кл. *Coleoidea* прослеживается эволюционная тенденция уменьшения зон первичного контакта и развития зон вторичного контакта мышц с раковиной. Характер прикрепления мышц в зонах первичного контакта весьма консервативен: как правило, непосредственно к внутренней поверхности раковины. Напротив, в зонах вторичного контакта

реализованы разнообразные способы прикрепления, которые могут быть разделены на три основных типа: неподвижное, подвижное скользящего типа (плавники), подвижное замкового типа (затылочный замыкательный хрящ).

В некоторых эволюционных стволах *Coleoidea* прослеживается тенденция к редукции раковины вплоть до ее исчезновения. Окончательная потеря раковины связана с развитием бентосной жизненной формы (*Incirrata*) или планктонной жизненной формы (*Incirrata*, *Idiosepiidae*, некоторые *Cranchiidae*). Как правило, исчезновение раковины сопровождается потерей способности к гидрореактивному плаванию, однако не влечет за собой изменения плана строения, который у безраковинных форм остался таким же, как у близкородственных форм с раковинной.

Эволюция локомоторного аппарата *Coleoidea* повторяет принципиальные морфо-функциональные решения, реализованные ранее в локомоторном аппарате рыб. Однако у головоногих она проходит на основе принципиально иного — моллюсковой — плана строения. И у *Coleoidea*, и у рыб сформировался внутренний продольный опорный элемент, соразмерный с длиной тела: гладиус и хорда, соответственно. Подобно примитивным рыбам, вокруг гладиуса *Coleoidea* развился внутренний хрящевой скелет, обеспечивающий прикрепление мышц локомоторного аппарата и защиту головного мозга. На основе этого опорного комплекса сформировались органы локомоции, использующие ундуляционный способ движения: плавники у *Coleoidea*, хвост и плавники — у рыб. В обоих эволюционных стволах формирование внутреннего скелета сопровождалось редукцией скелета наружного: у головоногих это выражалось в трансформации наружной раковины во внутреннюю, у рыб — в редукции внешнего костного панциря, имевшегося у примитивных групп (*Placoderma*). К принципиальным отличиям головоногих и рыб, обусловленным различиями в планах строения, относятся мономерное строение локомоторной мускулатуры головоногих (метамерное у рыб), различные исходные способы движения: реактивный у головоногих и ундуляционный — у рыб.

Механизмы эволюции рудиментов и атавизмов

Дзеверин И.И., Гхазали М.А.

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,

Киев 01601, Украина

e-mail : igor_dzeverin@yahoo.com; mariaghazali@yahoo.com

Проблема механизмов постепенной редукции бесполезных органов относится к числу классических в теории эволюции и имеет свою долгую историю. Для Ж.Б. Ламарка процессы редукции — один из примеров действия постулированного им закона неупотребления органов. Ч. Дарвин объяснял редукцию неупотреблением органов, иногда при содействии естественного

отбора, однако понимал недостаточность этих факторов для объяснения конечных стадий процесса (когда орган уже утрачивает всякое функциональное значение). Дарвин высказал поэтому предварительную гипотезу, согласно которой каждая часть организма скорее варьирует в направлении уменьшения, чем увеличения. По сути, дальнейшее развитие биологии подтвердило эту догадку. Орган, структура которого не подвергается испытанию в борьбе за существование (некий дарвинистический аналог ламарковского принципа неупотребления органов), вероятнее всего, будет деградировать в ряду поколений.

И.И. Шмальгаузен обосновал теоретически и проиллюстрировал на примерах, что прекращение отбора, поддерживавшего некую структуру в стабильном состоянии, приводит к дезорганизации этой структуры (уменьшению размеров, упрощению строения, нарушению корреляций между частями структуры, увеличению диапазона изменчивости) и, в конечном итоге, к полной ее утрате. Морфологические признаки формируются в онтогенезе посредством индукций, каждая из которых — результат взаимодействия специфических реагентов — индуктора и реагирующей ткани. Эти реагенты должны, следовательно, формироваться в онтогенезе одновременно. В эволюции бесполезных структур согласованность созревания индуктора и реагирующей ткани нарушается случайными мутациями в генах, контролирующих сроки их развития, а в эволюции структур, нужных организму, накопление мутаций сдерживается естественным отбором. Нарушения механизмов индукции становятся причиной увеличения изменчивости и упрощения строения рудиментарных органов вплоть до полного их исчезновения. Случайное совпадение во времени формирования реагентов вследствие новых мутаций ведет к восстановлению органа (обычно с явными чертами недоразвития): так появляются атавизмы. Шмальгаузен предполагал, что в некоторых случаях орган может быть редуцирован и отбором, однако основным механизмом редукции было накопление нейтральных мутаций в условиях отсутствия отбора.

Анализ динамики частот генов и генных комплексов в условиях отсутствия отбора, осуществленный к настоящему времени многими учеными, привел, однако, к иным результатам. Моделирование эволюции полигенного аддитивно детерминированного признака, основанное на теории нейтрализма М. Кимуры, показывает, что в условиях селективной нейтральности в ряду поколений происходит увеличение вариабельности, но не направленное изменение. То есть, редукция не более вероятна, чем увеличение органа, а длительный редукционный процесс, в результате которого орган может быть полностью утрачен без участия отрицательного отбора, вообще неправдоподобен. Но это противоречие между концепцией Шмальгаузена и теоретическими обобщениями эволюционной генетики снимается, если учесть индукционный механизм формирования сложной структуры.

Математические модели эволюционных изменений признаков,

формирующихся в онтогенезе путем индукции, позволяют объяснить характерные черты рудиментации: постепенное уменьшение органа, повышение его изменчивости, возможность восстановления органа в виде атавизма, который может даже стать основой для появления новых адаптаций в отдаленном будущем. Расчеты показывают, что отрезок времени, достаточный для полной утраты рудиментарных органов, намного меньше, чем обычные периоды макроэволюционных изменений. Генетическая корреляция с важными структурами и некоторое адаптивное значение самого рудимента — это те особенности, которые могут, по-видимому, предотвратить его быструю потерю.

Описание эволюции онтогенеза в генетических терминах представляется весьма перспективным подходом и в изучении нерегрессивной эволюции. Между концепцией Шмальгаузена и моделями современной теоретической генетики нет непроходимой пропасти: они вполне могут быть согласованы.

К вопросу о происхождении и эволюции злаков

Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А.

Институт биологии Уфимского НЦ РАН, г. Уфа 450054, Россия
e-mail: kruglova@anrb.ru

Экспериментально установлено, что в адекватных условиях культивирования *in vitro* морфогенетически компетентные клетки пыльника могут дать начало соматическому зародышу — эмбриониду, который далее способен прорасти и развиваться в нормальное плодonoсящее растение. На примере одного и того же генотипа яровой мягкой пшеницы — гибридной линии Фотос — проведен детальный сравнительный цито-гистологический анализ эмбриоида и зиготического зародыша в динамике развития от инициальной клетки (морфогенетически компетентной клетки пыльника — микроспоры и зиготы, соответственно) до зрелой структуры (растение в фенофазе полной спелости зерна) с применением как световой, так и электронной (сканирующей и трансмиссионной) микроскопии.

Установлено, что при относительно низкой концентрации синтетического ауксина 2,4-Д (0,1—0,5 мг/л) в индукционной питательной среде в условиях *in vitro* формируются эмбриониды, характеризующиеся значительным сходством развития с зиготическим зародышем. Так, в своем развитии эмбрионид проходит фазы blastomerization и organogenesis, характерные и для зиготического зародыша. Для эмбриоида, как и для зиготического зародыша, также характерна полярность, дискретность развития, клеточная и гистогенная дифференциация, автономность. Последовательность заложения и формирования органов эмбриоида характеризуется той же последовательностью, что и в зиготическом зародыше. В результате образуются зрелые эмбриониды с органами, типичными для зрелых зародышей злаков. В то же время для эмбриоида, в отличие от

зиготического зародыша, характерны дифференциация специализированного слоя «эпителия» по всей поверхности, отложение крахмала с самых первых этапов развития и изменение формы щитка и колеоптиля. Кроме того, различия проявляются в равном паттерне первых клеточных делений, относительно позднем становлении полярности и дорсовентральности строения эмбриоида. Однако все эти особенности развития эмбрионидов не влияют на их способность к прорастанию и формированию нормальных плодоносящих растений-регенерантов. В целом показано, что формирование эмбриоида осуществляется по типу эмбриогенеза с поздней гистогенной дифференциацией, свойственному обширной группе цветковых растений, лежащих преимущественно в основании филогенетического дерева, и рассматриваемому как примитивный тип.

При относительно высокой концентрации синтетического ауксина 2,4-Д (1,0—1,5 мг/л) в индукционной питательной среде в условиях *in vitro* формируются эмбриониды, развивающиеся аналогично зародышу двудольных с прохождением не характерных для злаков сердечковидной, торпедовидной и двусемядольной фаз. Такие эмбриониды останавливаются в развитии в двусемядольной фазе, не формируя растения-регенеранты.

Полученные данные позволяют включиться в дискуссию о происхождении однодольных, в частности, злаков. Принято считать, что однодольные происходят от двудольных, и зародыш однодольного есть не что иное, как претерпевший раннюю девиацию зародыш двудольного с уменьшением числа симметрично расположенных боковых зачатков семядолей. Наши данные о сходстве развития части эмбрионидов пшеницы (однодольного растения) и зародыша двудольных свидетельствуют, скорее, о параллельной эволюции однодольных и двудольных, возможно, от общего предка.

Исследование поддержано грантами РФФИ, грант 05-04-97911, РФФИ-офи, грант 05-04-08114, программой «Ведущие научные школы РФ», грант НШ 4834.2006.4 и ГНТП РБ «Воспроизведение биологических ресурсов РБ».

Мутации, эмбриогенез и эволюция у млекопитающих

Исакова Г. К.

Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск 630090, Россия
e-mail: isakova@math.nsc.ru

Проведенное нами цитогенетическое изучение явления задержанной имплантации (облигатной эмбриональной диапаузы) у животных нескольких видов семейства *Mustelidae* показало, что это явление состоит не только в задержке имплантации, но и в изменении хронологии (тайминга) всех событий эмбриогенеза. Исходя из тезиса, что изменения в тайминге эмбриогенеза лежат в основе всех эволюционных преобразований, существование обязательной

стадии диапаузы в эмбриогенезе отдельных видов животных в пределах разных таксонов следует рассматривать как признак пребывания этих видов в процессе эволюционной дивергенции. Поскольку облигатная диапауза является новым видовым признаком по отношению к животным с обычным течением эмбриогенеза, то её возникновение должно быть связано с изменением в ДНК животного предкового вида. Вполне вероятно, что таким изменением может быть перестройка в его кариотипе. Известно, что доминирующим механизмом эволюционной реорганизации кариотипа у млекопитающих, и в том числе в семействе *Mustelidae*, является Робертсоновская транслокация. Известно также, что перестройки в кариотипе ведут к изменению в локализации, количестве и свойствах гетерохроматина, что может вызвать, в свою очередь, изменение в экспрессии генов в пределах всего генома. Если в эту перестройку вовлекутся гены (или системы генов), контролирующие тайминг эмбриогенеза, то изменится характер их экспрессии и возникнет новый наследуемый тайминг развития эмбрионов. Хромосомная перестройка и гетерохрония в эмбриогенезе вызовут повышение генетического и морфологического разнообразия среди эмбрионов, и естественный отбор, действующий в эмбриональном и постнатальном периодах, приведёт к возникновению субпопуляции особей, имеющих адаптивное преимущество в новых условиях внешней среды. Таким образом, возможно существование следующей цепи событий: хромосомная перестройка — изменение в гетерохроматине — изменение в тайминге эмбриогенеза — повышение генетического и морфологического разнообразия в потомстве — естественный отбор — внутривидовая дивергенция — видообразование. Причинными факторами этого пути эволюции могут быть также генные мутации и направленная селекция, ведущие к функциональной реорганизации генома.

Конвергенция и фенетические аналогии у соскребывателей в семействе Cyprinidae (Osteichthyes)

Лёвин Б.А.

Институт биологии внутренних вод РАН,
Ярославская обл., Борок 152742, Россия
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия
e-mail: borislyovin@mail.ru

Рыбы-соскребыватели в сем. Cyprinidae, обладающие приостренным роговым чехликом на челюстях для соскребания зоо- и фитоперифитона, особенно широко распространены в тропических и высокогорных областях. Характерно, что такой способ питания и комплекс связанных с ним морфо-экологических адаптаций возник, очевидно, независимо в различных

филетических линиях сем. Cyprinidae: Barbinae, Labeoninae, Garrinae, Schizothoracinae, Chondrostominae, Xenocyprininae и др. По приблизительной оценке, число скребущих видов среди Cyprinidae не менее 440, то есть около 20% видов семейства.

Значительное сходство в строении морфологических структур, обусловленное скребущим типом питания, обязано своим возникновением конвергенции. Обилие аналогий фенетических состояний (Мина, 1986) долго маскировало явление конвергенции, и многие таксоны, реально относящиеся к разным подсемействам и родам, описывали в составе одного таксона на основании внешнего сходства. Цель настоящей работы — рассмотрение причин и последствий конвергенции в семействе Cyprinidae, связанной со скребущим типом питания.

Исследованные нами соскребыватели родов *Capoeta* Valenciennes, 1942, *Varicorhinus* Rüppell, 1836, *Onychostoma* Günther, 1896, *Scaphiodonichthys* Vinciguerra 1890, *Osteochilus* Günther, 1868 и *Garra* Gamilton, 1822, а также, согласно литературным данным, представители многих других таксонов обладают очень сходными состояниями ряда морфологических признаков. Основные: поперечная или подковообразная форма нижней челюсти, редукция усиков или их отсутствие, эпидермальные бугорки на рыле, длинный пищеварительный тракт (у скребущих зоофагов он короче, чем у фитоперифитонофагов), короткая и широкая голова, пониженное число отверстий сейсмодатчиков системы на костях черепа. У всех исследованных видов соскребывателей окраска перитонеума темная или черная. Г.В. Никольский (1950) считал, что появление черной брюшины есть приспособление для защиты половых желез от чрезмерного воздействия ультрафиолетовых лучей. Однако нам представляются более вероятными предположения о связи этого феномена с защитой пищеварительных ферментов от разрушения ультрафиолетовыми лучами, либо с накоплением метаболитов, которые нельзя вывести из организма (Matthes, 1963).

Конвергенция по многим признакам привела к обилию фенетических аналогий в филетически близких таксонах. Например, в подсемействе Barbinae многие виды родов *Varicorhinus*, *Capoeta* и *Onychostoma* более схожи между собой по внешнеморфологическим признакам, чем с соскребывателями из других подсемейств, хотя и произошли от разных неспециализированных предковых групп (Berrebi, Valiushok, 1998; Tsigenopoulos et al., 2003). При анализе еще более близких таксонов, каковыми, например, являются роды *Labeobarbus* Rüppell, 1836 и *Varicorhinus*, в некоторых случаях трудно отнести скребущую форму к тому или другому роду. Храмули *Varicorhinus* — специализированные соскребыватели, в то время как усачи *Labeobarbus* — полиморфная группа. Некоторые виды усачей, однако, способны порождать трофические морфы, в том числе скребущую форму (Banister, 1973). Относить ли ее к храмулям *Varicorhinus* или к усачам *Labeobarbus*, иногда можно решить лишь после подробного морфологического анализа.

Конвергенцию признаков рыб-соскребывателей в семействе Cyprinidae можно объяснить канализацией морфо-экологических филетических трансформаций. Родственные группы родов и таксоны уровня подсемейства имеют схожие и ограниченные возможности морфологической трансформации. Известно, что среди *Schizothoracinae* и *Barbinae* некоторым видам свойствен дискретный трофический полиморфизм (sensu Roberts, 1998). В родах *Schizothorax* Heckel (1838), *Poropuntius* Smith, 1931 и *Labeobarbus* среди прочих трофических морф отмечается и скребущая (Берг, 1914; Golubtsov, 1993; Roberts, 1998; Mina et al., 2001). Вероятно, дискретная фенотипическая изменчивость, связанная с разделением ресурсов (resource partitioning), определяется генетической программой и может реализоваться у разных видов и популяций при благоприятных условиях. Подобная внутривидовая диверсификация способствует освоению разнообразных пищевых ресурсов и может привести к эволюционной дивергенции. Возникновение соскребывателей в разных филетических линиях Cyprinidae хорошо согласуется с законом гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (1935).

Работа поддержана РФФИ, грант 04-06-48352 и INTAS, грант 05-109-5063. Автор благодарен М.В. Мине за замечания по первому варианту рукописи.

**Эволюционное значение изменчивости меристических признаков,
выявляемой при экспериментальном изменении темпов онтогенеза, на
примере африканского усача *Labeobarbus intermedius* Rüppell, 1836
(Cyprinidae: Osteichthyes)**

¹Лёвин Б.А., ²Дзержинский К.Ф., ³Шкиль Ф.Н., ²Смирнов С.В.

¹Институт биологии внутренних вод РАН,
Ярославская обл., Борок 152742, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия

³Институт биологии развития РАН, Москва 117339, Россия
e-mail: borislyovin@mail.ru

Меристические признаки традиционно ценны в таксономии рыб. Считается, что они менее изменчивы, чем пластические признаки. В семействе Cyprinidae наиболее стабильны на видовом и родовом уровнях (а иногда и на уровне подсемейства) такие показатели, как число рядов глоточных зубов и число зубов в этих рядах, число лучей в парных и непарных плавниках, определенные пределы числа чешуй в боковой линии и др. Даже небольшое изменение в значениях этих сериальных элементов считается эволюционно значимым. Однако, как выяснилось недавно, необычайно высокую вариабельность числа меристических элементов среди потомства одной пары

родителей можно получить экспериментально (методика, условия эксперимента и результаты описаны ранее — см. Смирнов и др., 2006; Смирнов, Лёвин, 2007).

В эксперименте по изменению темпов онтогенеза под воздействием тиреоидного гормона (T_3) получены весьма неожиданные данные по увеличению диапазона изменчивости обсуждаемых структур у крупного африканского усача *Labeobarbus intermedius*. Обнаружено, что группы сибсов, развивавшиеся в разных скоростных режимах, различаются с хиатусом (т.е. как хорошие виды) по числу чешуй в боковой линии, числу рядов глоточных зубов и числу лучей в плавниках. При этом группы особей, развивавшихся при «ускоренном» режиме онтогенеза, характеризуются существенно меньшими численными показателями сериальных элементов, в то время как те, которых содержали в режиме «замедленного» онтогенеза — большими. Минимальное число сериальных элементов у рыб с «ускоренным» онтогенезом значительно меньше минимального значения соответствующего показателя у рыб, развивавшихся в нормальном скоростном режиме, и у рыб, взятых из природной популяции. Максимальное число этих элементов у особей с замедленным развитием превысило их максимальное число у рыб, развивавшихся в нормальном скоростном режиме, и у рыб, взятых из природной популяции. Выявленное направленное изменение значений признаков в разных экспериментальных группах коррелирует с концентрацией T_3 — важнейшего регулятора скорости морфогенетических процессов у рыб.

Первое очевидное следствие из полученных данных — наличие у исследованных рыб, помимо «обычной», проявляющейся в природных популяциях, изменчивости, «скрытой», или латентной, которая обычно не проявляется, но может быть реализована при некоторых экстремальных или особенных условиях. Диапазон скрытой изменчивости выходит за пределы нормы реакции. Полученные в нашем эксперименте предельные состояния морфологических признаков (фенетические образцы) не укладываются в рамки видовой изменчивости, а зачастую и в рамки изменчивости на уровне рода.

Фактически, в эксперименте смоделирована ситуация направленного сильного смещения нормы реакции меристических признаков вида в результате эпигенетического изменения реализации унаследованной от предков морфогенетической программы. Направленное смещение нормы реакции привело к кардинальному изменению фенотипа. Как показало исследование, эта модификация может произойти в одном поколении, видимо, вследствие изменения «предписанной» программы работы регуляторных генов. В этом случае нельзя исключить возможность подобного смещения нормы реакции и в естественных популяциях, и что полученная таким образом новая форма может оказаться востребованной для эволюции. Вероятным сценарием ускоренного преобразования формы может быть мутация генов, ответственных за активность тиреоидной оси, регулирующей процессы морфогенеза, а также влияющей и на другие аспекты биологии рыб.

Таким образом, мы вплотную подходим к возможности сальтационного

возникновения новых эволюционно значимых единиц. Неизвестно, при каких условиях в природе кардинально и быстро измененные особи способны к размножению, изоляции и образованию нового устойчиво существующего таксона. Но это уже тема отдельного исследования. В данном случае мы убедились на фактическом материале в существовании механизма кардинального, быстрого и направленного изменения фенотипа. Это существенно расширяет представления о роли «скрытой», или потенциальной изменчивости в эволюции и укрепляет гипотезы «hopeful monsters» Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), «punctuated equilibria» Элдреджа и Гулда (Eldredge, Gould, 1972) и «sudden origin» Шварца (Schwartz, 1999; Maresca, Schwartz, 2006).

Работа поддержана РФФИ, гранты 06-04-48325, 07-04-00141 и программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Влияние отбора на характеристики жизненного цикла амфибий: оценки по данным многолетней динамики популяций

Ляпков С.М.

Биологический ф-т МГУ, кафедра биологической эволюции,
Москва 119992, Россия
e-mail: lyapkov@mail.ru

Предлагаемые оценки действия отбора основаны на определении выживаемости и возрасто-специфической плодовитости особей одной популяции и вычисления чистой скорости размножения данной генерации $R_0 = \sum l_x m_x$, где m_x — средняя плодовитость возрастного класса x (в расчете на одну самку), l_x — доля особей, доживших до возраста x относительно начальной численности генерации. На этой основе можно получить количественные оценки действия отбора на фенотипические признаки, играющие важную роль в жизненном цикле, например, сроки завершения предметаморфозного развития и размеры по окончании метаморфоза. Для таких исследований бурые лягушки представляют собой удобный модельный объект, т.к. взрослые особи хорошо заметны и легко могут быть пойманы в период размножения, причем каждая самка откладывает в год только одну кладку. Границы популяции могут быть хорошо обособлены при наличии одного или нескольких близко расположенных стабильных водоемов, в которых размножается большая часть взрослых особей, и которые обеспечивают данной популяции регулярное пополнение молодью.

Методически самый трудоемкий, но позволяющий получить наиболее полную информацию о динамике генерации, подход состоит в массовом мечении особей по завершении метаморфоза (сеголеток), с выделением нескольких фенотипических классов, и в последующих многолетних отловах

взрослых особей. В исследованной нами подмосковной популяции остромордой лягушки первое размножение происходит минимум после двух зимовок, а последнее (у большинства особей) — в возрасте 5–6 лет. Поэтому после проведения массового мечения сеголеток 1989 и 1990 годов рождения мы с 1991 по 1996 годов отлавливали взрослых особей, возвращавшихся в тот же самый водоем для размножения. В результате этих отловов для каждого фенотипического класса были получены оценки R_0 , а также выживаемости за период от завершения метаморфоза до первого и каждого последующего размножения. С помощью этих данных можно также оценивать действие отбора на различные генерации, различающиеся размерами по окончании метаморфоза и сроками выхода из водоема.

Менее трудоемким является подход, основанный на выборочном определении возраста взрослых особей в нерестовых водоемах. В этом случае необходимо проводить и ежегодные учеты всех кладок на территории, занимаемой изучаемой популяцией. Тогда по возрастному составу можно рассчитать абсолютные численности особей каждого возраста за год, а по данным за ряд последовательных лет — выживаемость. Но в этом случае можно оценить действие отбора только на возрасто-специфические размеры и репродуктивные характеристики взрослых особей. Полученные значения R_0 можно сопоставить и с характеристиками сеголеток тех же генераций, оцененными по выборкам.

Такие данные были получены для 6 фенотипических классов двух генераций (1989 и 1990 годов), а также для 3 классов генерации 1991 года. Максимальное значение R_0 среди особей сравнительно многочисленной генерации 1989 года было у самок, выросших из исходно крупных сеголеток, минимальное — выросших из исходно мелких. При этом у самок, выросших из рано вышедших на сушу сеголеток, R_0 было больше, чем у выросших из поздно вышедших. Однако у особей 1990 года, отличающихся меньшей начальной численностью, подобной сильной взаимосвязи исходных размеров сеголеток и времени выхода их на сушу с R_0 не наблюдалось. Сопоставление средних значений длины тела сеголеток и времени выхода из водоема с величиной R_0 у 6 генераций (1989–1991 годов рождения и трех более ранних, 1982–1984 годов) также не выявило сильного влияния этих характеристик на приспособленность.

Для большего числа генераций мы могли использовать только данные по характеристикам взрослых особей. Сопоставление с R_0 демографических и репродуктивных характеристик самок 15 генераций не выявило признаков, оказывающих сильное влияние на увеличение R_0 , если не считать выживаемости до завершения 3-й и 4-й зимовок (которая, по сути, характеризует не только особей, но и факторы смертности). Сопоставление аналогичных данных по 13 генерациям (1988–2000 годов) травяной лягушки из популяции того же района Подмосковья выявило сходные результаты: сильное влияние на R_0 оказывала только выживаемость. Для изучения географической изменчивости использованы данные по популяциям тех же двух видов из более северной части

ареала (Кировская обл., генерации 1994–2000 годов).

Ограниченность применения этого подхода для оценки приспособленности фенотипических классов состоит в том, что такие классы корректно сравнивать только в пределах одной генерации, когда все остальные условия практически одинаковые. Уже у двух последовательных генераций условия как пред-, так и постметаморфозного развития могут не совпадать, например, в случае сильных различий в начальной плотности и/или в предметаморфозной выживаемости. Данные по различным генерациям одного вида, и тем более, по пространственно разделенным популяциям одного вида или по близким синтопическим видам, следует интерпретировать еще осторожнее.

Сравнение R_0 с другими количественными оценками отбора. Использование селекционных градиентов дает лучшие результаты, однако решаемый круг задач не столь широк (Altwegg, Reyer, 2003), а получение оценок для репродуктивных и демографических характеристик существенно более трудоемкое. «Индивидуальная реализованная годовая приспособленность», интерпретируемая как «вклад особи в рост численности популяции» (Coulson et al., 2006) — также более удобный показатель, однако его получение возможно только на основе индивидуального мечения.

Преимущество предложенного подхода состоит, прежде всего, в прогностической ценности, поскольку так можно оценивать влияние отбора на многие характеристики. Разумеется, необходимые данные можно получить только при многолетнем исследовании, однако в течение каждого года такое исследование продолжается недолго: учеты и взятие выборки в одной популяции бурых лягушек обычно занимают не более 5–10 дней. Важно также, что при сравнении ряда генераций получаются более надежные оценки влияния отбора, чем оценки, полученные на одной выборке в течение одного сезона.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 05-04-48701 и 06-04-81027.

Морфогенез конечностей семиреченского лягушкозуба (*Ranodon sibiricus*) и проблема происхождения конечностей тетрапод

Медников Д.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119171, Россия
e-mail: ranodon@yandex.ru

Проблема происхождения конечностей четвероногих — одна из наиболее сложных и долго дискутировавшихся проблем сравнительной анатомии позвоночных. Карл Гегенбаур выводил план строения наземной конечности из унисериального архиптеригия, т.е. плавника, имеющего вид членистой оси с

одним рядом боковых лучей (Gegenbaur, 1870, 1876). Плавники такого типа характерны для остеолепиформных кистеперых рыб, считающихся наиболее близкими к тетраподам. Поскольку плавники остеолепиформов расчленены гораздо слабее наземной конечности, попытки надежной гомологизации ее скелетных элементов с элементами плавника ограничиваются проксимальной областью, а дистальные отделы конечности (особенно пальцы) считаются новообразованием. Однако аутоподиум (и пальцы как важнейшая его часть), является морфологически самым сложным отделом конечности и вряд ли образовался быстрым скачком при переходе от рыб к тетраподам. Всякая структура «боится» новизны: с ростом одновременно получаемой системой новизны растет вероятность необратимого понижения устойчивости системы и прекращения данной линии развития (вымирание) (Раутиан, 1988). Поэтому, тетраподная конечность, скорее всего, имеет длинную эволюционную историю, уходящую глубоко в недра предкового для четвероногих таксона. Были также попытки выводить конечность тетрапод из бисериального архиптеригия. Хольмгрен (Holmgren, 1933) проводил ось конечности хвостатых земноводных через центральный ряд элементов базиподиума (запястья и предплюсны) и дальше между 1-ым и 2-ым пальцами через имеющийся у некоторых углозубов плавничок. Обобщение данных по развитию конечностей современных групп тетрапод позволило выдвинуть концепцию пальцевой дуги (digital arch; Shubin, Alberch 1986). Дистальный ряд элементов базиподиума и пальцы оказались вполне самостоятельным от более проксимальных частей запястья и предплюсны паттерном развития. Исходя из концепции пальцевой дуги, ось конечности может быть проведена через дистальный ряд элементов базиподиума.

В связи с вышесказанным, дополнительную информацию по проблеме происхождения наземной конечности может дать материал по развитию одного из наиболее примитивных представителей современных четвероногих — семиреченского лягушкозуба (*Ranodon sibiricus*, Hynobiidae, Caudata). Нами исследовались серии саггитальных срезов конечностей этого вида, хранящиеся в лаборатории проблем эволюционной морфологии ИПЭЭ им. Северцова. Материал охватывает весь период морфогенеза от стадии почки до полностью сформированной конечности.

Для этого вида характерно присутствие небольшого плавничка между первым и вторым пальцами передних и задних конечностей, который исчезает по мере развития личинки (Ольшевская, 1960). Такой же плавничок, только более развитый, характерен для личинок сибирского углозуба (Shitkov, 1895). У последнего наличие крупного плавничка связывают с особенностями экологии личинок, использующих плавничок при опоре на грунт и при плавании в толще воды стоячих водоемов (Шмальгаузен, 1915). Связать крохотный и рано исчезающий в развитии плавничок *Ranodon* с какой-либо полезной для личинки функцией вряд ли возможно. Небольшой плавничок характерен для личинок гигантской саламандры (*Megalobatrachus*) (Ольшевская, 1960). Мы

присоединяемся к мнению Холмгрена (Holmgren, 1933), что этот плавничок имеет большое филогенетическое значение и может являться древней вершиной ластообразного плавника предковых форм. На ранних стадиях развития конечности *Ranodon* ластообразны, плавничок является вершиной ласта, а закладки пальцев формируются внутри единой плавниковой складки, тянущейся от плавничка вдоль заднего края конечности. Дистальные элементы запястья и предплюсны начинают формироваться в виде единой дугообразно изогнутой мезенхимной оси, внутри которой образуются отдельные скелетные элементы. Продолжением этой оси является первый палец, на ранних стадиях развития составляющий с мезенхимной дугой дистальных элементов базиподиума единое целое. Проксимальным основанием оси является дистальный конец локтевой кости. С проксимальными элементами запястья дистальные элементы поначалу связаны гораздо слабее, лишь *basale commune* и первый палец четко контактируют с подстилающим их радиальным лучом (общей закладкой *radiale* и *y*-элемента). Однако, несмотря на эту связь, клеточные дифференцировки внутри обеих контактирующих частей лапки идут независимо друг от друга. Также независимы процессы морфогенеза между центральным рядом элементов базиподиума и его дистальной областью.

Мы предполагаем, что тесная связь дистальных элементов друг с другом в процессе морфогенеза конечности у этой примитивной амфибии далеко не случайна. Тесная связь дистальных элементов, образующих пальцевую дугу, обнаруживается в развитии многих других животных (Shubin, Alberch 1986 и др.). Постоянство этого паттерна развития у многих филогенетически далеких групп тетрапод и его четкая выраженность у одной из самых примитивных современных амфибий — семиреченского лягушкозуба — может говорить в пользу большой древности пальцевой дуги и ее соотношения с метаптеригиальной осью. Действительно возможно, что пальцевая дуга хвостатых амфибий является древней осью бисериального архиптеригия предков этих животных. Вершиной этой оси является первый палец, более проксимально ее продолжает ряд дистальных элементов базиподиума, затем *ulnare (fibulare)*, *ulna (fibula)* и, наконец, *humerus (femur)*. Все остальные пальцы тогда можно представить как постаксиальные лучи бисериального архиптеригия. Преаксиальным лучам будут соответствовать *radius (tibia)* и проксимальные элементы базиподиума. Первый преаксиальный луч представлен *radius (tibiale)*, *radiale*, *y*-элементом и отходит от дистального конца *humerus (femur)*. Второй преаксиальный луч состоит из *intermedium* и двух центральных элементов и отходит от *ulna (fibulare)*, а третий, отходящий от *ulnare*, — из двух элементов, слившихся попарно с центральными элементами второго луча. Нами не отмечено ни одного случая самостоятельной закладки элементов третьего преаксиального луча, однако оба центральных элемента на ранних стадиях могут иметь перетяжку, подразделяющую их на две части. При формировании тетраподной конечности ось плавника изогнулась вперед и легла на преаксиальные лучи, что вызвало их частичную редукцию и слияние

отдельных элементов этих лучей, а постаксиальные лучи (пальцы тетрапод) в более полном виде сохранили свои первоначальные формы и строение.

Параллелизм оптических систем в эволюции стайных птиц

Молодовский А.В.

Нижегородский государственный университет,
Нижний Новгород 603950, Россия
e-mail: molodovsky@mail.ru

Явление эколого-морфологического параллелизма оптических анализаторов у стайных птиц служит одним из показателей механизмов эволюции. Оно проявляется в дивергенции морфологических показателей зрения как у близкородственных, так и систематически далеко отстоящих друг от друга видов стайных птиц при воздействии сходных факторов внешней среды. В этом процессе на первый план выступает пищедобывательная активность птиц с приобретением ими стереотипа кормодобывательного поведения; разные экологические группы птиц характеризуются закрепленными морфологическими показателями зрения (углы монокулярного, бинокулярного и общего зрения, его острота и др.), что и определяет, в конечном счете, видовой набор построений птиц в полете (Молодовский, 1979, 1992, 1993, 2001 и др.).

В эволюции стайных птиц явление эколого-морфологического параллелизма в развитии их оптических анализаторов хорошо наблюдается при сравнении между собой зрительных особенностей и характера стайных построений птиц в полете. Видоспецифичность стайных построений в данном случае является индикатором сходства их зрительных возможностей для образования одинаковых стайных построений птиц в полете. Сравнительный анализ особенностей зрения 57 видов стайных птиц из 17 семейств и 9 отрядов, далеких в систематическом положении, но экологически близких форм, вскрыл явление эколого-морфологического параллелизма в организации структур их зрительного анализатора, необходимых для поиска и сбора пищи в сходных условиях внешней среды обитания. Установлено, что параллелизм в строении оптических систем стайных птиц хорошо прослеживается у птиц разных экологических групп, находящихся на неодинаковых уровнях эволюционного прогресса. Это наиболее ярко наблюдается в группах водоплавающих птиц (поганковые, веслоногие, гусеобразные), околотовных (голенастые, ржанкообразные), птиц воздушной среды (стрижиные, ласточковые), а также у ведущих сумеречный образ жизни (совиные, козодыевые). Параллелизм в развитии близких особенностей зрения у стайных видов из этих экологических групп вызван сходством их пищедобывательной активности и, как следствие, проявлен в однотипности форм их коллективных построений в полете.

Эволюционные аспекты морфологического разнообразия сибирских мятликов (*Poa* L., Poaceae)

Олонова М.В.

Томский государственный университет,
Томск 634050, Россия
e-mail: olonova@green.tsu.ru

Мятлик — один из наиболее обычных и многовидовых родов злаков Сибири. Его виды введены в культуру и широко используются как ценные кормовые растения. Вместе с тем он играет заметную роль в сложении растительного покрова внетропической Евразии. В процессе эволюции его многочисленные виды освоили самые разнообразные места обитания и экологические ниши от равнинных лугов, лесов и степей до альпийских лугов и гольцов верхнего горного пояса, образовав различные экологические расы. С другой стороны, этому роду присущи и полиплоидия, и гибридизация, и апомиксис, и вегетативная пролиферация, и, вследствие этого, необычайный полиморфизм, то есть все то, что делает род необычайно трудным для обработки. На территории Сибири род представлен 12 секциями, однако большинство видов принадлежит двум — типовой и *Stenopoa*, остальные представлены 1—2 видами.

Многолетние исследования рода *Poa* на территории Сибири позволили установить, что виды обладают разной степенью полиморфизма. Из литературных данных следует, что большинство полиморфных видов представлено большим числом хромосомных рас, особенно это касается видов секции *Poa* и мезоморфных, слабо специализированных видов секции *Stenopoa*, а также деспециализировавшегося в результате интрогрессивной гибридизации *P. glauca*. С увеличением ксероморфности в секции *Stenopoa* происходит стабилизация хромосомных чисел на тетраплоидно-гексаплоидном уровне. Тем не менее, полиморфизм по качественным признакам, на основании которых было описано большинство видов этой секции, у них продолжает оставаться довольно высоким, признаки очень сильно варьируют внутри отдельных популяций и встречаются по всему ареалу видов в самых разнообразных сочетаниях (Олонова, 1992).

Высочайший полиморфизм, отмечающийся в секции *Poa*, связан с варированием большинства количественных признаков и обусловлен, по-видимому, наличием различных хромосомных рас. Как известно, *P. pratensis* s.l. отличается большим разнообразием хромосомных чисел, которые образуют почти непрерывный анеуплоидный ряд (Грант, 1986), а также наличием высокополиплоидных популяций. Отмечаемый многими авторами апомиксис также способствует увеличению полиморфизма. Секция *Poa* в узком понимании представлена, если строго следовать политипической концепции, одним полиморфным видом *Poa pratensis* s.l., разделившимся в ходе эволюции на

несколько эколого-географических рас, рассматриваемых большинством российских ботаников как отдельные виды, но, вероятно, способных легко скрещиваться между собой. Это *P. alpigena* (Blitt) Hiit, появившийся в результате приспособления к суровым условиям Арктики и высокогорий, возможно, в результате многократного увеличения числа хромосом, *P. angustifolia* L., освоившая засушливые местообитания, *P. sublanata* Reverd. и *P. tianshanica* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch., имеющие, судя по всему, гибридное происхождение и также занявшие новые для исходного вида экологические ниши. Вместе с тем, почти каждая из этих рас, в свою очередь, неоднородна морфологически, и внутри них также были выделены свои расы, имеющие помимо морфологических отличий достаточно четкие географические, экологические, как *P. pruinosa* Korotky, *P. sobolevskiana* (Gudoshn.) Tzvel., или имеющие явные признаки гибридного происхождения (*P. sergievskajae* Probat., *P. urjanchaica* Roshev.). Судя по всему, здесь имела место адаптивная радиация, в то время как в другой крупной секции — *Stenopoa* — эволюция шла по пути ксероморфогенеза, и по степени ксероморфности виды можно подразделить на 4 эволюционных ступени. В секции хорошо прослеживается 2 филума, берущих начало от наиболее древних и слабо специализированных видов — *P. palustris* L. и *P. nemoralis* L. Эти виды, помимо различной экологической приуроченности, хорошо различаются по двум качественным признакам. Являясь наиболее древними по происхождению, эти виды, тем не менее, в настоящее время отличаются значительным полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. У них отмечаются наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа. Уже на первой ступени *P. palustris* и *P. nemoralis*, гибридизируя, дали целый ряд форм, часть из которых осталась на первой ступени, а часть, приспособляясь к усиливающейся сухости климата, продвинулась на вторую. В настоящее время эти формы известны как *P. ursulensis* Trin. и *P. krylovii* Reverd. Виды 3-й эволюционной группы немногочисленны и относительно легко распознаются, хотя, конечно, и эта группа не вполне естественна, и 2 ее вида — *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. и *P. alta* Hitchck., являющиеся ксероморфными дериватами *P. palustris* и *P. nemoralis*, — тесно связаны как между собой, так и с видами второй и четвертой ступеней. Виды, образующие 4-ю, наиболее ксероморфную группу, отличаются большим полиморфизмом и тесно связаны между собой. Формально различаясь по набору качественных признаков, нередко внутри популяций они образуют практически все возможные комбинации состояний этих признаков. Это приводит к окончательному размыванию границ между видами.

Исследования изменчивости видов и распределения по ареалу отдельных фенотипов показало, что многие виды сибирских мятликов тесно связаны между собой. Благодаря длительным гибридизационным процессам и апомиксису в этом роде имеют место особые надвидовые образования, объединяющие гибридогенные популяции разной степени стабилизации, разного, чаще неясного таксономического статуса. Однако эти комплексы неравнозначны, и,

по-видимому, имеют разную природу, что следует учитывать при филогенетических построениях.

Исследования проводились в рамках программы изучения флоры Назаровско-Минусинской впадины, поддержанной РФФИ, грант № 05-05-64266.

Коллекции Сибирского палеонтологического научного центра Томского государственного университета и их значение для понимания эволюции биосферы

Подобина В.М., Пороховниченко Л.Г., Татьяна Г.М.

Томский государственный университет, Томск 634050, Россия
e-mail: podobina@ggf.tsu.ru

Свидетельствами эволюции биосферы Земли являются коллекции фауны и флоры, относящиеся к разным системам фанерозоя и единично докембрия, собранные геологами и другими специалистами на протяжении двух предыдущих веков. Эти коллекции, часть из которых является наглядными экспонатами, находятся в Сибирском палеонтологическом научном центре (СПНЦ) Томского государственного университета. СПНЦ создан профессором В.М. Подобиной в 1998 году и объединяет ряд структурных подразделений. Среди них выделяется Палеонтологический музей, организованный профессором В.А. Хахловым в 1926 году и по праву считающийся одним из фундаментальных музеев не только в России, но и во всем мире. При музее имеются два монографических отдела: микропалеонтологический (с 1990 г.) и палеоботанический (с 1997 г.), организованные В.М. Подобиной. Кроме этого, к нему относится лаборатория мамонтовой фауны, также организованная В.М. Подобиной в 1993 году. Палеонтологическому музею в настоящее время (2006 г.) исполняется 80 лет со дня основания, и находящиеся в его демонстрационном зале экспонаты освещают развитие жизни на Земле, начиная с микроскопических цианобионтов докембрия до млекопитающих квартера. Одной из значительных коллекций музея являются шесть витрин с представительными образцами (около 1000) из стратотипических разрезов всех систем палеозоя и мезозоя. Витрины украшают картины, воссоздающие ландшафты прошлых геологических эпох с населяющими их характерными животными и растениями. В музее имеется витрина с отпечатками различной фауны уникальных золенгофенских сланцев из Германии; рыб, водяного паука, рака-мечехвоста, насекомых, моллюсков и др. В трех витринах находятся многочисленные муляжи, изготовленные с большим искусством специалистами немецких фирм Кранц и Штюртц в первой половине XIX века. В одной из этих витрин находятся муляжи фораминифер и радиолярий, увеличенные в сотни раз, в двух других — уменьшенные муляжи рептилий и млекопитающих. Информативны и представительны красочные витрины, иллюстрирующие

этапы развития высших растений, начиная с девона, дополненные схемами эволюции и представительными образцами их отпечатков, собранными в разных регионах Сибири. Накоплены в музее многочисленные коллекции флоры из девона, карбона, перми, триаса, юры, мела и неогена. Остатки растений не только разнообразно представлены в демонстрационном зале, но и сосредоточены в созданном В.М. Подобиной в 1997 году палеоботаническом отделе музея. На основании разнообразно представленных коллекций флоры можно четко проследить четыре известных этапа в ее развитии: раннедевонский — риниофиты, позднедевонский-раннепермский — споровые (папоротнико-видные) и кордаитовые (голосеменные), позднепермский-раннемеловой — голосеменные, с позднего мела доныне — покрытосеменные растения.

В музее широко представлены коллекции остатков беспозвоночных, которые характеризуют почти все системы фанерозоя и имеют большое значение для понимания эволюции животного мира. Коллекции беспозвоночных очень разнообразны и среди них ведущее место в музее занимают брахиоподы, аммониты, кораллы, мшанки, строматопораты. Наиболее значимыми являются коллекции кораллов-ругоз, палеозойских мшанок и строматопорат.

Большое значение для понимания эволюции жизни на Земле составляют коллекции фораминифер к опубликованным монографиям, которые хранятся в микропалеонтологическом отделе музея (с 1990 г.) и в лаборатории микропалеонтологии (с 1968 г.), созданных В.М. Подобиной. Коллекции спор и пыльцы растений из разных периодов фанерозоя Сибири, первоначально (с 50-х годов) собранные и изученные под руководством Л.Г. Марковой, постоянно пополняются палинологами лаборатории микропалеонтологии.

Особое место в музее принадлежит скелетным остаткам рептилий, количество находок которых значительно возросло за последнее десятилетие. Представляют большое научное значение найденные в 1999 году на юго-востоке Западной Сибири полные скелеты двух раннемеловых пситтакозавров, демонстрируемых в саркофаге для сохранения тафономических особенностей их захоронения. Благодаря открытию группой сотрудников и студентов под руководством С.В. Лещинского «динозавровой» провинции на юго-востоке Западной Сибири, сформированы новые коллекции с фрагментами мезозойских рептилий, птиц, млекопитающих, земноводных и рыб, демонстрируемых в зале музея и его «динозавровом отделе». Находки остатков рептилий и других позвоночных наглядно характеризуют раннемеловой этап в развитии этой фауны.

Серьезное внимание уделяется размещению и изучению позвоночных четвертичного периода, которые наглядно иллюстрируются полными скелетами мамонта, бизона и шерстистого носорога, сконструированных А.В. Шпанским в 1997—2001 годах. В шести шкафах и на отдельных подставках размещены костные остатки «мамонтовой» фауны: шерстистого носорога, бизона, лошади,

олений, трогонтериевого слона, зубов и бивней мамонта. Интересны также новые витрины с костями молочных мамонтов, патологиями зубов мамонтов, черепов шерстистых носорогов и остатками крупных четвертичных хищников. Значительная часть коллекций «мамонтной» фауны сосредоточена в указанном выше отделе четвертичных млекопитающих.

Палеонтологический материал, постоянно поступающий из вновь пробуренных скважин и ежегодных полевых экспедиций, с учетом имеющихся коллекций, позволяет проводить планомерные фундаментальные исследования по проблеме эволюции жизни на Земле, начиная с докембрия до настоящего времени.

На основании изучения коллекций СПНЦ ученые Томского государственного университета внесли большой вклад в решение проблемы эволюции жизни на Земле. По данной проблеме организованы и проведены три международных симпозиума (1997, 2001, 2005 гг.) с опубликованием их трудов и оформлением к каждому симпозиуму новых экспонатов в демонстрационном зале музея.

Очевидна важность сохранения и создания условий доступности палеонтологического материала для развития разных направлений биологических, геологических наук, а также для образовательного процесса студентов, магистрантов и аспирантов. Поэтому работа подразделений СПНЦ во многом ориентирована на создание более благоприятных условий для размещения музейных фондов, переопределение и этикетирование коллекций, а также создание банка данных музейного фонда для общего пользования.

Каталогизация палеонтологического материала происходит параллельно с углубленным изучением остатков организмов отдельных систематических групп. В настоящее время исследования по морфологии, систематике, эволюции получили развитие по разным группам микрофауны (фораминиферы, радиолярии, остракоды, конодонты), флоры, спор и пыльцы фанерозоя, палеозойских беспозвоночных, мезозойских рептилий и кайнозойских млекопитающих, т.е. по тем группам, которые представительны в музее и других подразделениях СПНЦ.

Нелинейный анализ изменения структуры таксономического разнообразия ископаемых организмов в геологической истории

Рубан Д.А.

Кафедра геоэкологии и прикладной геохимии,
Геолого-географический факультет, Южный Федеральный Университет,
Ростов-на-Дону 344090, Россия
e-mail: ruban-d@mail.ru, ruban-d@rambler.ru

Для установления «скрытых» закономерностей в изменении таксономического разнообразия ископаемых организмов, происходившего в

геологической истории, предлагается новый вид количественного анализа, который был успешно апробирован на фораминиферах и брахиоподах. Данный анализ основывается на изучении ассоциаций ископаемых организмов, под которыми понимаются совокупности таксонов двух рангов (например, видов и родов или родов и семейств одной группы; или биоты в целом и отдельных крупных групп организмов), существовавшие в течение промежутков геологического времени, каковыми могут быть периоды, эпохи, века или произвольно выбранные, но одинаковые по длительности (абсолютной или относительной) единицы времени. Последовательность ассоциаций отражает биологическую эволюцию. Структура таксономического разнообразия определяет значимость каждого из таксонов большего ранга в определении разнообразия, рассчитываемого для таксонов меньшего ранга.

Суть анализа изменения структуры таксономического разнообразия ископаемых организмов заключается в следующем. За основу берутся данные о количестве таксонов меньшего ранга в составе каждого из таксонов большего ранга для каждой ассоциации. Вполне очевидно, что это количество меняется с течением времени. Далее для рассматриваемых ассоциаций рассчитываются коэффициенты парной корреляции (по Спирмену). В тех случаях, когда значения такого коэффициента близки к 1, можно говорить о сходстве структуры таксономического разнообразия ассоциаций и, следовательно, о незначительных ее изменениях. Это может быть интерпретировано как то, что таксоны более высокого порядка, игравшие главную роль в определении разнообразия на уровне таксонов меньшего порядка, сохранили свою значимость с течением времени. Наоборот, значения коэффициента парной корреляции, близкие к 0, свидетельствуют о существенных перестройках в структуре таксономического разнообразия.

Выше говорилось о применении анализа структуры таксономического разнообразия для линейной последовательности ассоциаций, отражающей геологическое время. Однако коэффициенты парной корреляции могут быть рассчитаны и для несмежных во времени ассоциаций, например, для кембрийской и юрской или анизийской и плинсбахской ассоциаций. Можно предположить, что результаты такого нелинейного анализа будут показывать, что чем больше отстоят ассоциации во времени, тем больше между ними разница структуры разнообразия. Однако это оказывается справедливым далеко не всех случаях. Именно исключения из указанного правила представляют собой огромный интерес. Например, проведенные расчеты показали, что структура глобального разнообразия «подотряды-семейства» ассоциаций фораминифер триаса и юры оказывается сходной с таковой в кембрии и ордовике (значения коэффициентов парной корреляции превышают 0,8). И это несмотря на разрыв во времени около 200 млн. лет! Здесь важно обратить внимание на то, что установление такого высокого сходства произошло сразу после массового вымирания на границе пермского и триасового периодов. В качестве другого примера можно привести мезозойских брахиопод Северного Кавказа. Структура

регионального разнообразия «надсемейства-виды» ассоциаций брахиопод после массовых вымираний на границах триаса/юры и плинсбаха/тоара оказывается в достаточной степени сходной с таковой в раннем триасе (значения коэффициентов парной корреляции составляют 0,2—0,4, однако они оказываются значимыми).

Результаты проведения нелинейного анализа структуры таксономического разнообразия ископаемых организмов в геологическом времени, проиллюстрированные приведенными выше примерами, заставляют искать причины обнаруженных «скрытых» закономерностей. С одной стороны, можно предполагать изначальную детерминированность биологической эволюции. В таком случае массовые вымирания являются изначально обусловленными событиями, которые «выправляют» путь развития органического мира. С другой стороны, можно говорить о том, что, по крайней мере, в некоторых случаях на протяжении развития той или иной группы организмов в ней существует некоторое устойчивое «ядро», которое сохраняется даже при исключительно сильном внешнем негативном воздействии. Наконец, речь может идти о том, что глобальные катастрофы приводят к своего рода «повторному старту» биологической эволюции, которая начинает протекать заново, но по тому же пути, что и при ее первичной инициации. Однако это опять возвращает нас к идее о детерминированности развития органического мира. Несомненно, выбор правильного объяснения возможен лишь посредством самого широкого применения нелинейного анализа структуры таксономического разнообразия для различных групп ископаемых организмов, для различных регионов и планеты в целом, а также для различных протяженных интервалов геологической истории.

Механизмы адаптационной регуляции гастрюляции бесхвостых амфибий, обитающих в условиях антропогенного загрязнения водоемов

Северцова Е.А.

Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции, Москва
119899, Россия
e-mail: Severtsova@mail.ru

В последние десятилетия, в связи с возрастающим уровнем антропогенной нагрузки на экосистемы, все острее встает вопрос о возможности адаптивной эволюции биологических систем к загрязнению окружающей среды поллютантами. Нами проводились исследования популяций травяной (*Rana temporaria* L.), остромордой (*R. arvalis* Nilss.) и озерной (*R. ridibunda* Pall.) лягушек, обитающих на территории Москвы и Подмосковья, с целью изучения

Макроэволюция и эволюция онтогенеза

возможных механизмов адаптивной эволюции раннего морфогенеза.

Оценка плодовитости самок бурых лягушек, приходящих на нерестовые водоемы, показала, что в городских популяциях значимо увеличивается число икринок в кладке по сравнению с подмосковными, причем размер самих икринок и запас питательных веществ (желтка) не изменяется. Это позволяет утверждать, что наблюдается прямой отбор на увеличение плодовитости, направленный на компенсацию возрастающей смертности.

Исследования закономерностей морфогенетических особенностей гастрюляции бурых и зеленых лягушек показали, что изменение характера морфогенетических процессов на ранних стадиях развития происходит за счет изменения соотношения изменчивости и коррелированности формирующихся структур. Проявляется это на фоне общего повышения изменчивости развития либо в возрастании доли взаимосвязанных признаков, либо в выделении небольшой группы высоко коррелированных признаков. В первом случае такое соотношение коррелированности и изменчивости гастрюляции позволяет сохранить и поддержать целостность развития зародыша и тем самым обеспечить более четкую дифференциацию развивающихся структур. Второй способ регуляции раннего онтогенеза реализуется при усилении коррелятивных связей структур, формирующихся именно на исследуемой стадии в сочетании с возрастающей изменчивостью всех морфогенетических процессов. В результате процесс развития этой структуры ускоряется.

В то же время следует учитывать, что современные представления об источниках изменчивости раннего эмбриогенеза основаны на разделении этой изменчивости на генетическую и эпигенетическую, причем эпигенетическая компонента характеризуется устойчивостью и эквивинальностью. При такой форме организации морфогенетической изменчивости затруднено прямое действие естественного отбора на признаки раннего морфогенеза. Сама по себе вариабельность развития не может служить материалом для отбора, поскольку она утрачивается на узловых стадиях развития. Тем не менее, современные молекулярные исследования убедительно продемонстрировали, что возможно прямое воздействие поллютантов на генетический аппарат клетки, причем это воздействие может носить как мутагенный характер, так и быть активатором каскада реакций по детоксикации действия поллютантов. К 19-й стадии развития (стадия поздней гастрюлы), когда уже активно работает генетический аппарат зародыша амфибий, возможно воздействие поллютантов не только на нормальное развитие зародыша, но и на формирующуюся систему защиты работы генов раннего развития от воздействия среды, — тем самым вырабатываются механизмы устойчивости к такому воздействию.

Таким образом, именно соотношение эпигенетической и генетической изменчивости обеспечивает возможность устойчивого развития эмбрионов. Эпигенетическая компонента обеспечивает широкий, не специфический спектр реакций онтогенеза, позволяющих «играть» соотношением «изменчивость/коррелированность» развития, а генетическая — определяет

индивидуальность реакции самого онтогенеза на воздействие среды. В этом проявляется правило двух уровней адаптаций, предложенное И.А. Шиловым (2001).

**Молекулярная эволюция рода *Tribolodon* (Pisces: Cyprinidae)
и ее связь с палеогеологическими событиями
в северо-западной Пацифике**

Семина А.В., Полякова Н.Е.

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
e-mail: alicesem@rambler.ru

Род *Tribolodon* — эндем дальневосточных морей. В настоящее время описано 4 вида этого рода, три из них — *Tribolodon hakonensis*, *T. brandti*, и *T. sakhalinensis* (*T. ezoe*) — широко распространены в ихтиофауне Японского моря, южной части Охотского моря и восточной части Японских островов и известны достаточно давно. Четвертый вид *T. nakamurai*, эндем нескольких рек острова Хонсю, был описан лишь в 2000 году. Это единственная среди карповых рыб группа, имеющая проходные экотипы и приспособленная к жизни в соленой воде, что делает ее привлекательным объектом для исследования.

Развитие флоры и фауны невозможно вне тесной взаимосвязи с развитием земной поверхности и условий существования на ней, определяющих развитие органического мира. Для определения уровня генетической дифференциации, времени дивергенции видов рода *Tribolodon* и его связи с эволюционными и геологическими событиями исторического прошлого дальневосточного региона был использован анализ полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (ПДРФ) митохондриальной ДНК, кодирующих четыре субъединицы надоксиддегидрогеназы (СОIII), два гена рибосомальной РНК (12S/16S), амплифицированных в полимеразной цепной реакции (ПЦР).

С помощью этого метода была исследована генетическая изменчивость представителей четырех видов рода *Tribolodon*: *T. hakonensis*, *T. brandti*, *T. sakhalinensis* и *T. nakamurai*, выловленных в реках и эстуариях Приморского, Хабаровского краев, островов Сахалин и Хонсю, Япония. В качестве внешней группы были взяты представители общего с *Tribolodon* подсемейства *Leuciscinae* *Leuciscus waleckii* и *Pseudaspius leptcephalus*.

Различия между видами рода *Tribolodon* оцениваются приблизительно в 10% нуклеотидных замен, а время их дивергенции — в 4—6 млн. лет. Время начала дивергенции соответствует границе между миоценом и плиоценом, периодом, характеризовавшимся рядом трансгрессий и регрессий, обуславливающих географическую изоляцию и осолонение-опреснение водоема, существовавшего на месте Японского моря. Это согласуется с предположением о том, что

происхождение рода *Tribolodon* относится к миоцену и пресноводному или солоноватому озеру, существовавшему на месте Японского моря, его устойчивость к соленой воде — к плиоцену и палео-Японскому морю, а важным фактором дивергенции и распространения этих рыб служили периодические колебания уровня океана. (Lindberg, 1972; Sakai et al., 2002).

Неожиданными оказались большие генетические различия между крупночешуйной красноперкой *T. hakonensis* с Сахалина и Хабаровского края (северная форма) и Приморья (южная форма). Уровень нуклеотидного разнообразия северной формы (0,011418) на порядок превышает таковой у южной (0,001523). Генетические различия между северными и южными популяциями значительные, в то время как внутри каждой группы они невелики. Отсутствие общих гаплотипов между ними свидетельствует об их генетической изоляции на протяжении многих поколений. Полученные данные свидетельствуют о том, что северная и южная форма, вероятно, представляют собой отдельные виды, а не один — *T. hakonensis*, как считалось ранее.

Время их дивергенции — более миллиона лет назад — охватывает период между плиоценом и плейстоценом, также характеризующийся колебаниями уровня океана. Представляется вероятным, что в периоды трансгрессий пресноводная фауна только больших речных систем, таких, как палео-Амур и палео-Суйфун, могла выжить и приспособиться к солености. Поскольку палео-Амур представлял собой более протяженную речную систему по сравнению с палео-Суйфуном, можно предположить, что его форма крупночешуйной красноперки имела более благоприятные условия для выживания, приспособления к жизни в соленой воде и распространения вдоль побережья Сахалина, Хабаровского края и, возможно, Японских островов. Пресноводная ихтиофауна менее обширной речной системы палео-Суйфуна в период повторяющихся межледниковых и ледниковых эпизодов, по-видимому, проходила через бутылочное горлышко, в пользу чего говорит низкий уровень генетической изменчивости южной формы.

Развитие кожно—мышечного мешка в постэмбриогенезе планарий

Чернышева А.О., Абросимова Ю.П.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАНУ,
Киев 01601, Украина
e-mail: dovgal@izan.kiev.ua

Формирование кожно-мышечного мешка изучалось на датированном материале, полученном из культивированных в лаборатории коконов *Dugesia lugubris* (Dugesidae Ball, 1974) и *Dendrocoelum lacteum* (Dendrocoelidae Halles, 1982). Возраст использованных в работе планарий от 1 мин. до 27 суток после выхода из кокона.

В момент выхода из коконов у исследованных планарий эпителий уплощен и слабо дифференцирован. Имеются базальная пластинка и субэпидермальная мускулатура, но их морфологическое состояние не соответствует таковому взрослых червей. Дорсо-вентральная мускулатура представлена лишь отдельными соответственно ориентированными мышечными клетками, не связанными топографически.

В первые сутки постэмбриогенеза не отмечено качественных изменений морфологической картины, но установлен высокий уровень митотической активности и дифференцировки клеток в паренхиме планарий.

Со вторых по четвертые сутки развитие кожно-мышечного мешка происходит так быстро, что все элементы кожно-мышечного мешка успевают сформироваться до состояния, практически соответствующего таковому взрослых червей. Отмечено лишь отсутствие контактов субэпидермальной и дорсо-вентральной мускулатуры, которые устанавливаются в более поздние сроки.

Интересно, что некоторые из авторов, изучавших экспериментальную регенерацию планарий, характеризовали четвертые сутки как переломные в ходе восстановительных процессов, например, по показателям митотической активности и организации мышечных волокон (Крешено, Шейман, 1999; Cebria et al., 1997; McWhinnie, 1955).

Имеющиеся в литературе сведения дают представление об уровне развития и широком спектре морфологического разнообразия опорно-двигательного аппарата турбеллярий (Беклемишев, 1964; Заварзин, 1976; Мамкаев, 1991; Hoolge, 2001; Tyler, Reiger, 1999 и др.). У турбеллярий демонстрируются состояния от эпителиально-мышечных клеток *Acoela* (*Archoophora*) до специализированного и дифференцированного кожно-мышечного мешка *Tricladida* (*Neoophora*). Предположим, что постэмбриональное развитие элементов кожно-мышечного мешка планарий в определенной степени повторяет историческое развитие *Turbellaria*. После выхода из коконов, в связи с малыми размерами и несформированной мускулатурой, планарии передвигаются за счет ресничек эпителия, как *Acoela*. Но при увеличении размеров планарий в ходе онтогенеза обеспечение функций локомоции осуществляется комплексом субэпидермальных и дорсо-вентральных мышц.

Общеизвестен факт двойственного происхождения соматической мускулатуры триклад (Беклемишев, 1964; Заварзин, 1976; Шубникова, 1981). Субэпидермальные мышцы — эктодермального (кинобластического) происхождения, а дорсо-вентральные — мезодермального (фагоцитобластического). Мы установили, что в ходе постэмбриогенеза планарий первой дифференцируется субэпидермальная мускулатура, затем дорсо-вентральная. Это соответствует последовательности дифференцировки от кинобластических к фагоцитобластическим элементам. Таким образом, в постэмбриональном развитии кожно-мышечного мешка планарий в определенной степени отображаются эволюционные тенденции *Turbellaria*.

О судьбе филетической линии *Mammuthus* в бассейне верхней Десны

Чубур А.А.

Брянский государственный университет, Брянск 241036, Россия
e-mail: fennecfox@mail.ru; archeo032@mail.ru

Как известно, эволюция рода *Mammuthus* наиболее четко и детально отслеживается по морфологии зубной системы. Она отражает, с одной стороны, необратимое укорочение длины эмалевого кармана, с другой, адаптацию толщины эмали к трансформациям окружающей среды плейстоцена (толстая давящая эмаль — мягкие корма и относительно теплый и влажный климат, тонкая режущая — жесткие корма и суровый климат).

Изучена морфология зубов хоботных мамонтовой линии бассейна верхней Десны — 108 зубов (случайные находки, фауна палеолита в Хотылёво 1 и 2, Елисеевичей, Тимоновки, Супонево), включая 36 последней смены. Для интерпретации использована методика адаптивных пиков, разработанная И.В. Фороновой и А.Н. Зудиным (Foronova, Zudin, 1995, 1999). Наиболее информативны последние моляры.

Древнейшая в деснинском бассейне форма рода *Mammuthus* представлена зубом из карьера ОАО «Штерн-Цемент» на р. Болва у г. Фокино. Его параметры соответствуют ранней относительно тонкоэмалевой форме *Mammuthus trogontherii* (средняя длина пластины PL-17,4; толщина эмали E-2,26 мм). По аналогии с трогонтериевыми слонами Кагальницкого карьера г. Азов, имеющими близкие характеристики МЗ (Байгушева, Гарутт, 1987; Байгушева, 1999), он датирован ранним — началом среднего плейстоцена (доднепровское время). Прогрессивному подвиду *Mammuthus trogontherii chosaricus* (PL-16,0—16,5; E-2,2—2,3 мм) принадлежат 2 зуба из того же карьера в Фокино. Они отнесены нами к интеррисскому потеплению, хотя нельзя исключать существования этого подвида вплоть до рубежа верхнего плейстоцена. Наконец, к адаптивному пику, толстоэмалевой переходной форме *Mammuthus intrermedius* (по нашим данным — микулинское межледниковье, по Фороновой и Зудину — интеррисс) принадлежат 4 зуба из Унечи, Фокино и палеолитического местонахождения Хотылево 1 (PL-13,3—15,5, E-2,0—2,25 мм).

Ранняя форма мамонта (PL-12,2—14,3 мм) представлена несколькими адаптациями. К самой ранней толстоэмалевой отнесены зуб из покровных суглинков с. Любохна (E-2,0 мм) и два зуба из Хотылёво 1 (E-2,15—2,3 мм). Датироваться они могут также Микулинским временем, либо интерстадиалами Валдая I (Аммерсфорт или Брёруп). К адаптивному пику близкому к усредненному Э.А. Вангенгейм параметрам раннего *Mammuthus primigenius*, отнесены 2 зуба (Брянск, Лопушь). Эмаль их также давящая (E-1.65—1.86), и потому при датировке Валдаем I, отнести их к пикам стадияльных фаз невозможно.

Поздняя форма мамонта (PL-8—12 мм) представлена также преимущественно толстоэмалевым фенотипом. Средневалдайская адаптация *Mammuthus primigenius* cf. *jatzkovi* (PL-10,5—11,5; E-1,6—2,1 мм) — многочисленные остатки из культурного слоя Хотылёво 2 — продолжала существовать и в ранних фазах Валдая II (период обитания Хотылёво 2 — 22—24 тыс. лет назад по 14C). К этому же адаптивному пику относятся еще 2 зуба из Хотылёво 1. Имеется и второй адаптивный пик, включающий зубы из Хотылёво 2 (PL-9,5—10,5; E-1,6—2,1 мм). Тонкоэмалевая адаптация поздней формы *Mammuthus primigenius* отмечена зубами из Тимоновки, Супонево, Юдиново и Елисеевичей (PL-10,5—11,5; E-1,3—1,7 мм), ее формирование датируется максимальной фазой поздневалдайского похолодания, а продолжение существования — ранними фазами постмаксимума.

Три отдаленных друг от друга адаптивных пика, определившихся для зубов мамонта из раннепалеолитического местонахождения Хотылёво 1, подтверждают неоднократно звучавший тезис о метакронности памятника (от домустьерского периода до развитого мустье).

Полиморфизм зубов из Хотылёво 2, где мы имеем два уже соседних адаптивных пика, может иметь совсем иное объяснение. Объектами охоты и собирательства на этой круглогодичной стоянке могли служить мамонты двух сменявшихся в регионе сезонно различных, параллельно существовавших популяций — менее прогрессивной местной, верхнедеснинской и более прогрессивной южной. Обратим внимание на то, что PL мамонтов Тимоновки, Елисеевичей и «архаичного» пика Хотылёво 2 не отличается (10,5—12,5 мм), адаптации определяются только изменением строения эмали. При этом более прогрессивный тонкоэмалевый *Mammuthus primigenius primigenius* (PL-9,5—10,5; E-1,1—1,5 мм), характерный для пика похолодания и начала постмаксимума, на верхней Десне практически отсутствует, но имеется южнее на Сейме (Чубур, 2005), но его более ранний толстоэмалевый «двойник» формирует второй адаптивный пик для мамонтов Хотылёво 2. Таким образом, для позднего Валдая мы фиксируем в верхнем Подесенье не только эволюционную, но и популяционную изменчивость.

В целом, в верхнем Подесенье почти не представлены зубы тонкоэмалевых адаптаций. По всей вероятности, эта территория заселялась хоботными преимущественно в периоды межледниковий и интерстадиалов, во время похолоданий численность мамонтов в регионе заметно снижалась. Исключением в некоторой степени оказался лишь поздневалдайский стадиал, причем постоянное присутствие мамонта в регионе во время максимальной фазы похолодания маловероятно. Причины этого явления, скорее всего, лежат в непостоянной обеспеченности кормовой базы гигантских фитофагов.

Криптафинные таксоны являются маркерами сальтационных участков филогенетических схем

Чупов В. С.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург 197376, Россия
e-mail: nika-egida@mail.ru

За широко обсуждаемым и плодотворно решаемым в современной биологической литературе вопросом о градуальном или сальтационном характере течения эволюционного процесса, стоит гораздо более фундаментальная и более болезненная для теории эволюции тема: сводима ли макроэволюция к сумме микроэволюционных перестроек, или макро- и микроэволюция два разных процесса, возможно, не связанных друг с другом? Как следствие, возникает второй вопрос: в какой степени каждый из этих процессов ответственен за прогресс биологических систем?

Необходимо напомнить, что на то, что оба типа процессов могут существовать и протекать независимо друг от друга указывали R. Goldshmidt, А.А. Любищев и ряд других исследователей.

Приблизиться к решению данной проблемы дает возможность изучение криптафинных (скрытородственных) таксонов. Явление криптафинности было описано нами сначала при сравнительно-серологическом исследовании белков семян таксонов, относимых ранее к широко понимаемому сем. *Liliaceae sensu Engler*. Затем наличие его подтвердилось при рассмотрении различных секвенированных участков ядерной и пластидной ДНК. Состоит оно в том, что при филогенетическом исследовании скрытородственные таксоны оказываются морфологически сходными с таксонами предковой группы, а по макромолекулярным данным оказываются входящими в группу потомков (Чупов, 2001, 2002).

Как правило, эти таксоны не одиночны. На филогенетической схеме они представляют собой цепочку морфологически не сходных ни с группой предков, ни с группой потомков, ни друг с другом моно- или олиготипных таксонов, соединяющих крупные совокупности слабо дивергировавших родов, близость которых не вызывает сомнения. Например, сем. *Asphodelaceae* связывается с сем. *Agavaceae* через роды *Hosta*, *Chlorogalum* и *Camassia*. Сем. *Melanthiaceae* может быть связано с сем. *Liliaceae* через группу родов, объединенных нами в сем. *Medeolaceae* (*Streptopus*, *Scoliopus*, *Clintonia*, *Medeola*) (Чупов, 1994). Чтобы оценить масштабы несоответствия между молекулярными и морфологическими данными именно криптафинных таксонов (данные морфологии и молекулярных исследований некриптафинных таксонов в исследованных нами группах согласуются достаточно хорошо), отметим, что по молекулярным данным роды *Camassia* и *Hosta* могут рассматриваться как таксоны сем. *Agavaceae*, в то время как морфологически это явно различные семейства, никем

из современных систематиков-морфологов не смешиваемых. В случае семейств *Medeolaceae* — *Liliaceae* это отличие еще больше. Эти таксоны относятся к разным порядкам. Аналогичные отношения существуют между родом *Convallaria* и сем. *Ruscaceae*, *Simethis* и *Phormiaceae*, *Zigadenus* и *Trilliaceae*.

Подобная модель распределения делает необходимой выделение двух типов филогенетических таксонов. Мы предлагаем назвать их PLATO (от лат. плоский, широкий) — слабо дивергировавшие политипные группы), и связывающие их VIA (от лат. путь) — олиготипные, морфологически значительно дивергировавшие, но на макромолекулярном уровне близкородственные между собой и с PLATO потомков таксоны.

Как было показано позднее, таксоны, относящиеся к филогенетическому классу VIA, характеризуются повышенным содержанием потенциально метилируемых CpG и CpNpG ди- и тринуклеотидов в ДНК рибосомного кластера, что, по видимости, связано с изменением характера деятельности репликационно-репарационной системы клетки, включением в работу репликац, «работающих с ошибками» (Chuprov, Machs 2006).

Таким образом, макроэволюция рисуется нам как автономный, не связанный с микроэволюционными событиями процесс сальтационного характера, определяемый изменением особенностей работы системы репликации-репарации ядра клетки. Вероятно, к макроэволюционным преобразованиям способны лишь незначительное число таксонов, относящихся к эволюционно активным филогенетическим ветвям. Само явление криптаффинности подтверждает идею двуэтапности сальтационных преобразований, разрабатываемую как на морфологической, так и на молекулярной основе (Симпсон, 1948; Иорданский, 2004; Тиходеев, 2005). По нашим представлениям, на первом этапе происходят макромолекулярные преобразования на уровне первичного строения ДНК, не приводящие к значительным морфологическим изменениям таксонов. И только в дальнейшем, вероятно, за счет последующей рекомбинации генетических элементов, происходят значительные морфологические преобразования.

Наличие криптаффинных таксонов и сальтационных участков филемы говорит о невозможности построения системы, изоморфной филогенетической схеме, без введения новых понятий и представлений в теорию систематики и эволюции.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных исследований, проект 06-0448399 и «Динамика генофондов».

Секция
Микроэволюция и видообразование
устные сообщения

**Формообразование у арктических гольцов *Salvelinus alpinus complex*
(*Salmoniformes*, *Salmonidae*) Забайкалья**

¹Алексеев С.С., ²Байно Р., ³Гордеева Н.Г., ⁴Матвеев А.Н., ²Рейст Дж., ⁴Самусенок
В.П., ¹Смирнова Э.М., ¹Соколов А.А.

¹Институт биологии развития РАН, Москва 119991, Россия

²Институт пресноводных исследований, Виннипег, Канада

³Институт общей генетики РАН, Москва 119991, Россия

⁴Иркутский государственный университет, Иркутск 664011, Россия

e-mail: alekseyev@mail.ru

В труднодоступных горных районах северного Забайкалья имеется малоизученный участок ареала арктического гольца, изолированный от основной части его циркумполярной области распространения. Нами обследовано 25 населенных гольцом высокогорных озер, относящихся к бассейнам Байкала и Лены, из которых большинство обнаружено в ходе настоящего исследования. Популяции этих озер возникли в ледниковый период, не имеют связи друг с другом и эволюционируют независимо. Анализ последовательностей мтДНК указывает на общее происхождение гольцов двух бассейнов, на проникновение их из верховий бассейна Лены в бассейн Байкала и на сегрегацию гольцов внутри бассейна Лены между ее притоками (Олекма, Витим, Чая), а также позволяет выявлять случаи проникновения гольцов из одного речного бассейна в другой через водоразделы за счет перехвата верховий рек. Показана высокая межпопуляционная изменчивость гольцов по морфологическим признакам, сравнимая с таковой *S. alpinus complex* на всем остальном ареале, что позволяет рассматривать Забайкалье как район активного формообразования гольцов и один из основных центров их разнообразия. В каждом из озер голец обычно представлен 2—3 симпатрическими формами (карликовой, мелкой, крупной), различающимися по экологии и темпу роста. Морфологическими и молекулярно-генетическими методами тестированы альтернативные гипотезы происхождения внутриозерных форм и показано, что их совместное обитание — результат симпатрического формообразования в каждом из озер, а не множественных инвазий. Анализ ростовых слоев на срезах плавниковых лучей указывает на эпигенетическую природу симпатрических форм в некоторых озерах: гольцы карликовой или мелкой форм могут в течение жизни превращаться в гольцов мелкой или крупной форм в результате ускорения роста в позднем онтогенезе. В других озерах симпатрические формы

обособливаются, достигают репродуктивной изоляции и приобретают четкие морфологические различия. Таким образом, сравнивая современные ситуации в разных озерах, можно выстроить ряд, соответствующий последовательным стадиям симпатрической дивергенции форм гольцов до уровня биологических видов.

Происхождение видов у моллюсков путем образования форм

Анистратенко В.В.

Институт зоологии НАН Украины, Киев, 01601, Украина
e-mail: anistrat@ln.ua, anistrat@rambler.ru

Одно из наиболее заметных качеств раковины моллюсков и, в первую очередь, брюхоногих — её спиральная асимметрия. Подавляющее большинство Gastropoda имеют правозавитую раковину, хотя среди них имеются целые роды и семейства, характеризующиеся левозавитой раковиной. Левая завитость в норме встречается наиболее часто среди легочных (Pulmonata) (семейства Physidae, Clausiliidae и др.), значительно реже — среди Pectinibranchia (семейство Triphoridae) и Opisthobranchia (семейство Limacinidae). Основная причина такой диспропорции усматривается в том, что подавляющее большинство Pulmonata — гермафродиты, способные к самооплодотворению, а представители подкласса Pectinibranchia, в основном, лишены функционального гермафродитизма и являются раздельнополыми животными.

Довольно часто в природе обнаруживают отдельные особи брюхоногих моллюсков или целые популяции с завитостью раковины, противоположной обычной для этих видов (Boycott et al., 1930; Цветков, 1938; Яблоков, Валецкий, 1971; Матекин, Иванькова, 1975; Хохуткин, Лазарева, 1975; Шилейко, 1975; Голиков и др., 1987; Seidl, 1989; Анистратенко, Байдашников, 1991 (здесь см. обзор проблемы); Oliverio, 1991; Хохуткин и др., 2003 и др.). Однако единого мнения в отношении систематического положения этих право- и левозавитых форм до сих пор не выработано. Одни исследователи склонны рассматривать их как «формы» — так, Б.Н. Цветков (1941) выделил у *Bradybaena lantzi* (Lndh.) две «формы»: *B. l. dextrorsa* и *B. l. Sinistrorsa*, другие придают им статус хороших видов (Александров, Сергиевский, 1979).

Появившиеся в популяции особи с инверсией завитости, видимо, оказываются репродуктивно изолированными и могут дать потомство только, если встречают партнера с такой же завитостью раковины. По этой причине большинство инвертов элиминируют, и случаи обнаружения большого их числа, а тем более популяций, довольно редки.

Таким образом, появление небольшого числа инвертированных особей еще не означает появления отдельного вида, однако в случаях становления колоний,

а в дальнейшем крупных «самоподдерживающихся» популяций вполне могут формироваться виды-инверты. Собственно, в основе формирования видов, родов и семейств с левозавитой раковиной не может лежать никакой другой реальный механизм, кроме инверсии завитости. Данную форму видообразования мы называем образованием зеркальных форм (Анистратенко, Байдашников, 1991).

Эволюционная роль образования зеркальных форм, таким образом, состоит в обеспечении возможности образования видов, а также формирования родов и семейств, на основе смены только знака пространственной асимметрии раковины.

На основе анализа материалов по моллюскам и другим группам животных (Clarkson, 1987; Galloway, 1987 и др.) предлагается считать, что образование зеркальных форм (как скачкообразное формирование репродуктивной изоляции) может играть определенную эволюционную роль лишь у животных, обладающих наружным жестким скелетом с отчетливой асимметрией. При наличии как право-, так и левозавитых раковин у фораминифер рода *Discorbis* у этих животных четкого преобладания одной из зеркальных форм нет. Обнаружить достоверные примеры образования зеркальных форм в других группах животных также пока не удалось. В итоге можно сделать вывод, что видообразование на основе зеркальных форм присуще единственному типу животных — типу Mollusca.

Существует несколько классификаций процессов видообразования. Th. Dobzhansky (1937, 1950), J. Huxley (1942), E. Mayr (1942, 1957, 1963) считают реальными из 12 возможных 2 модели: географическую и полиплоидную. В. Грант (1977) признает 3-членную классификацию путей видообразования: географический, квантовый, симпатрический. Я.И. Старобогатов (1985) подробно разбирает схемы классификаций и группирует их в 2 категории с подразделениями: 1) популяционные процессы видообразования; 2) индивидуальные процессы видообразования. Среди последних он называет аллогонное, анологическое, гибридогенное и макромутационное видообразование. Макромутационный тип видообразования четко приурочен к определенным группам организмов (1) и для него характерна относительно большая скорость процесса образования нового вида (2). В пределах этого типа видообразования различаются 2 способа — полиплоидия и анеуплоидия, которые связаны с хромосомными мутациями (Старобогатов, 1985). Мы выделяем еще один способ макромутационного видообразования — образование хиральных или зеркальных форм, который не связан с крупными хромосомными перестройками.

**Пространственные взаимоотношения некоторых подвидов
воробьинообразных Нижнего Приамурья как показатель
микроэволюционных процессов**

Бабенко В.Г.

Московский педагогический государственный университет,
кафедра зоологии и экологии, Москва 129164, Россия
e-mail: alekto@aha.ru

Данные о современных ареалах некоторых видов и подвидов и возникающих в ряде случаев зонах гибридизации и интерградации между ними помогают восстановить картину постепенного становления фауны птиц и ее отдельных элементов на территории Нижнего Приамурья.

Часть выявленных нами закономерностей связана с историей формирования исключительно материковых форм. Примером могут служить пространственные взаимоотношения двух подвидов рябчика *Tetrastes bonasia*. Сибирский подвид *T. b. septentrionalis* населяет в пределах Нижнего Приамурья преимущественно темнохвойную тайгу на участках с горным рельефом. По горной темнохвойной тайге сибирский рябчик распространяется на юг до Среднего Сихотэ-Алиня. Маньчжурский подвид *T. b. amurensis* в свою очередь населяет преимущественно равнинные хвойно-широколиственные леса, широко распространенные на большей части Приморского края и поднимающиеся к северу по долине Уссури до побережья Амура. Вероятно, возникшая мозаичность лесных формаций и связанные с этим разрушения экологических преград и являются основными причинами вторичной интерградации маньчжурского подвида с сибирским.

Важную роль в формировании авифауны севера Нижнего Приамурья играет близость Сахалина. Ряд островных подвидов встречается на материковой части Нижнего Приамурья, соседствуя здесь с континентальными расами этих же видов. Характер пространственных взаимоотношений континентальных и островных форм различен. Подвиды полевого жаворонка (*Alauda arvensis*), кукушки (*Perisoreus infaustus*) и урагуса (*Uragus sibiricus*) образуют в Нижнем Приамурье заметные зоны интерградации. Гнездовые популяции островного подвида шура (*Pinicola enucleator sakhalinensis*), видимо, оказываются полностью географически изолированными от соседних континентальных форм. На основании этих случаев возможно реконструировать этапы заселения островными подвидами прилегающей к Сахалину северной части Нижнего Приамурья. Вероятно, колонизация материка сахалинским подвидом жаворонка (*Alauda arvensis lonnbergi*) шла в послеледниковое время, когда открытые пергляциальные ландшафты занимали север Сахалина и прилегающие материковые районы. Не исключено, что и становление этой формы происходило именно на этих территориях. Следующая группа подвидов — шур

(*Pinicola enucleator sakhalinensis*), китайская зеленушка (*Chloris sinica sitchitoensis*) и урагус (*Uragus sibiricus sanguinolentus*), — вероятно, проникли на материк несколько позже, когда на севере Сахалина и в Нижнем Приамурье стали обычными кустарниковые биотопы, в частности, заросли кедрового стланика и ольхи. Наконец, подвиды кукши (*Perisoreus infaustus sakhalinensis*) и синехвостки (*Tarsiger cyanurus pacificus*) освоили материк позже всего, когда темнохвойные леса были распространены и на севере Сахалина.

Характерный для ряда видов вектор расселения с Сахалина на материк можно объяснить следующим. Как известно, в послеледниковый период расселение птиц к северу, как по матерiku, так и по Сахалину, происходило из соответствующих рефугиумов. Вероятно, в связи с более теплым и влажным морским климатом Сахалина восстановление растительного покрова в послеледниковый период на острове шло более высокими темпами, чем на материке. В связи с этим продвижение островных видов на север и на запад (на материк) также шло быстрее. Поэтому северосахалинские популяции активнее занимали вновь возникающие подходящие участки и на материке. С другой стороны, в оптимуме голоцена, когда неморальная флора достигала побережья Охотского моря, некоторые дендрофильные виды на север по долине Амура доходили раньше, чем это происходило на Сахалине, где развитие подобных сообществ, по-видимому, тормозилось влиянием холодного Охотского моря. В связи с этим именно материковые подвиды птиц, связанные с неморальными лесами (большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos mandshuricus* и седоголовая овсянка *Emberisa spodocephala extremorientes*), распространены на севере Сахалина, а на юге обитают другие, островные подвиды — *C. m. japonensis* и *E. s. personata*. Это может свидетельствовать о том, что *C. m. mandshuricus* и *E. s. extremorientes* заселили остров с севера.

Анализ более сложных случаев пространственных и систематических отношений конгенерических пар — певчего/охотского сверчков (*Locustella certiola* / *L. ochotensis*) и желтой/зеленоголовой трясогузок (*Motacilla flava* / *M. taivana*) — в Нижнем Приамурье могут служить показателями относительного времени становления отдельных элементов авифауны исследуемого региона. Изучая современные ареалы, площади зон симпатрии, степень гибридизации и морфологические различия в парах этих видов, чьи современные биотопы во многом схожи, можно прийти к заключению, что история их формирования имеет много общего. Различия же, вероятно, связаны со временем географической изоляции каждого вида соответствующей пары и временного интервала, в течение которого *M. flava* / *M. taivana* и *L. certiola* / *L. ochotensis* были изолированы. В обоих сравниваемых парах прослеживаются сходные экологические черты (биотопы, сроки миграций, размножения). Однако морфологические признаки (в частности, детали окраски), площадь зон симпатрии и степень гибридизации этих двух пар видов различны. По морфологическим признакам степень близости между *Locustella certiola* и *L. ochotensis* по сравнению с парой *Motacilla flava* и *M. taivana* является настолько

тесной, что *L. certiola* и *L. ochotensis* формально можно свести в один вид. Скорее всего, виды пары *M. flava/taivana* были изолированы друг от друга раньше и изоляция длилась дольше, чем это происходило между видами *L. certiola/ochotensis*. Можно предположить, что изоляция видов *M. taivana* и *L. ochotensis* возникала в периоды регрессий, а рефугиумы, из которых впоследствии происходила их экспансия, находились на островах, в частности, на Сахалине или в прибрежных районах.

Феногенетическая изменчивость и эпигенетические основы формообразования

Васильев А.Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург 620144, Россия,
e-mail: vag@ipae.uran.ru

Феногенетическая изменчивость (Кренке, 1933—1935) обсуждается с позиций эпигенетической теории М.А. Шишкина и представлений С.В. Мейена о мероне и рассматривается как реализация обусловленных развитием законов возможного преобразования отдельных гомотипичных признаков (морфогенетическая реализация мерона). Она включает в себя две основные компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную). Организующая составляющая — эпигенетическая изменчивость — является канализованной компонентой морфогенеза, обусловленной структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная составляющая — реализационная изменчивость — представляет собой стохастическую компоненту морфогенеза, дающую возможность спонтанного переключения имеющихся программ развития и выбора того или иного субкреода. Вводятся представления об «эпигенетическом ландшафте популяции», «популяционном онтогенезе» и «популяционной меронии». Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный ими эпигенетический ландшафт является общим законом-«клише», который задает все многообразие состояний признака и их вероятностное проявление у таксона, популяции и особи (например, листья в кроне дерева).

«Феногенетическая изменчивость» Н.П. Кренке — это внутрииндивидуальная изменчивость метамеров и антимеров, которая одновременно отражает два аспекта: направленное усложнение структуры последовательно закладывающихся метамеров в морфогенезе и их стохастическое (случайное) формирование. Она отражает закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении ее усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этих структур. Анализ антимерных билатеральных композиций

структурных элементов позволяет построить естественную систему трансформаций структуры, то есть визуализировать мерономическое разнообразие и законы трансформации мерона при групповом (популяционном) анализе внутрииндивидуальной изменчивости. В ходе развития метамеры и антимеры сталкиваются с большим разнообразием условий реализации и по их фенотипическому разнообразию можно судить о морфогенетической «широте нормы реакции» данной особи. Н.В. Глотовым (1983) были продемонстрированы примеры влияния «провокационного фона» на диапазон варьирования количественных признаков дрозофил и модельных видов растений. Оказалось, что изменение корма дрозофилы или ухудшение эдафических условий у проростков пшеницы неизбежно приводит к резкому увеличению диапазона изменчивости. В этих случаях реализуется широкий спектр морфогенетических траекторий или «морфозов», который в «нормальных» условиях развития был зарегулирован и не проявлялся. В этом смысле эффект «провокационного фона» на индивидуальном уровне феноменологически сопоставим с проявлением феногенетической изменчивости на внутрииндивидуальном, поскольку диапазон условий развития (например, листьев в разных частях кроны) будет различен.

Единство многообразия в популяции обусловлено наличием у каждой особи общей эпигенетической системы, которая формирует единый для всех потенциальный эпигенетический ландшафт популяции. Этот ландшафт порождает эпигенетическую изменчивость, упорядоченность и закономерность которой обусловлены сходной для данной популяции расстановкой эпигенетических порогов и морфогенетических путей развития структур. Эпигенетическая система популяции исторически длительно и непрерывно формируется при творческом участии отбора как компромиссная деформация эпигенетической системы вида для локальных условий существования данной популяции.

Во всех популяциях характерный для вида эпигенетический ландшафт будет инвариантной частью популяционных эпигенетических ландшафтов. В этом смысле каждая популяция иерархически соотносится с видом так же, как отдельные особи с популяцией, к которой они принадлежат. В каждой из популяций вида ее собственный эпигенетический ландшафт будет инвариантен для входящих в нее особей, но окажется особенным по отношению к эпигенетическим ландшафтам других популяций. Поэтому в масштабе всего вида эпигенетический ландшафт конкретной популяции оказывается в целом уникальным, а из-за своих исторически сложившихся в данном регионе особенностей — единичным.

Применение технологии популяционного анализа к изучению групповой внутрииндивидуальной изменчивости гомодинамных и гомотипных структур (метамеров и антимеров) позволяет, на наш взгляд, решить не только многие до сих пор нерешенные проблемы феногенетики, экологической и эволюционной морфологии и биологии развития, но и приблизиться к общебиологическому

пониманию самого явления изменчивости. В самом общем виде можно заключить, что фенотипическая изменчивость — это реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков. Нетрудно заметить, что это и есть наиболее общее определение важнейшего для двух последних веков развития биологии понятия изменчивости. Это следует уже из того, что структурные ряды фенотипической изменчивости Н.П. Кренке представляют собой стадии воплощения некой морфогенетической программы, которая останавливается на том или ином этапе построения дефинитивной структуры. Поэтому изменчивость — явление разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе.

Рассмотрены примеры морфогенетических перестроек и эпигенетической дивергенции при экспериментальном формообразовании у тлей, domestikации серебристо-черных лисиц, акклиматизации ондатры, вековой изоляции популяции красной полевки на о-ве Беринга и хроническом радиоактивном облучении популяций грызунов на Урале.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 07-04-00161 и 07-04-96096.

Периферические популяции — эволюционные форпосты вида

Ивантер Э.В.

Петрозаводский государственный университет,
Петрозаводск 185910, Россия
e-mail: ivanter@petrsu.ru

При всей очевидной значимости углубленного изучения сформировавшейся в процессе эволюции популяционной организации политипических видов организмов, решение этой фундаментальной задачи по-прежнему далеко от завершения. Основная причина — отсутствие специальных исследований, выполненных на конкретных видах животных в условиях периферии их ареалов. Именно это определило цели и содержание проведенного исследования, объектами которого выбраны ряд фоновых, представляющих разные адаптивные типы, видов млекопитающих Севера, и расшифровка на этой основе экологических механизмов адаптации периферических популяций, способствующих экспансии видов на Север и успешному их закреплению на новой территории.

Анализ географических особенностей популяционной организации и динамики численности ряда широко распространённых, политипических видов мелких млекопитающих (рыжая, красная и тёмная полевки, лесная мышь, обыкновенная, малая и средняя бурозубки и др.) подтвердил известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видового ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). В условиях

пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем, и численность её лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяция более устойчива и ритмична. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более эффективными механизмами компенсаторной регуляции, приводящей плотность популяции в соответствие с ресурсами биоценоза. Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структур, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда и преодоления эволюционной инертности популяций, обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. К периферии видового ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида, и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование небольших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и междупопуляционной изменчивости. На периферии видовых ареалов повышается вероятность существования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видового ареала может поставлять «кандидатов» для процессов первичного формообразования. Более выражены, гораздо чётче и рельефнее проявляются в периферийных зонах видового ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект Деннеля, закономерная смена сезонно-возрастных генераций, компенсаторная авторегуляция численности и ряд других.

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации вида определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии видового ареала. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционных функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т.д.), вторые составляют эволюционный резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции — важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к

адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к эволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

Разработка концепции периферических популяций важна не только для успешного развития современной эволюционной теории, в частности, изучения процессов микроэволюции, но и в связи с практическими вопросами поддержания и контроля численности важных для человека популяций и сообществ, расположенных на границах видового ареала.

«Взрыв» видообразования люмбрикулид (Lumbriculidae; Oligochaeta) в Байкале

Кайгородова И.А., Ливенцева В.Г.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия
e-mail: irina@lin.irk.ru

Семейство Lumbriculidae Vejdovsky, 1884 представляет собой наиболее разнообразную видовую группу олигохет озера Байкал. Мировая фауна люмбрикулид насчитывает около 200 видов, почти треть из которых обитает в озере Байкал. По современным данным, 49 из 56 видов, населяющих это озеро, являются эндемиками (Семерной, 2004), уровень эндемизма составляет 87,5%. В связи с тем, что определение таксономического статуса большинства видов затруднено благодаря скудности внешней морфологии и из-за недостатка однозначных диагностических признаков, реальность существования многих видов остается под вопросом.

Недавние исследования эволюции байкальских олигохет, основанные, главным образом, на молекулярных данных (Кайгородова, 2000; Martin, 2004) выявили несколько монофилетических групп близкородственных видов олигохет («букеты» видов), обитающих в озере. В надежде выяснить филогенетическое положение байкальских люмбрикулид и раскрыть тайну эволюционного сценария образования байкальских «букетов» видов было выполнено комплексное исследование этой группы. Филогенетические отношения байкальских Lumbriculidae проанализированы с использованием наборов данных как ядерных (18 rDNA), так и митохондриальных (mtCOI) генных фрагментов. В анализ были включены виды 6 наиболее представительных родов, населяющих озеро: *Lamprodrilus*, *Agriodrillus*, *Teleuscolex*, *Stylodrilus*, *Styloscolex* и *Rhynchelmis*. В то же время, учитывая тот факт, что построение систематической классификации все еще невозможно без привлечения морфологических данных (Wiens, 2004), в настоящей работе проведена попытка применить современные филогенетические методы для

анализа морфологических признаков с целью разрешить трудные пункты систематики люмбрикулид.

При помощи современных методов молекулярно-филогенетического анализа определено положение байкальской группы люмбрикулид в системе Clitellata (Кайгородова, Щербаков, 2006). Подтверждается гипотеза о близком родстве Hirudinea, Acanthobdellida, Branchiobdellida и Lumbriculidae. Показано, что пиявки, бранхиобделлиды и люмбрикулиды образуют три независимые параллельные ветви эволюции. Наши данные свидетельствуют о роли семейства Lumbriculidae в качестве связующего звена между паразитическими и свободноживущими группами клителлят. Монофилия большинства люмбрикулидных родов, за исключением двух — *Lamprodrilus* и *Rhynchelmis*, была подтверждена как морфологическими, так и молекулярными данными.

Данные морфологической ревизии рода *Rhynchelmis* Hoffmeister, 1843 согласуются с выводами, полученными в результате молекулярно-филогенетических исследований. Филогенетические реконструкции были выведены на основе сравнения 65 морфологических и экологических признаков 34 известных таксонов, приписываемых в настоящее время к роду *Rhynchelmis*. Результаты этого анализа не поддерживают монофилию рода, одновременно обеспечивая понимание филогенетического положения таксономически проблематичных видов рода. Полифилия современных представителей рода *Rhynchelmis* соответствует идее S. Hrabе (1982) о выделении отдельного рода *Pseudorhynchelmis*. Мы предлагаем восстановить род *Pseudorhynchelmis* Hrabе 1982 для девяти видов (*Rh. alyonae*, *Rh. anomala*, *Rh. dissimilis*, *Rh. minimaris*, *Rh. olchonensis*, *Rh. paraolchonensis*, *Rh. parva*, *Rh. shamanensis*, *Rh. spermatochaeta*), ранее относившимся к роду *Rhynchelmis* (Kaygorodova, Liventseva 2007).

В то время как монофилетическая природа родов *Styloscolex* и *Stylodrilus* не вызывает сомнения, полученная нами схема молекулярной филогении показывает, что группа «*Lamprodrilus*» слабо разрешена, а виды родов *Agriodrilus*, *Telescolex* и *Lamprodrilus*, входящие в эту группу, близкородственны. Кроме того, порядок ветвления в пределах группы предполагает, что процесс видообразования в этой группе происходил относительно синхронно. Группа «*Lamprodrilus*» имеет общего предка и поэтому представляет истинный букет видов. Несмотря на филогенетическую близость видов группы «*Lamprodrilus*», тщательный морфологический анализ видов отвергает идею объединения родов *Agriodrilus*, *Telescolex* и *Lamprodrilus* в один род, ранее предлагавшуюся другими авторами (Cook, 1971; Brinkhurst, 1989).

Реальность событий взрывного видообразования была доказана с помощью теста исследуемых отклонений в наблюдаемых скоростях кладогенеза. Обнаруженный факт одновременного ускоренного образования большой группы видов позволил нам оценить время, прошедшее с момента начала этой радиации. «Взрыв» видообразования люмбрикулид приходится на период около 3,5 миллионов лет назад и совпадает с драматическими событиями в геологической и палеоклиматической истории озера (Kaygorodova et al., 2007).

Учитывая характер распределения видов по Байкалу, выдвинута гипотеза о симпатрическом видообразовании для групп «*Lamprodrilus*» и «*Rhynchelmis*».

Млекопитающие Эфиопского нагорья как модель в эволюционных исследованиях

Лавренченко Л.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия
e-mail: lavrenchenko@hotmail.com

Со времен Ч. Дарвина изучение изолированных фаун играло особую роль в разработке основных концепций эволюционной биологии. Детальное исследование генетических основ процессов адаптивной радиации и оценка их временных параметров стали возможными благодаря интенсивному развитию методов молекулярной филогении в последнее время. Уникальность фауны Эфиопского нагорья обусловлена его изолированным положением, выраженным высотным градиентом природных условий, их резкими изменениями в плейстоцене, исключительно разнообразной геоморфологией и островным характером современных горных местообитаний. Вследствие этого, мелкие млекопитающие данной территории представляют удобную модель для изучения особенностей генезиса эндемичной фауны в условиях изоляции, экологических аспектов эволюции и эмпирической проверки двух конкурирующих гипотез видообразования («градиентной» модели и модели «рефугиумов»). С использованием молекулярно-генетических и цитогенетических анализов, а также методов многомерной морфометрии, изучены процессы диверсификации у мелких млекопитающих — эндемиков Эфиопского нагорья из родов *Crociodura*, *Lophuromys*, *Stenocephalemys*, *Desmomys* и *Otomys*. На основе выявленных филогеографических паттернов, датировок времени дивергенции отдельных форм (полученных с использованием методов молекулярных часов) и особенностей современного распространения данных модельных групп предпринята попытка реконструкции их эволюционных историй.

Полученные данные свидетельствуют о независимом происхождении лесной фауны мелких млекопитающих Эфиопии и противоречат традиционным представлениям о том, что ныне узко локализованные афро-альпийские биоты восточной Африки имеют относительно недавнее происхождение, являясь дериватом лесных сообществ более низких высот (Kingdon, 1989; Wasser, Lovett, 1993).

Предполагается, что обедненность лесной фауны мелких млекопитающих Эфиопского нагорья в раннем и среднем плейстоцене стала фактором, «провоцирующим» адаптивную радиацию ряда модельных групп и поразительно

быструю морфологическую эволюцию их отдельных представителей. Показано, что эндемичный род *Stenocephalemys* представляет яркий пример несоответствия темпов молекулярной, хромосомной и морфологической эволюции.

Использование митохондриальных и ядерных генетических маркеров позволило показать значительную роль разновозрастных процессов множественной интрогрессивной гибридизации в эволюции эфиопских *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Показано, что этот уникальный в своем разнообразии «букет» видов практически не имеет аналогов среди млекопитающих как по числу форм, вовлеченных в ретикулярные процессы, так и по степени аллохронности последних. Результаты филогеографического анализа свидетельствуют об эфиопском происхождении данного надвидового комплекса и более поздних неоднократных событиях колонизации остальной части ареала. Вероятно, длительное сосуществование различных эволюционных линий привело как к большему морфологическому разнообразию (вследствие адаптивной радиации), так и к интенсивным ретикулярным процессам у *L. flavopunctatus* s.l. Эфиопского нагорья. Выдвинута гипотеза о «провоцировании» периодическими изменениями климата как дивергентных, так и ретикулярных процессов в эволюции горных видов.

Реконструированные филогении двух модельных групп (*Stenocephalemys* spp. и *Lophuromys flavopunctatus* s.l.) не выявили особой близости форм, обитающих в смежных высотных поясах единого горного массива. Таким образом, полученные данные не подтверждают «градиентную» модель формообразования, предсказывающую паттерны распространения близких форм, при которых сестринские таксоны занимают соседние, но сильно отличающиеся местообитания (Moritz et al., 2000, Schluter, 2001). Есть все основания полагать, что специфические адаптации отдельных представителей данных групп к различающимся местообитаниям являются результатом независимой длительной эволюции и не связаны напрямую с их происхождением. Результаты подобных исследований видовых комплексов южноамериканских *Sigmodontinae*, распространенных на восточных склонах Анд, также не подтвердили справедливости «градиентной» модели и свидетельствуют скорее в пользу аллопатрического пути видообразования (Patton et al., 1990, Patton, Smith 1992). Таким образом, имеющиеся молекулярно-генетические данные по грызунам, населяющим смежные пояса горных массивов в тропиках, не подтверждают реальности видообразования без изоляции (за счет различных направлений отбора на градиенте природных условий) и представлений о значительной роли подобных процессов в формировании современного тропического биоразнообразия (Smith et al., 1997, 2005). Видимо, ярко выраженное разделение высотного градиента относительно близкими видами грызунов горных тропиков в большинстве случаев носит вторичный характер, а «градиентная» модель формообразования справедлива скорее в случаях значительной морфологической дифференциации на внутривидовом уровне.

Эпигенетические вариации жизненных стратегий микижи
***Parasalmo mykiss* (Walb.)**

Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д.

Биологический ф-т МГУ, кафедра ихтиологии,
Москва 119992, Россия
e-mail: savvaitova@mail.ru

Работа посвящена решению фундаментальных проблем экологии, связанных с формированием жизненных стратегий рыб на основе адаптаций и микроэволюции в водных экосистемах разного типа. Микижа Камчатки — единственный представитель благородных лососей в Азии, редкий вид, включенный в Красную книгу РФ, в настоящем исследовании является видом-индикатором, в жизненных стратегиях и структуре популяций которого отражаются условия жизни в пресной воде и море. Микижа, обитающая в ненарушенных местообитаниях и сохранившая в них свойственную виду первозданную структуру, демонстрирует большие вариации жизненной стратегии.

При выполнении работы использованы современные комплексные подходы и методы, включая разработки последних лет. Для изучения строения речных систем как местообитания микижи использовали анализ спутниковых изображений исследованных речных бассейнов в формате GIS, акустические и термические датчики. Регистрирующие структуры изучали методами световой микроскопии (Кузищин и др., 1999); для определения жизненной стратегии анализировали их микроэлементный (кальций/стронций) состав (Зиммерман и др., 2003). Для изучения популяционной структуры вида использовали молекулярно-генетические методы: анализ мтДНК, микросателлитной ДНК, изоферментного состава (Павлов, 2000; Павлов и др., 2004).

На основании многолетних исследований авторами впервые установлены типы жизненной стратегии: анадромные, транзитивные и резидентные (Павлов и др., 1999); разработаны ключи для их определения; изучены вариации жизненной стратегии на ареале вида на Камчатке и далеко за его пределами в условиях интродукции в Южной Америке; исследованы вариации жизненных стратегий и структура популяций в разные годы в зависимости от колебаний климата (Савваитова и др., 1999, 2003); установлена связь между гидрогеоморфологической структурой речных бассейнов, их продуктивностью и разнообразием жизненных стратегий у микижи (Павлов и др., 2001). Показано, что вид микижа представляет собой динамичную систему, на ареале и в рамках одной популяции выявляется континуум жизненных стратегий. Их вариации зависят от наследственной генетической программы и окружающих условий и являются эпигенетическими по своей природе. Среда действует как переключатель, определяющий развитие по анадромному или резидентному типу. Под воздействием определенных условий жизненная стратегия может

меняться на альтернативную в течение жизни одного поколения. Индивидуумы с разной жизненной стратегией имеют неодинаковые сроки хода в реки на нерест, продолжительность жизни в реке и море, возраст полового созревания. Изменения этих параметров имеют колебательную природу. Выявлены факторы и пусковые механизмы, определяющие реализацию анадромной или резидентной стратегии. В реках, различающихся по степени гидрогеоморфологической сложности их бассейнов, соотношение проходных и резидентных рыб неодинаково и возрастает в пользу резидентных в сложных речных системах, где имеется высокая продуктивность и достаточная кормовая база для созревания и реализации полного жизненного цикла в пресной воде без выхода в море.

Фотопериод Субарктики как фактор дифференциации популяций у воробьиных птиц

Рыжановский В.Н.

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург 620219, Россия
e-mail: ryzhanovskiy@ecology.uran.ru

Северный Полярный круг разделяет северное полушарие Земли на зону с ежесуточным чередованием дня и ночи и зону, где часть года длится день, часть года — ночь. Для воробьиных умеренных широт установлено влияние фотопериодических условий на весь годовой цикл сезонных явлений (Носков, 1989). Комплекс явлений зимне-весенней части цикла находится под контролем фотопериодической реакции на увеличивающуюся длину дня, а летне-осенней — на сокращающуюся длину дня (Wolfson, 1965; Носков, Рымкевич, 1988). Северные перелетные птицы с растущей длиной дня сталкиваются на зимовках, если это не экватор и не южное полушарие, и во время весенней миграции. Но уже на подлете к Полярному кругу они попадают в условия полярного дня. Сокращение длины дня после перехода от круглосуточного освещения к чередованию светлой и темной фаз суток в Субарктике и тем более в Арктике начинается значительно позднее, чем в умеренных широтах, в середине конце лета. На севере Субарктики часть птиц, главным образом насекомоядные виды, даже отлет начинает до наступления темных ночей.

В весенне-осенней части годового цикла северных птиц имеют место две критические, зависящие от длины дня, точки: период формирования гонад и период постювенальной и послебрачной линек.

Н.Н. Данилов (1966) указывал на связь особенностей освоения Субарктики с пороговыми величинами чувствительности гонад к освещенности: у субарктиков они выше, чем у проникающих в Субарктику видов. Наши эксперименты по содержанию прилетающих на широту Полярного круга птиц в разных

фотопериодических условиях свидетельствуют о необходимости стимуляции гонад круглосуточным днем не только видов-субарктов, но и видов, освоивших Субарктику. Пеночки-веснички, овсянки-крошки, тростниковые овсянки, гнездящиеся в тундровой зоне, имеют более высокие пороги освещенности, чем эти птицы из таежной зоны. Можно предполагать существование популяций, адаптированных к гнездованию при световых режимах определенных широт.

Исследования (Рыжановский, 1997) показали, что у ряда широко распространенных видов при освоении высоких широт происходит перестройка механизмов контроля постювенальной линьки. Краткость летнего периода требует раннего отлета птиц и предшествующего отлету скорейшего окончания линьки, но круглосуточный полярный день не способствует увеличению её темпов и ускорению отлета. Поэтому некоторые виды на северном пределе ареала сократили количество заменяемого оперения, другие перенесли линьку на постмиграционный период, но у части видов произошла замена фотопериодического контроля линьки на эндогенный. В последнем случае линька начинается в определенном, как правило, весьма раннем возрасте, и на первых её этапах замена оперения идет высокими, независимыми от фотопериодических условий темпами как продолжение роста-развития, что существенно ускоряет время отлета. В Нижнем Приобье выявлено пять таких видов — желтая и белая трясогузки, дрозд-рябинник, пеночка-теньковка и тростниковая овсянка. Переход от фотопериодического контроля к эндогенному произошел, несомненно, на популяционном уровне; южнее Полярного круга существуют границы между популяциями, но выделить их в настоящее время удалось только у белой трясогузки (Рыжановский, 2005). Ясно, что эти границы проходят в широтном направлении. Протекание послебрачной линьки также требует определенных фотопериодических условий. У многих северных воробьиных (видов, популяций) отсутствует верхняя граница фотопериодического интервала линьки, т.е. она начинается и идет высокими темпами при круглосуточном освещении, что невозможно для воробьиных умеренных широт.

Роль фотопериодических условий в формировании географических популяций недооценивается. Широтные границы ареалов больших популяций могут определяться фотопериодическими интервалами, в которых созревают гонады, начинается и проходит линька. Это требует более внимательного отношения к такому фактору физической среды, как фотопериод.

Эволюционный стазис и прогрессивная эволюция

Северцов А. С.

Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции, Москва
119992, Россия
e-mail: asevertsov@soil.msu.ru

1. Эволюционный стазис — длительное, в течение сотен тысяч и миллионов лет, существование видов в фенотипически неизменном состоянии — палеонтологический факт.

2. Объяснение эволюционного стазиса стабилизирующим отбором не удовлетворительно. Этот отбор действует только через элиминацию генетических уклонений при условии постоянства соотношения адаптивности отбираемых признаков и условий, к которым они адаптированы. Поскольку среда обитания любой популяции не постоянна, а приспособленность не абсолютна, стабилизирующий отбор не может идти одновременно по всем признакам фенотипа.

3. Эволюционный стазис обусловлен контрбалансом векторов движущего отбора, действующих в популяции. Экологическая ниша многомерна, на популяцию действует множество разнонаправленных векторов отбора.

4. На материале селективных процессов, действующих в популяциях травяной лягушки, и по литературным данным показано, что разнонаправленные векторы отбора противодействуют друг другу. Усиление отбора в какую-либо сторону автоматически приводит к усилению отбора в противоположном направлении. Эволюция буксует, возникает стазис.

5. В свою очередь, эволюционный стазис, уравнивая соотношение организации и условий существования, создает основу для стабилизирующего отбора.

6. Нарушение стазиса, переход к прогрессивной эволюции происходят либо при возникновении нового, не сбалансированного вектора отбора, либо при возникновении дисбаланса уже существующих векторов. Первая ситуация характерна для антропогенных воздействий. Вторая — для существенных изменений фундаментальной ниши вида.

Конкуренция и кооперация как механизмы естественного отбора: краткий обзор проблемы

Сурова Г.С.

Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции, Москва
119992, Россия

e-mail: avs@avs.bio.msu.ru; surova@hotmail.ru

Проблема сохранения целостности групп животных различного статуса (от семей до популяций) является одной из фундаментальных проблем современной эволюционной биологии. Попытки ее разрешения в рамках эколого-морфологического подхода обозначены в теории группового отбора И.И. Шмальгаузена (1946, 1969). Она дала возможность объяснить функциональное разнообразие различных объединений особей и особенности их распределения в пространстве, но не сняла проблемы соотношения между индивидуальной конкуренцией и положительными кооперативными взаимодействиями во внутривидовых объединениях особей. Объяснения целостности систем, основанные на конкуренции внутрипопуляционных стратегий с различным достоинством генетических вкладов (Hamilton, 1964), на современном этапе развития эволюционной экологии оказываются явно недостаточными и в значительной мере искусственными. Эти попытки нельзя считать удачными прежде всего потому, что для объяснения они используют несовместимые подходы: целостность системы не может длительно сохраняться при конкурентных взаимодействиях составляющих ее элементов (Пригожин, Стенгерс, 2000). В последнее время широко развиваются подходы с моделированием эволюции кооперативных взаимодействий, базирующиеся на теории игр (Maynard, Smith, 1982). Однако этим подходам явно недостает проверки реальными данными, полученными в естественных жизненных ситуациях. Между тем проблема перехода от индивидуальной конкуренции (повышающей приспособленность особей по основным биологически важным признакам) к кооперативному взаимодействию особей (дающему преимущество группе индивидов и изменяющему их отношения друг с другом и со средой) остается одной из самых интригующих в эволюционной биологии (Панов, 2001). Кооперативные взаимодействия особей разных видов ведут к образованию симбиозов (в широком смысле) и укладываются в рамки современной эволюционной теории. Их возникновение между особями одного вида, сходных по морфо-функциональным особенностям, занимающих одну экологическую нишу, между которыми по теории должны возникать наиболее сильные конкурентные взаимодействия, не объясняется известными механизмами эволюции в рамках теории естественного отбора.

Следующий шаг в разрешении данной проблемы был сделан А.С. Северцовым (1996). Он показал, что механизм сохранения групповой адаптации основан на том, что каждый член группы получает часть выгоды

группы. То есть успех как бы поровну распределяется на всех членов группы, что возможно только при снижении жесткости индивидуальных конкурентных взаимодействий. Это чисто функциональный подход, основанный на выгоде индивидов. В последнее время появляются работы, демонстрирующие, что взаимодействия животных могут быть важны сами по себе, так как несут информацию о состоянии популяции и вида (Никольский, 2003). Это сообщения о наличии не мотивированных утилитарной выгодой взаимодействиях в группах птиц и млекопитающих, которые, возможно, и служат объединяющим началом (Плюснин, 1990; Панов, 2001). Нашими исследованиями группового поведения личинок амфибий показаны существенные межвидовые различия в форме индивидуального и группового поведения видов, собирающихся во временные скопления с различными функциями (Rana) и видов, образующих регулярные стаи, которым не удается приписать никакого утилитарного значения (Bufo) (Сурова и др., 2005; Surova, 2006). Одним из объяснений может быть снятие стресса в присутствии знакомых особей, что приводит к повышению жизнеспособности особей. Важность совместного нахождения в стае для физиологического состояния особей показана на рыбах (Герасимов, 1983). Однако до сих пор не выявлены конкретные механизмы отбора, способные совместить подобные кооперативные взаимодействия с индивидуальной конкуренцией особей внутри групп. Из предложенного нами краткого анализа состояния проблемы с очевидностью вытекает необходимость детальных исследований в природных популяциях различных типов взаимодействий между особями одного вида, приводящих к сохранению целостности и адаптивной значимости внутригрупповых группировок разного ранга.

Таким образом, эволюция каждого вида представляется как равнодействующая двух составляющих: индивидуальных адаптаций по биологически значимым функциям и кооперативных взаимодействий между особями своего или чужих видов, поддерживающих целостность биологических систем разного уровня — от семей до многовидовых сообществ. Получение информации о соседях делает условия жизни в конкретном пространстве-времени более прогнозируемыми. Это существенно снижает влияние случайности в жизни популяций и видов и способствует направленности эволюционных преобразований.

Стеновые доклады

Внутривидовая изменчивость и структура вида у гельминтов рыб

Аникиева Л.В.

Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск 185910, Россия

e-mail: Anikieva@krc.karelia.ru

Известно, что паразиты обладают широкой морфологической изменчивостью. По глубине и масштабу перестроек паразитические организмы не имеют аналогов в животном мире и могут быть сравнимы только с растениями (Завадский, 1968; Фрезе, 1977). Однако большинство исследований было посвящено изучению отдельных признаков с целью определения их значимости как критерия вида. Признание сложной структуры вида, его политипичности обусловили новый качественный этап изучения морфологической изменчивости паразитов. На данном этапе популяция становится основной единицей исследования, а статистические методы — главным аналитическим инструментом.

Изучение внутривидовой изменчивости гельминтов рыб в настоящее время — одно из приоритетных направлений паразитологии. Анализ работ показывает, что спектр групп гельминтов, вовлекаемых в исследования с позиций популяций, сравнительно широк и охватывает разные систематические группы: моногеней, трематод, цестод, скребней (Шульман—Альбова, 1952; Фортунатто, 1987; Пугачев, 1988; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; Аникиева, 2000; Аникиева, Харин, 2003 и др.). Разрабатываются разные аспекты и подходы изучения внутривидовой изменчивости гельминтов: на индивидуальном (организменном) уровне как нормы реакции, и популяционном — как отражение отношений между паразитом и хозяином на воздействие внешних факторов; изучение разнородности популяций методами фенетики, биометрии, специальными методами популяционной морфологии и др. Анализ признаков гельминтов рыб в зависимости от абиотических и биотических факторов среды выявил наличие структурного и функционального типов изменчивости, которые имеют временной, меристический и полиморфный характер и существуют в форме возрастной, биотопической и хронографической изменчивости. Эти типы и формы изменчивости свойственны и свободноживущим видам животных и растений (Яблоков 1966; Мамаев 1972).

Наряду с указанными общими чертами внутривидовая изменчивость гельминтов рыб обладает рядом отличий. Специфика формирования внутривидовой изменчивости паразитов связана с особенностями их существования, которые определяют специфический аспект популяционного подхода к изучению их внутривидовой изменчивости: изучение адаптивных реакций паразитов и хозяев в процессе их взаимодействия (Ройтман, Казаков,

1977; Фрезе, 1977). Установлено, что ключевую роль в формировании внутривидовой изменчивости гельминтов рыб играет фактор гостальности. В разных видах хозяев гельминты образуют экологические формы, морфологическая структура и разнообразие которых формируются под воздействием условий гостальной экологической ниши: систематического положения хозяина, особенностей его биологии и экологии. Выявлен широкий спектр гостальных различий между экоформами, проявляющийся в наборе фенотипов и их соотношении, а также в значениях количественных признаков. В основных хозяевах спектр возможных значений признаков вида у гельминтов реализуется наиболее полно. В дополнительных хозяевах норма реакции сужена.

Изучение внутри и межпопуляционной изменчивости гельминтов рыб показало, что популяция у паразитов имеет сложную фенотипическую структуру, ядро которой составляет небольшое число доминирующих фенотипов, а разнообразие определяется встречаемостью редких фенотипов. Выявлено, что фенотипическая изменчивость в ареале вида связана с характером специфичности паразита и представленностью хозяев в водоеме. Структура вида полигостальных гельминтов может включать как комплекс фенотипически сходных популяций, так и достоверно различающиеся на уровне подвида популяции, формируемые разными гостальными экоформами (Пугачев, 1988). Монотипичные виды в разных частях видового ареала проявляют слабую географическую изменчивость и характеризуются высокой устойчивостью доминирующих вариаций, сочетающейся с пластичностью морфометрических признаков (Аникиева, 2005).

Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в дальневосточных водоемах

Аналикова О.В.

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 630041, Россия
e-mail: ovapal@yahoo.com

Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* — один из немногих известных в настоящее время видов рыб, у которых отмечается наличие как полового, так и бесполого способов репродукции, причем половое размножение характерно для диплоидной формы этого вида, а гиногенез — для полиплоидной (три- и тетраплоидной) формы. На Дальнем Востоке серебряный карась широко распространен, причем обе формы встречаются в популяциях региона в различных соотношениях. История происхождения триплоидной формы серебряного карася не решена до настоящего времени.

В качестве одного из подходов к решению проблемы о филогенетических отношениях между диплоидной и триплоидной формами серебряного карася мы использовали метод сравнения нуклеотидных последовательностей

различных участков митохондриальной ДНК (мтДНК) у особей с различной плоидностью. Выбор метода обусловлен тем, что мтДНК передается только по материнской линии, эволюционирует с большей скоростью, чем большинство ядерных генов, и в ней отсутствуют механизмы рекомбинации. Целью работы было установить, имеется ли взаимосвязь между филогруппами мтДНК и уровнем плоидности в природных популяциях серебряного карася. В данной работе представлены результаты ПДРФ-анализа мтДНК и уровня плоидности, полученные для восьми природных популяций серебряного карася. Выборки были взяты из различных географических зон от п-ова Камчатка до юга Хасанского района Приморья. Для определения плоидности использованы два метода: определения количества ДНК в ядрах клеток по Фельгену и метод определения количества ядрышек в ядрах эритроцитов, окрашенных нитратом серебра.

При анализе полиморфизма длины рестрикционных фрагментов двух участков мтДНК (ND3/ND4 и 13SrRNA/16SrRNA) в нескольких популяциях серебряного карася, были выявлены две основные филогруппы мтДНК, отличающиеся 2,5% нуклеотидных замен, и, соответственно, дивергировавших 1,25 млн. лет назад. При этом обнаружили определенные закономерности. Среди триплоидных особей были выявлены гаплотипы, относящиеся только к одной филогруппе, тогда как среди диплоидов встречались особи с гаплотипами как первой, так и второй филогруппы.

Было выявлено несколько мономорфных популяций. Особи из двух озерных популяций (оз. Красиковское на п-ове Камчатка и оз. на о-ве Большой Пелис в заливе Петра Великого), где отсутствуют другие виды карповых, имеют гаплотипы, относящиеся к характерной для диплоидов филогруппе. Цитологические методы подтвердили, что особи этих выборок являются диплоидами. Доля самцов (50%) также характеризует выборки как диплоидные. В популяциях реки Амура и озера Ханка обнаружены гаплотипы, относящиеся ко второй филогруппе, и отмечена иная, чем в диплоидных популяциях доля самцов (от 15 до 30%). Цитологический анализ плоидности подтверждает смешанный характер этих популяций. Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что особи одной из разошедшихся филогрупп размножаются только половым путем, тогда как особи второй филогруппы дали начало триплоидной форме с гиногенетическим способом размножения. Тем не менее, при участии в размножении гиногенетических самок и, по-видимому, диплоидных самцов серебряного карася периодически возможно образование диплоидных особей, т.е. бисексуальной формы.

**Микроэволюция голубянки *Polyommatus icarus* Rott.
(Lepidoptera, Lycaenidae)**

Артемьева Е. А.

Ульяновский государственный педагогический университет,
Ульяновск 432700, Россия
e-mail: e.artemyeva@nxt.ru

Вопросы филогении близких форм в составе обширных эволюционно молодых комплексов околотовидового уровня составляют одну из центральных проблем теории микроэволюции. Установление родственных связей низших таксонов чешуекрылых представляется наиболее эффективным с использованием комплексного подхода, сочетающего оценку данных морфологии крылового рисунка на основе концепции прототипа рисунка Шванвича (1953) и географии фенотипов методом феноеографии (Ларина, Еремина 1982; Яблоков, Ларина 1985), а также сведений о пространственных и репродуктивных взаимоотношениях форм. Работа посвящена выяснению закономерностей микроэволюции и таксономических отношений форм политипического вида на примере внутривидовой изменчивости крылового рисунка голубянки *Polyommatus icarus* Rott.

Исследуемый вид представлен 178 выборками (2687 экз.) из различных областей ареала, сравнительно-морфологический материал представлен 156 выборками (7339 экз.). Кроме личного, использован музейный материал Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины и Зоологического музея Киевского государственного университета им. Т.Г. Шевченко (Киев), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Зоологического музея МГУ (Москва), а также материалы частных коллекций. Объем материала составляет 334 выборки (10 026 экз.).

В результате исследования проведен анализ внутривидовой изменчивости 29 признаков крылового рисунка и определено, что крыловой рисунок чешуекрылых — это единая морфологическая система признаков. Результаты показывают значительное различие большинства форм политипического комплекса *P. icarus* по признакам крылового рисунка. Отмечен клинальный характер изменчивости всех признаков крылового рисунка в широтном направлении. Выявлено 12 фенотипов крылового рисунка, которые маркируют формы *P. icarus* и области ареалов. Установлены межпопуляционные границы по признакам-маркерам, которые проходят как в меридиональном (по течению Енисея), так и широтном (горные пояса Европы и Северо-Восточной Азии) направлениях.

По проявлению признаков крылового рисунка в составе комплекса *P. icarus* выявляются две группы форм — западная и восточная, в составе которых в свою очередь различимы северо-западная (формы *icarus*, *sibirica*) и юго-западная

(формы *zelleri*, *amethystina*, *icarinus*, *uranica*, *candiope*), а также северо-восточная (форма *ammosovi*) и юго-восточная (формы *kashgarensis*, *glauca*, *icadius*, *fuchsi*) подгруппы. Формы каждой из групп имеют собственные тенденции в развитии крылового рисунка.

Для западной группы форм характерны увеличение числа постдискальных глазков переднего крыла — 62,7 %; 4 постдискальных глазка заднего крыла — 59,1 %; вытягивание дискальных пятен — 53,3 %; потемнение окраски фона нижней поверхности крыльев до черновато-бурой — 89,8 %. Для восточной группы форм характерны сокращение числа и площади субмаргинальных лунок — 95,1%; редукция экстерналий элементов — 66,2 %; сокращение числа и площади маргинальных глазков переднего крыла — 78,5 %; разрыв и усиление кривизны ряда маргинальных глазков заднего крыла — 64,6 %; осветление окраски базальной области задних крыльев до бледно-бирюзовой, вплоть до полного исчезновения оптических чешуек — 87,7 %; исчезновение белого мазка задних крыльев — 84,4 %.

Анализ крылового рисунка *P. icarus* в ареале позволил провести реконструкцию микрофилогенеза этого вида чешуекрылых. Особенности филогеографии политипического комплекса *P. icarus* отражает схема дивергенции форм *P. icarus*, построенная на основе изменчивости крылового рисунка. Высокая изменчивость рисунка, а также широкий набор вариантов репродуктивных взаимоотношений отдельных форм (включая явления интерградации, наличие зон межвидовой гибридизации и полную репродуктивную изоляцию в условиях широкой симпатрии) позволяют рассматривать политипический комплекс *P. icarus* в качестве эволюционно молодой группы.

Западную и восточную группы популяций предлагается рассматривать как надвидовые группировки типа *superspecies*. Западная группа включает политипический вид *icarus* (подвиды *icarus*, *sibirica*, *zelleri*, *icarinus*), а также виды *amethystina*, *candiope* (подвиды *candiope*, *uranica*), имеющие, вероятно, независимое друг от друга происхождение. Восточная группа включает монотипические виды *ammosovi*, *icadius* и политипический вид *fuchsi* (подвиды *fuchsi*, *kashgarensis*, *glauca*). Реконструкция ареалов форм *P. icarus* показывает, что данный политипический вид является относительно молодым и бурно дифференцирующимся. В результате микроэволюции в группах популяций чешуекрылых формируется максимально интегрированный фенотип крылового рисунка, который соответствует нимфалоидному прототипу.

Выявлено 12 фенотипов крылового рисунка, которые могут маркировать границы между популяциями и границы распространения форм *P. icarus*, на основе чего определены различия между группами популяций, которые, по-видимому, могут отражать процессы видообразования. Уточнены пространственные взаимоотношения между выделенными формами. Выявлены зоны симпатрии и установлен характер взаимоотношений между формами комплекса *P. icarus*. Выдвинута и обоснована гипотеза гибридного

происхождения некоторых форм комплекса *P. icarus*. Дана оценка филогенетических взаимоотношений форм комплекса *P. icarus* и предложена принципиально новая схема их филогенетических отношений.

**Преобразование изменчивости количественных признаков
под действием разных типов отбора в лабораторной популяции
*Drosophila melanogaster***

Багринцева Ю.А.

Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции, Москва
119992, Россия
e-mail: irbis80@mail.ru

Роль отбора — как искусственного, так и естественного — не исчерпывается прямым влиянием на отбираемые признаки (в случае естественного отбора таковыми являются компоненты приспособленности). Весьма существенным может оказаться косвенное воздействие на систему коррелированных признаков, их изменчивость и структуру. Для оценки этого воздействия в гетерогенной популяции *Drosophila melanogaster* проводились разные варианты отбора по числу абдоминальных щетинок на IV и V сегментах брюшка. В качестве вариантов был выбран движущий отбор в "+" и "-" направлениях, а также циклический отбор. Коррелированные эффекты отбора оценивали по изменчивости общего числа абдоминальных щетинок, числа стерноплевральных щетинок, длины груди, а также ряда признаков крыловой пластинки.

Полученные результаты продемонстрировали существенные различия в поведении коррелированных признаков. Динамика коррелированного ответа на отбор по общему числу абдоминальных щетинок соответствует динамике отбираемого признака, что и следовало ожидать. Однако детальный анализ выявил, что при разных направлениях движущего отбора у самок мух меняется градиент по числу щетинок на отдельных сегментах брюшка — при отборе в "+" направлении он уменьшается, а при отборе в "-" — возрастает. Таким образом, косвенное воздействие отбора сказалось на самой структуре признака, т.е. его морфогенезе.

Еще более сложным образом сказались последствия отбора на стерноплевральных щетинках. Во всех вариантах опыта (кроме контроля) независимо от направления и типа отбора их среднее число возрастало. При этом, в отличие от абдоминальных щетинок, наблюдалось расхождение популяций, подвергшихся одинаковому селективному воздействию. Особенно ярко это проявляется в условиях циклического отбора. Следовательно, отбор как таковой по основному признаку, нарушая равновесность популяции или устойчивость морфогенеза, может провоцировать однонаправленный сдвиг

другого признака и дивергенцию популяций независимо от направления конкретного вектора отбора.

Полученные данные говорят о неоднозначном коррелированном воздействии отбора на изменчивость количественных признаков у *Drosophila melanogaster*. В одном случае — это воздействие определяется сложившимися генетическими корреляциями признаков, в другом — стерноплевральные щетинки — косвенные последствия отбора нарушают эти корреляции или устоявшуюся сбалансированную систему векторов отбора. Наконец, при рассмотрении абдоминальных щетинок как целостной структуры, наблюдается ее собственное преобразование.

Помимо сказанного в качестве косвенных последствий селективного воздействия на группу популяций следует рассматривать тенденцию к их расхождению под действием не дизруптивного, а движущего и циклического типов отбора.

Освоение новых пищевых ресурсов в расселяющихся популяциях колорадского жука

Беньковская Г.В.

Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, Уфа 450054, Россия
e-mail: bengal2@yandex.ru

Личинки и имаго листоеда-олигофага колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say питаются листьями растений из семейства пасленовых, главным образом — рода *Solanum*. Расселение вида связывают с возделыванием культурного картофеля *S. tuberosum*, к которому колорадский жук легко адаптировался (Ушатинская, 1981). Экспансия этого вида на территории России и, в частности, на территории Башкортостана связана с широким распространением картофельных плантаций. Вместе с тем следует учитывать, что посадки картофеля не занимают сплошных площадей, и в процессе расселения на новой для вида территории в рацион неизбежно должны включаться и другие растения, на которых возможно как временное питание движущихся в поисках картофеля имаго, так и развитие от яйца до имаго хотя бы одной генерации вида.

Белена черная (*Hyoscyamus niger*) не считается кормовым растением для колорадского жука на территории России и стран СНГ. Сведения в научной литературе касались обнаружения лишь частичных повреждений листьев белены этим листоедом (Яровой, 1968; Богарада, 1975; Ушатинская, 1981). Данные, полученные в 1989 году (Альшеевский район Башкортостана, сбор 16 июня, перезимовавшие имаго, кладки, личинки I возраста), свидетельствуют о том, что перезимовавшие имаго не только питаются листьями белены, но и откладывают на них яйца. Самым удивительным был тот факт, что замеченная на растениях

белены немалочисленная группа насекомых имела возможность выбора — 15—20 растений белены находились в соседстве с картофельной плантацией. Всего для фенетического анализа было собрано 50 особей имаго колорадского жука, для которых были описаны вариации фенов рисунка покровов. Используются методы классификации фенов рисунка покровов имаго колорадского жука, предложенные С.Р. Фасулати (1985) и Е.П. Климец (1988). Впоследствии ранжирование особей по степени меланизации (Беньковская и др., 2004) позволило выделить три основных морфотипа — ахромисты (А-тип), промежуточный (П-тип) и меланисты (М-тип) и проанализировать распределение их частот в выборках.

В 2006 году отмечено развитие I генерации колорадского жука на нескольких кустах белены, изолированных от картофельных посадок расстоянием не менее 1 км. Был предпринят фенетический анализ и ряд лабораторных экспериментов с вышедшими имаго. Показано статистически достоверное (при $p \geq 99\%$, t-критерий Стьюдента) превышение доли особей М-типа на растениях белены по сравнению с соответствующей для района и генерации выборкой на растениях картофеля. Эти данные могут свидетельствовать о снижении значимости выбора растения как субстрата — не только кормового, но и для размещения кладки — для имаго М-типа по сравнению с имаго А-типа, а также о реализации повышенной адаптивности имаго М-типа к высокой концентрации токсичных алкалоидов вследствие их интенсивной нейтрализации. Такая способность — преадаптивный признак, поскольку делает имаго М-типа потенциальными потребителями новых кормовых субстратов.

В экспериментах с нелетальной травмой покровов одновременно регистрировалась локомоторная активность, динамика содержания катехоламинов в интактной гемолимфе и динамика активности ферментов метаболизма катехоламинов — тирозиназы и ДОФА-оксидазы. Развитие стресс-реакции у меланистов сопровождается более высоким уровнем содержания катехоламинов и меньшей активностью ДОФА-оксидазы, чем у ахромистов, что позволяет предположить более высокую активность еще одной метаболизирующей токсичные алкалоиды растений системы у особей этого морфотипа. Это различие может лежать в основе такого преадаптивного признака, как готовность к смене кормового субстрата, что и позволяет особям М-типа иметь численное преимущество в популяциях, расселяющихся на новых территориях с потенциально новыми пищевыми ресурсами.

В серии экспериментов 2006 года в лабораторных условиях регистрировалась реализация выбора кормового растения имаго, развивавшимися из яиц, отложенных на белене. Экспериментальная выборка имаго через 30 минут от начала экспозиции в садке со свежими листьями белены и картофеля распределялась между растениями таким образом, что все ахромисты сосредоточились на белене, а меланисты разделились между белой и картофелем в соотношении 1:2, что подтверждает высокую готовность особей

М-типа к смене кормового субстрата.

В опытах на изолированных растениях картофеля были использованы особи, развивавшиеся на одних и тех же растениях от личинок II—III возраста до имаго, среди которых встречались все три морфотипа. Удалось установить, что при возможности выбора все ахромисты за 10 минут выбирают то же самое растение, тогда как не более двух третей меланистов и особей П-типа выбор растения, на котором шло их развитие, осуществляют только через 30 минут. Эти результаты могут отчасти объяснить разницу в составе расселяющихся популяций вида не только метаболическим преадапто-генезом меланистов, но и своеобразным консерватизмом ахромистов, остающихся на весь вегетационный период на растениях, служивших им средой развития. В результате за сезон меланисты и особи промежуточного типа должны продвигаться к границам ареала активнее, чем ахромисты. Вероятно, именно это послужило причиной различий в доле морфотипов, отмеченных нами для конца 80-х годов и 2002—2004 годов (Беньковская и др. 2002, 2004): в генеральной выборке на территории Башкортостана ахромисты составляли 0,01 и 0,31 в 1989 и 2002 годах, соответственно.

**Исследование географической изменчивости
Harmonia axyridis Pallas (Coleoptera, Coccinellidae)
по комплексу морфологических признаков**

Блехман А.В.

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Москва 119334, Россия
e-mail: cytogen-idb@yandex.ru

Изучение полиморфизма у божьей коровки *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae), давно ставшей классическим объектом популяционно-генетических исследований, в первую очередь касалось изменчивости окраски элитр, генетическая детерминация которой была установлена к середине 20 века (Kotai 1956). Данные о географической изменчивости окраски элитр позволили предположить наличие как минимум двух подвидов у *Harmonia axyridis* с ориентировочной границей между ними в зоне байкальского разлома (Воронцов, Блехман, 1986; Захаров, Блехман, 2001). Однако для доказательства этого предположения и локализации границ подвидов необходимо изучение географической изменчивости комплекса признаков и общепопуляционных характеристик. В данной работе анализируется изменчивость двух полиморфных морфологических признаков. Один из них — наличие (или отсутствие) элитрального гребня (поперечный валик на элитрах), который наследуется моногенно и контролируется

диаллельным локусом (Nosino 1936); его географическая изменчивость на территории России изучается впервые. Другой признак — рисунок пронотума, изменчивость которого изучалась Ф.Г. Добржанским (1924), выделившим 5 дискретных фенотипов этого признака. Им же была обнаружена высокая корреляция изменчивости рисунка пронотума с фенотипом элитр. Материалом для настоящей работы послужили 29 сборов *Harmonia axyridis* общим объемом 14866 экз. из 13 локалитетов: Горно-Алтайск, Новосибирск, Иркутск, пос. Листвянка, дер. Байкал, Байкальск, пос. Нижний Цасучей, заповедник «Бастак», пос. Теплоозерск, Сихотэ-Алиньский заповедник (кордон Усть-Серебряный), пос. Дубовый ключ (30 км от Уссурийского заповедника), Владивосток, бухта Троица.

Сравнительный анализ встречаемости жуков, не имеющих элитрального гребня (рецессивные гомозиготы по соответствующему аллелю), показывает, что их частота в восточной группе популяций (от заповедника «Бастак» до бухты Троица) очень велика и составляет от 97,29 до 99,20 %. В западной группе частота этого признака значительно ниже и существенно меняется в разных популяциях от 30,26% (в Горно-Алтайске) до 15,07% (в Байкальске), демонстрируя в целом клинальный характер изменчивости. Выборка из Нижнего Цасучея содержит 50,82% жуков, не имеющих элитрального гребня, что существенно отличается от обеих групп популяций.

Подробный анализ рисунка пронотума позволил выделить 14 дискретных типов, 9 из которых описаны впервые. Анализ сопряженности изменчивости рисунка пронотума с фенотипом элитр при объединении меланистов в один класс показывает наличие высокосignификантной корреляции этих признаков ($p = 0,000$) с показателем степени сопряженности V (мера Крамера), равным $0,9425 \pm 0,008$. Учитывая эту сопряженность, сравнительный анализ распределения типов рисунка пронотума в выборках проводился для меланистов и жуков с элитами фенотипа *succinea* (рецессивные гомозиготы) по отдельности. Для систематизации выборок по частотному распределению этого признака был применен кластерный анализ, который проводился в пакете Statistica 6.0 по методу полной связи с использованием матрицы евклидовых дистанций. Его результаты по жукам с элитами *succinea* говорят о наличии двух четких кластеров, один из которых объединяет все выборки из восточных популяций, а другой — из западных, включая выборку из Нижнего Цасучея. Анализ встречаемости отдельных типов рисунка пронотума показывает, что эти две группы популяций различаются, прежде всего, качественным составом. Для западных популяций наиболее меланизированные типы пронотума, редкие на востоке, являются вполне обычными, а наименее меланизированные отсутствуют вовсе, хотя в восточных популяциях они встречаются с довольно высокой частотой. Изменчивость рисунка пронотума у меланистов не показывает каких-либо географических закономерностей.

Для получения дополнительной информации о популяционной изменчивости изучаемого признака и ее эволюционного значения для каждой

выборки были оценены общепопуляционные коэффициенты μ и h_μ (Животовский, 1982), характеризующие общий уровень и характер внутривидового разнообразия. Их величины и для меланистов, и для жуков с элитами *succinea* показывают, что максимальная гетерогенность характерна для популяций Байкальска, Листвянки и Нижнего Цасучея.

Полученные нами данные подтверждают выдвинутое ранее на основе анализа географической изменчивости рисунка и окраски элитр предположение о существовании у *Harmonia axyridis* двух подвидов, между которыми, по-видимому, существует зона вторичной гибридизации, расположенная восточнее байкальского разлома.

Работа поддержана РФФИ и Программой Президиума РАН «Динамика генофондов».

**Динамика популяционно-фенетической структуры
на Северном Кавказе американского интродуцента —
клопа платановая коритуха *Corythucha ciliata* Say
(Heteroptera, Tingidae)**

¹Голуб В.Б., ²Калинкин В.М., ¹Котенев Е.С.

¹Воронежский государственный университет, Воронеж 394006, Россия

²Славянская опытная станция Всероссийского НИИ защиты растений,

Славянск-на-Кубани, Россия

e-mail: v.golub@nm.ru; slaviansk_es_vizr@rambler.ru

Североамериканский растительноядный клоп платановая, или ячеистая коритуха (*Corythucha ciliata* Say), относящийся к семейству клопов-кружевниц (Heteroptera, Tingidae), в 60-х годах XX столетия был завезен на юг Европы. В последующие 3 десятилетия вид широко и в высокой численности расселился в Южной и Средней Европе. В России вид был впервые обнаружен в 1996 году в Краснодарском крае (Voigt, 2001; Калинкин и др., 2002). Сильно вредит платану. С 1998 года нами проводятся исследования характера и темпов формирования ареала, популяционной структуры и экологических особенностей *C. ciliata* как микроэволюционных процессов (Голуб и др., 2002; Golub et al., 2004; Голуб и др., 2005). Особенности ячеистой структуры покровов клопов-кружевниц, в том числе *C. ciliata*, позволяют проводить объективную оценку дискретной изменчивости признаков на основе подсчета и анализа количества ячеек на отдельных участках покровов.

Для анализа динамики морфологической популяционной структуры в течение 2004–2006 годов (на основе популяции г. Славянска-на-Кубани) были выбраны 3 признака с дискретно проявляющейся изменчивостью: А — количество ячеек (от 10 до 16) вдоль медиальной линии крышевидного

ячеистого образования на переднем крае переднеспинки (везикулы); В — количество ячеек в пластинчатом срединном киле переднеспинки (от 8 до 17); Е — количество ячеек в пределах темного пятна надкрылий (от 5 до 16 ячеек).

Ежегодно, в течение одного сезона характер изменчивости двух анализируемых признаков из трех (А и В) выражался кривой нормального распределения. При этом от года к году признак А проявлял смещение пределов изменчивости в сторону увеличения его количественного значения (увеличения числа ячеек анализируемой структуры), с соответствующим изменением частот других вариаций. Ежегодно его изменчивость увеличивалась на одну вариацию с максимальным числом ячеек и одновременным снижением частот встречаемости вариаций с минимальным количеством ячеек. Ни одна из вариаций не была элиминирована полностью. То есть в течение трех лет проявилось действие движущей формы отбора в сторону количественного увеличения данного признака. Морфологически оно проявилось в увеличении числа особей в популяции с более длинной везикулой.

Высокая, в целом, изменчивость признака В (10 дискретных вариаций) сопровождалась ежегодным доминированием одной из вариаций со средним значением признака. При этом от года к году наблюдалось увеличение частот встречаемости вариаций с меньшими значениями признака. Морфологически это проявилось в увеличении в популяции числа особей с более коротким диском переднеспинки и характерного для клопов-кружельниц заднего отростка переднеспинки. Таким образом, в трехлетней динамике и этого признака проявилась движущая форма отбора, но в противоположном направлении по сравнению с признаком А. В целом же эффект смещения изменчивости двух признаков в противоположных направлениях оказывает стабилизирующее воздействие на всю морфологическую структуру популяции.

Следует однако отметить, что 2005 год характеризовался наиболее высокими среднедекадными температурами в течение вегетационного периода (особенно весной, в период начала развития нового поколения *C. ciliata*) из трех лет наблюдений. При этом проявилась полная элиминация вариаций с крайними (минимальным и максимальным) значениями признака В и одновременным резким возрастанием частоты встречаемости одной из доминирующих вариаций со средним значением признака, ставшей в 2005 году супердоминирующей.

Признак Е, как и признак А, в течение трех лет проявлял постепенное расширение пределов изменчивости в сторону вариаций с большим значением, сопровождавшимся увеличением числа особей в популяции с сильнее развитыми темными пятнами на надкрыльях. В то же время, как и в случае признака В, в 2005 году изменчивость признака оказалась наиболее низкой. При этом вариации с крайними значениями признака оказались элиминированными полностью (проявление стабилизирующего отбора), кроме того, снизилась частота встречаемости одной из вариаций со средним значением признака, т.е. имело место проявление и дизруптивной формы отбора.

В целом, популяция модельного вида клопа платановая коритуха,

интродукта на Северном Кавказе, находящаяся в процессе своего становления и формирования нового ареала, подвержена существенной морфологической изменчивости. Она отражается как в появлении и исчезновении ежегодно отдельных вариаций (главным образом, с крайними значениями признаков), так и в перераспределении частот стабильных вариаций. Реакция популяции на межгодовые колебания температурного фактора выражается элиминацией отдельных вариаций, даже со средним значением признака.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 05-04-49089.

Внутривидовая дивергенция *Aegilops tauschii* Coss.: гены, морфология, экология, история

Дудников А.Ю.

Институт Цитологии и Генетики СО РАН,
Новосибирск 630090, Россия
e-mail: dudnikov@bionet.nsc.ru

Генетика адаптивного видообразования — одна из ключевых проблем теории эволюции. Сколько и каких генов должны изменить своё аллельное состояние, чтобы возник новый вид, приспособленный к иным условиям среды? Сравнение уже сформировавшихся видов проблеме не решает, т.к. их генетические различия связаны не только с адаптивным процессом в ходе видообразования, но также со стохастическими изменениями, неизбежно накапливающимися после возникновения репродуктивной изоляции. Помочь может изучение внутривидовой дивергенции, которая ещё не успела привести к разделению на разные виды. Удобной моделью для такого исследования является дикий родич культурных пшениц диплоидный злак *Aegilops tauschii* Coss. Он распространён на широком ареале от Турции до Пакистана, при этом его первичные местообитания практически не затронуты хозяйственной деятельностью человека. Анализ аллельного полиморфизма 30 ферментных локусов показал, что *Ae. tauschii* представлен двумя чётко различающимися генетически подвидами — *tauschii* и *strangulata*. Параметры морфологической вариабельности колоса дают бимодальное распределение, полностью соответствующее генетическому разделению на два подвида.

Подвиды *tauschii* и *strangulata* представлены большим числом некрупных достаточно хорошо изолированных популяций. Коэффициенты генетической дифференциации (G_{ST}) у *ssp. tauschii* и *ssp. strangulata* сходны и очень высоки — 0,67 и 0,64, соответственно. *Ae. tauschii* населяет холмистую местность, при этом *ssp. strangulata* предпочитает более высокорасположенные влажные местообитания, чем *ssp. tauschii*. Географическая встречаемость подвидов существенно различается: в районе южного прикаспия (части ареала *Ae. tauschii*, попадающей в Евро-Сибирский фитогеографический регион) встречается в

основном *ssp. strangulata*, а к югу, западу и востоку от этого района, в Ирано-Туранском фитогеографическом регионе, чаще отмечают (а на востоке ареала вида — исключительно) *ssp. tauschii*. Несмотря на значительные генетические, морфологические и экологические различия между подвидами *tauschii* и *strangulata*, экспериментально не выявлено никакого снижения фертильности в скрещиваниях между ними. Более того, показано, что в природе между подвидами *Ae. tauschii* сохраняется генетический обмен.

Характер встречаемости редких аллелей ферментных локусов в локальных популяциях подвидов *tauschii* и *strangulata* на ареале вида свидетельствует, что со времени расселения *Ae. tauschii* по ареалу прошло более миллиона поколений или лет, т.к. у *Ae. tauschii* происходит смена одного поколения в год. При этом разделение на два подвида имело место в самом начале возникновения *Ae. tauschii* как вида, ещё до его географической экспансии.

Многомерный анализ выявил две основные составляющие генетической вариабельности у *Ae. Tauschii*: 1) адаптивная внутривидовая дифференциация, которая привела к возникновению подвидов *tauschii* и *strangulata*, 2) дрейф, который вызывает существенные генетические изменения в отдельных локальных популяциях, однако до сих пор так и не привёл к образованию нового, третьего подвида.

Полученные данные свидетельствуют о том, что вид *Ae. tauschii* является стохастически-равновесной генетической системой большого числа локальных популяций двух подвидов. Таким образом, этот вид представляет собой прекрасную модель для изучения роли различных классов генов в процессе адаптивного видообразования. Данные, полученные по фермент-кодирующим генам, показывают, что значительная часть их аллельного полиморфизма вовлечена в адаптивные процессы в популяциях *Ae. tauschii*.

Косвенные последствия отбора и их роль в формировании популяционной изменчивости

Ивницкий С.Б.

Биологический факультет МГУ, кафедра биологической эволюции, Москва
119992, Россия
e-mail: ivnitsky@mail.ru

Влияние естественного отбора на популяционную изменчивость, как правило, оценивается по результатам его непосредственного воздействия на тот или иной признак. При этом обычно за рамками рассмотрения остаются многочисленные косвенные последствия отбора, которые не сводятся к простым коррелированным эффектам, но могут существенно менять саму структуру изменчивости, а также способствовать возникновению качественно новых признаков особей.

Так, на уровне изменчивости простых морфологических структур в ответ на прямой движущий отбор по некоторым из них было показано возникновение положительного ассортативного скрещивания в популяциях ряда видов насекомых. Иными словами, результаты движущего отбора не всегда исчерпываются сдвигом средних значений признаков, они также могут оказывать влияние на структуру скрещиваний в популяции и, следовательно, на эффективность последующих циклов отбора. Помимо этого известны случаи, когда движущий отбор по морфологическим признакам приводит к увеличению изменчивости миграционной активности особей и, вследствие этого, к сегрегации и пространственной подразделенности популяции, т.е. создает предпосылки для последующей дивергенции. Наконец, колебания векторов отбора могут приводить к расхождению частей подразделенной популяции, причем направление «дрейфа» той или иной субпопуляции является случайным по отношению к самим векторам отбора, а возникающая дивергенция не является результатом дизруптивного отбора.

Результаты селекционных экспериментов по некоторым морфологическим структурам или компонентам приспособленности демонстрируют сложные нелинейные преобразования изменчивости в качестве косвенных последствий прямого движущего отбора. Например, в ряде опытов на *Drosophila* и других объектах было показано нарушение существовавших корреляций признаков при отборе по темпам развития, в то время как по другим признакам корреляции, напротив, усиливались. Существенно, что изменение сложившихся корреляций являлось начальным этапом формирования морфологических или иных эволюционных новаций, в силу чего косвенные последствия отбора можно рассматривать в качестве одного из механизмов их возникновения. В опытах на *Drosophila* и кровососущих комарах (*Culicidae*) были продемонстрированы сложные косвенные эффекты движущего отбора, менявшие соотношение частей морфологических структур, т.е. определявшие начальные моменты формообразования. При этом у кровососущих комаров движущий отбор по темпам развития на одной стадии (у личинок) приводил к изменению пропорций крыла на другой стадии (имаго).

Следовательно, в каких-то случаях наблюдаемые изменения структуры изменчивости на одной стадии развития могут иметь своей причиной отбор, проходящий на другой стадии, которая подвержена воздействиям совершенно иных векторов отбора.

Таким образом, последствия естественного отбора сводятся не только к повышению приспособленности популяции за счет изменения отбираемых признаков, генетическая компонента изменчивости которых достаточно быстро иссякает. Отбор необходимо также рассматривать как косвенную причину нарушения популяционного, генетического и морфогенетического равновесия, а также как источник эволюционных новаций.

Основные векторы естественного отбора у птиц высокогорий как ответ на специфические факторы больших высот

Ирисова Н.Л.

Алтайский государственный университет, Барнаул 656047, Россия
e-mail: iris@mc.asu.ru

Высокогорье для птиц является особой средой обитания, которая отличается от прочих сред совокупностью некоторых специфических признаков (Ирисов, 1997). Во-первых, это достаточно жесткий термический режим и связанные с ним криогенные явления (поздняя вегетация, летние заморозки, снегопады и пр.). Во-вторых, высокогорья отличаются интенсивностью таких мутагенных факторов, как солнечная (ультрафиолет) инсоляция и повышенная радиация коренных пород и космического излучения, что в целом способствует более высокой интенсивности мутагенеза. В-третьих, высокогорьям свойственна мозаичность распределения участков с оптимальными условиями, в том числе гнездовыми и кормовыми, что часто способствует относительной изолированности микропопуляций. Первый из названных факторов определяет «востребованность» того или иного признака, который оказывается адаптивным. Мутационный процесс и относительная изолированность микропопуляций способствуют закреплению адекватных признаков в генофонде популяций и в целом более высокой скорости эволюционных процессов. Косвенно об этом свидетельствует и обилие подвидов у видов широкого распространения, ареал которых включает многие горные страны (Ирисов, 1997).

Изучение биологии птиц на больших высотах показали, что у многих видов птиц здесь существует ряд общих, в некотором роде универсальных (присущих многим видам) направлений отбора и эволюции их экологических и эволюционных приспособлений.

Прежде всего, это иной характер территориальности по сравнению с большинством видов птиц равнин или низкогорий. Так, в ряду воробьиных птиц в высокогорье выражена тенденция к уменьшению гнездовой территории вплоть до почти полного ее отсутствия (горные вьюрки), когда охраняется лишь самка и гнездо с минимальным участком вокруг. Параллельно прослеживается ослабление трофической функции гнездовой территории вплоть до полной ее утраты (Ирисова, 2002). Это связано с неравномерностью распространения в пространстве гнездовых и кормовых ресурсов. Последние, как и вообще большая часть биомассы этих экосистем, сосредоточены чаще на дне долин и выположенных приподножных участках. Склоны и гребни, где преобладают каменистые участки, осыпи, скалы, останцы, изобилуют удобными и безопасными местами для гнезд, но при этом бедны в трофическом отношении.

Общим для многих видов направлением отбора является усиление тенденции к закрытому типу гнездования (смягчение температурного режима,

защищенность от внешних условий) и утепленность гнезд за счет увеличения их массивности и доли утепляющих компонентов. Следует лишь заметить, что при очевидности такой тенденции конкретное проявление этого признака ситуативно варьирует у конкретных особей: в холодные сезоны гнезда у одного и того же вида в среднем массивнее и более утеплены, чем в теплые; ранние гнезда более эффективны в отношении терморегуляции, чем поздние.

Суровость абиотических условий в высокогорье вынуждает птиц выбирать одну из двух основных стратегий гнездования. Одна из них сводится к раннему гнездованию при насиживании кладки с первого яйца (многие соколообразные, клушица), другая — к позднему гнездованию при более мягком и стабильном температурном режиме, допускающем начало насиживания не с первого яйца. Однако у многих птиц в высокогорье очевиден заметный сдвиг начала непрерывного насиживания до завершения кладки. Насиживание с первого-второго яйца, несомненно, более адаптивно в условиях с нестабильным температурным режимом, с температурами ниже нуля, снегопадами, так как снижает вероятность гибели кладки. В этой связи возникает вопрос о характере адаптации у алтайского улара, который гнездится рано (с апреля), но при этом начинает насиживать кладку по ее завершении или незадолго до этого. Этот вопрос нуждается в исследовании. Возможно, белок яйца улара содержит вещества, играющие роль криопротектора.

Заслуживает внимания в данном аспекте и вопрос о гипсоморфном эффекте у птиц. Показано (Паевский, 1975; Ирисова, 2002), что подтвердить (или опровергнуть) его наличие статистическими методами нельзя из-за невозможности вычленить влияние фактора высоты из суммы всех остальных (географических, поясных, биотопических и др.). Однако следует признать, что направление отбора в сторону уменьшения средней величины кладки за счет снижения в популяции доли наиболее плодовитых особей весьма вероятно. Причина этого в невозможности полноценного выкармливания крупных выводков при ограничении доступности корма при низких температурах и снегопадах.

Общей для многих видов адаптацией является частичное наложение начальных фаз следующего гнездового цикла (гнездостроение, откладка яиц) на последние фазы предыдущего (докармливание птенцов в гнезде, вождение птенцов до распадаения выводка) с разделением функций гнездовых партнеров. Характерно также токование с пониженной вокальной активностью, но большей степенью визуализации (токование с полетом).

Чрезвычайно важной общей чертой экологии многих видов птиц в высокогорье является адаптивная смена кормовых биотопов при снегопадах, затрудняющих добывание корма. Заслуживает упоминания также слабо выраженная кормовая специализация. Большинство видов насекомоядных птиц питаются часто одними и теми же массовыми видами. Практически у всех видов воробьиных основным и самым массовым кормом являются комары долгоножки (*Tipulidae*); у птиц, которые большую часть корма собирают в камнях, преобладают пауки.

Влияние земной гравитации на формирование видовых различий среди рукокрылых

Ковалева И.М.

Институт зоологии НАН Украины, Киев 01601, Украина
e-mail: ikov@izan.kiev.ua

Проведенные морфогенетические исследования отдельных структур и органов опорно-двигательной, респираторной, кровеносной систем представителей 9 семейств 39 видов рукокрылых показывают разнообразие их строения, а также позволяют зафиксировать факты, достоверно характеризующие их асимметрию. Однако использование классических подходов сравнительно-морфологического, палеонтологического, эмбриологического методов исследования не дает и, видимо, не может дать однозначного ответа на ряд вопросов по формообразованию морфологических структур представителей различных видов рукокрылых. Использование данных по экологии и этологии современных представителей рукокрылых позволило пролить свет на некоторые вопросы. На наш взгляд, привлечение к анализу полученных данных ранее не принимавшегося во внимание гравитационного фактора является ключевым звеном эволюционных рассматриваний.

Многие биологи, обращая внимание на проблему влияния гравитации на живые организмы, считали, что все их формы и функции связаны с наличием земного тяготения. Однако до сих пор силы тяготения почти не рассматриваются в качестве основных механизмов, направляющих процесс индивидуального развития организма. Вместе с тем не секрет, что действие силы тяжести на различные компоненты клетки создает ту основу, которая определяет пути дифференциации будущего организма. Это же действие является фактором, определяющим направление роста органов у многоклеточных организмов, влияет на особенности функционирования отдельных органов и систем.

Одним из основных моментов, который следует учитывать при изучении влияния сил земной гравитации на живые организмы, является их векторность. Гравитационные эффекты возникают при стабильной ориентации развивающейся системы по отношению к вектору силы тяжести. То есть одним из главных условий возникновения биологических эффектов силы тяжести является определенное положение организма в ходе онтогенеза в гравитационном поле Земли. С учетом данного факта нами был проведен анализ его влияния на различных стадиях онтогенеза представителей различных адаптационных групп рукокрылых.

Рукокрылые, с учетом столь различных адаптаций представителей данного отряда млекопитающих — уникальный материал для исследований. Они занимают различные места обитания, имеют всевозможные трофические специализации, используют как четвероногую локомоцию по твердому субстрату, так и активный полет. Вместе с тем, нами были привлечены сведения

по другим группам животным.

Наши исследования рукокрылых позволили установить в качестве причины различий в морфологии, в частности, строении органов дыхания и скелетно-мышечных структур у видов, принадлежащих к двум различным семействам этих животных, — различное положение животных в онтогенезе относительно вектора гравитации. Влияние вектора гравитации определило филогенетическую дивергенцию в отряде рукокрылых, а именно, возникновение двух семейств рукокрылых — гладконосых и подковоносых летучих мышей, отразившись на их морфологии, локомоции, вокализации, местах обитания и пр.

Устойчивость и преобразования популяционных систем *Rana esculenta* complex

Кравченко М.А.

Кафедра зоологии и экологии животных Харьковского национального
университета, Харьков 61077, Украина
e-mail: m_kravchenko@inbox.ru

Зеленые лягушки — представители *Rana esculenta* complex — относятся к немногим организмам, способным образовывать многокомпонентные популяционные системы. В состав этого комплекса входят два родительских вида (прудовая лягушка, *Rana lessonae*, и озерная лягушка, *Rana ridibunda* и их гибриды *Rana esculenta*). Зачастую гибридам не придают полноценного видового статуса и рассматривают их как клептон (*Rana kl. esculenta*).

Особенностью гибридов является мероклональное (частичноклональное) наследование. Так, у диплоидных гибридов один из унаследованных от родителей геномов (клональный) полностью переходит в гаметы, а второй (неклональный) полностью элиминируется. Результатом является функциональное различие геномов у гибридов: неклональные геномы обеспечивают жизнедеятельность особи, а клональные — элиминацию неклональных и свою передачу потомству. В популяционных системах *Rana esculenta* complex происходит совместное размножение особей родительских видов и их гибридов, и из поколения в поколение передаются как клональные, так и неклональные геномы. Следует учесть, что кроме диплоидов, гибриды могут быть представлены также три- и тетраплоидными особями.

Гбридогенные популяционные системы, состоящие из совместно размножающихся и обменивающихся генетической информацией особей разных видов, являются особым уровнем биосистем. Они занимают промежуточное положение между популяционным и видовым уровнями. Преобразования таких систем являются особым классом процессов естественного развития. По своей продолжительности они обладают

промежуточным характером между динамикой популяций и эволюцией. Обладая значительной продолжительностью, эти преобразования обычно не могут наблюдаться напрямую, но в ряде случаев доступны для наблюдения. Иногда удается регистрировать примеры таких трансформаций популяционных систем, особенно там, где они изучались на протяжении продолжительного времени. К тому же, специфика этих процессов такова, что они достаточно легко поддаются математическому моделированию.

В данной работе рассматриваются преобразования популяционных систем зеленых лягушек, характерных для среднего течения Северского Донца. Названные типы популяционных систем и некоторые из соединяющих их переходов наблюдались в естественных условиях. Весь комплекс рассматриваемых преобразований описан благодаря математическому моделированию.

В целом для рассматриваемого региона характерны системы R-E-типа, состоящие из особей *R. ridibunda* и *R. esculenta*. Используются следующие обозначения: R — геном озерной лягушки (из 13 хромосом), L — геном прудовой лягушки (также из 13 хромосом), (R), (L) — клональные геномы, R, L — неклональные геномы. Описываемый регион находится за пределами ареала *R. lessonae*. Этот вид не появляется в результате скрещивания гибридов, так как особи, получающие два клональных генома *R. lessonae* $R(L) \times R(L)$, оказываются нежизнеспособными.

Результаты моделирования и наблюдения за естественными популяционными системами позволяют разделить различные состояния популяционных систем на группы с точки зрения их устойчивости. Можно выделить несколько их классов: стабильные, неустойчиво равновесные, динамичные, динамично уравновешенные и деградирующие.

В *неустойчиво равновесном состоянии* находятся чистые популяции озерных лягушек. Они не изменяют своего состояния во времени; в ней реализуется единственный тип скрещиваний: $RR \times RR \rightarrow RR$. Однако даже попадания единственной особи-гибрида, клонально передающего геном прудовой лягушки $R(L)$, достаточно, чтобы эта система начала изменяться. В *динамичной* R-E-системе из особей RR и $R(L)$ реализуется три типа скрещиваний. Скрещивания $RR \times RR \rightarrow RR$ не меняют соотношения двух форм, $RR \times R(L) \rightarrow R(L)$ приводят к увеличению доли гибридов, а летальными скрещиваниями $R(L) \times R(L)$ можно пренебречь, так как они лишь снижают эффективную численность популяции. Доля особей $R(L)$ в такой системе непрерывно возрастает. В конечном итоге это может привести к *дегенерирующей* популяционной системе, почти полностью состоящей из особей $R(L)$ и воспроизводящейся благодаря единичным особям RR (например, мигрантам из других местообитаний).

Впрочем, не во всех случаях такая популяционная система оказывается обреченной на гибель. В ряде случаев гибридные лягушки характеризуются пониженной жизнеспособностью. При этом соотношение $RR : R(L)$ будет изменяться до достижения состояния равновесия между факторами,

повышающими численность гибридов (их преимущественным воспроизведением) и снижающими ее (их гибелью в результате пониженной жизнеспособности). Такая система может рассматриваться как *динамично уравновешенная*. Изменения условия могут сдвигать равновесное соотношение двух форм в ту или иную сторону.

Наконец, при попадании особей L(R) в систему из особей RR и R(L) с преобладанием последних система может переходить в *стабильное* состояние. Соотношение частот разных форм в такой системе оказывается устойчивым и, согласно данным моделирования, совершает колебания около равновесного состояния.

**Распределение вокальных диалектов и возможная гибридизация
сибирской *Phylloscopus (collybita) tristis* и восточноевропейской
Phylloscopus collybita abietinus теньковок в зоне вторичного контакта**

Марова И.М.

Биологический факультет МГУ, кафедра зоологии позвоночных,
Москва 119899, Россия
e-mail: collybita@yandex.ru

Пеночка-теньковка, которая прежде рассматривались как обширный политипический вид, по современным представлениям трактуется как надвидовой комплекс и включает до 11 форм, части из которых в настоящее время — в основном на основании молекулярно-генетических исследований — придается видовой ранг. Все эти формы обладают слабо выраженными морфологическими отличиями, но, как правило, имеют отчетливые различия в песне. Комплекс теньковок имеет сложную историю расселения, и многие формы образуют друг с другом зоны вторичного контакта.

Одной из таких зон является область перекрывания ареалов восточноевропейской (*abietinus*) и сибирской (*tristis*) теньковок. Восточно-европейская теньковка гнездится на большей части Восточной Европы, сибирская распространена восточнее Уральского хребта. Пространство от Южного Урала до п-ва Канин занято зоной симпатрии двух форм.

Морфологические различия сибирской и восточноевропейской теньковок очень невелики. Последняя относится к группе зеленых теньковок, которые характеризуются преобладанием в оперении зеленоватых оттенков; сибирская — к группе коричневых, что обусловлено разным количеством пигментов группы липохромов. Размерные показатели практически не различаются.

Хотя указание на совместное обитание сибирской и восточноевропейской теньковок на Южном Урале содержится в работе С. Снигиревского (Snigirewski, 1938), которая была опубликована более 60 лет назад, зона симпатрии двух форм продолжает оставаться одной из самых малоизученных.

Первоначально считалось, что зона контакта расположена только на Урале, но в начале 90-х годов было установлено, что зона интерградации двух форм простирается в северо-западном направлении через республику Коми вплоть до юго-западной оконечности полуострова Канин на расстояние свыше 1500 километров (Марова, Леонович, 1993). Находки птиц со «смешанной» песней, а также особей с переходными морфологическими признаками дали основание предположить гибридизацию между ними (Марова, 1991; Марова, Леонович, 1993), а так называемую форму *fulvescens*, которая и является носителем этих переходных признаков, рассматривать не как самостоятельный подвид, а именно как результат гибридизации.

Тем не менее, до сих пор зона симпатрии двух форм представляет собой нерешенную загадку. Пока не известно, являются ли птицы со смешанным пением результатом гибридизации двух форм. Крайне мало известно о границах и динамике зоны симпатрии, ее ширине и взаимоотношениях двух форм в природе. В 2005 и 2007 годах нами была обследована область протяженностью около 1400 км от Москвы до Южноуральска для изучения географической изменчивости песни теньковки, уточнения границ распространения, степени симбиотопии, выяснения распределения типов песни сибирской и восточноевропейской теньковок и поиска особей со смешанной песней.

Особое внимание мы уделили зоне предполагаемого контакта восточной и западной границ ареалов двух форм на Южном Урале. Кроме южноуральских популяций, записаны и обработаны песни теньковок из аллопатрических популяций обеих форм — из Московской, Костромской и Пензенской областей, из Жигулей, Оренбургской области, Челябинской области, Тувы и со среднего Енисея.

В обследованной области обе формы избегают чисто лиственных (особенно широколиственных) лесов и лесов, лишенных среднего яруса. Восточноевропейская теньковка гнездится в светлых сосновых борах с примесью ели, пихты и лиственных пород на равнине и по склонам долин, сибирская населяет приречные уремы и долинные леса с отдельными высокими елями и пихтами, встречается в густых хвойных лесах по склонам. На стыке этих биотопов участки обитания *abietinus* и *tristis* могут перекрываться. Область совместного обитания двух форм найдена в узкой полосе на Южном Урале. Внутри этой области обнаружены теньковки как с сибирским, так и с европейским типом песни, а также особи, исполняющие оба типа песни. Численность и той и другой формы внутри этой области низка и не превышает 1—2 особи на 1 км. Ширина зоны истинной симпатрии двух форм составляет, по-видимому, не более 5—7 км. К западу от этой полосы встречаются только особи с европейским типом песни, к востоку — с сибирским. Самцы обеих форм реагируют на песни друг друга как на конспецифические. Мы выявили ряд признаков, которые позволяют разделить песни европейских, сибирских теньковок, а также промежуточные диалекты. Различия заключаются в общей структуре песни (частотный диапазон, частоте следования отдельных элементов,

разнообразии типов используемых нот) и частотной модуляции и репертуаре самих нот: для сибирской теньковки характерны элементы с восходящими частотами, для европейской — с круто падающими.

В области совместного обитания двух форм в популяции, обследованной нами на Южном Урале, встречаются варианты, в которых в одной песне сосуществуют элементы обоих типов. Ни восточнее, ни западнее этой области такие варианты не встречаются. Дискриминантный анализ по сумме всех признаков песни показывает отчетливую картину разделения сибирских, восточноевропейских и южноуральских диалектов на три группы. Существование в зоне симпатрии теньковок диалекта, отличающегося промежуточным характером от диалектов сибирских и восточноевропейских теньковок из аллопатрических частей ареала подтверждает, гибридогенный характер этого диалекта.

О микроэволюционных тенденциях в популяциях *Martes* на рубеже XX XXI веков

Монахов В.Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург 620144, Россия
e-mail: mon@ipae.uran.ru

Наше исследование посвящено современному статусу популяций соболя *Martes zibellina* и лесной куницы *Martes martes* на Урале и прилегающих территориях. Основным направлением работ было выявление размерной ($N = 676$ куниц и 1525 соболей) и фенетической ($N = 1324$ куниц и 2221 соболей) структуры популяций соболя и куницы Среднего Урала в сравнении с группировками из других частей ареала, а также выявление возможных путей видовой радиации изучаемых видов.

Выявляли размерные и фенетические особенности уральских популяций модельных видов в сравнении с группировками других, прежде всего соседних, частей ареалов. Изучены размеры черепа ($n = 676$, из них 360 самцов) взрослых, старше 1 года, куниц Европейской части России и Приуралья по 18 краниометрическим признакам. В первый кластер наиболее мелких животных вошли вологодская, Кировская, Пермская и западно-свердловская популяционные группировки (среднее для кластера значение кондиллобазальной длины черепа (КБД) 80,59 мм — самцы, 74,23 мм — самки). Среди наиболее крупных — зверьки с Кавказа, бассейна р. Тобол и восточно-свердловские, отнесенные к третьему кластеру (83,82 мм — самцы, 77,39 — самки).

Изучение фенотипа лесных куниц продолжено на примере краниологического фенетического признака FFCI, показавшего хорошую диагностическую способность у родственного вида — соболя (Монахов, 2001,

2002). Частота встречаемости эпигенетического признака *FFCI* исследована у 1324 куниц (из которых 711 самцы, включая молодых). При подсчете частот учитывали животных с проявлениями всех морф, за исключением L0-R0, т.е. имеющих данный фен хотя бы на одной из сторон черепа. Как и у соболя, встречаемость фена статистически значимо более высокая у самок по сравнению с самцами ($p < 0,05$). Здесь самки выступают в качестве основного носителя плезиоморфного признака.

Частоты экспрессии данного признака в группировках куниц Европейской части России и Приуралья географически распределялись следующим образом. Наивысшие значения частот фена по самцам отмечены у кавказских, башкирских, тобольских зверьков, а среди самок у кавказских, кировских, башкирских, марийских куниц. К группировкам, имеющим наивысшие значения частот фена, как у самцов, так и у самок, отнесены кавказские и башкирские (самые южные из изученных, третий кластер, со средними частотами 35,7%) Наименьшая выраженность признака характерна для закавказских, марийских, московских и печорских куниц (первый кластер, средние частоты 15,1% у самцов и 19,3% у самок). В итоге изучения выраженности эпигенетического признака *FFCI* отмечено, что наибольшие частоты данного фена имеют южные группировки куниц, а расположенные далее к северу от них — минимальные и средние частоты.

Таким образом, по результатам исследований размеров куниц выявлено, что наиболее крупными представителями вида в России являются кавказские зверьки, как самцы, так и самки, несколько (но статистически значимо, $p < 0,05$) уступают им тобольские и восточносвердловские ($d = 1,45\text{—}1,48$ мм). То есть наиболее крупные и средние по размерам зверьки рассредоточены по периферийным участкам изученной части ареала вида. Заметна дивергенция среди приуральских куниц: у наиболее восточных группировок тобольских и восточносвердловских (бассейн р. Тавды) зверьков отмечены более крупные размеры, снижение частот *FFCI* по сравнению с печорскими и западно-свердловскими (бассейн р. Чусовой). Известны работы В.Н. Павлинина (1959а, б, 1963), посвященные морфологии уральских лесных куниц. Он изучал краниометрические признаки, однако на примере малочисленных выборок. Его вывод о возможной различной филогенетической судьбе западноуральских, тобольских и восточноуральских куниц находит подтверждение и в результатах наших работ — hiatus между двумя этими уральскими формами довольно велик.

Наши результаты весьма близки к данным E. Anderson (1970) показателями КБД для центра России (*M.m. ruthena*) и Кавказа (*M.m. lorenzi*), приведенным ею по С.И. Огневу (1931). Самыми крупными в Евразии надо считать куниц (*M.m. martes*) Дании (КБД: $\sigma = 87,37$; $\varphi = 79,44$ мм) и Швеции (КБД: $\sigma = 86,49$; $\varphi = 79,39$ мм). Крупными являются также куницы Центральной Европы (КБД: $\sigma = 83,80$; $\varphi = 77,60$ мм) и Финляндии (КБД: $\sigma = 83,59$; $\varphi = 77,37$ мм).

Опираясь на результаты наших недавних исследований по соболю (Монахов, 2002, 2003), выполненных с использованием аналогичного набора

признаков, можно предположить, что северные и восточные периферийные группировки лесных куниц и западные у соболей являются филогенетически наиболее молодыми, что согласуется с правилом Копа (Соре, 1896; Депере, 1921; Шмальгаузен, 1946; Завадский, 1973) об увеличении размеров животных в филогенетических ветвях. Популяции кавказских и башкирских куниц, скорее всего, исторически наиболее древние из всех изученных, поскольку в них отмечена наивысшая встречаемость плезиоморфного признака *FFCI*. Мы предполагаем, что процесс видовой радиации (в изученной части ареала) шел с продвижением лесных куниц к северу и востоку (а у соболя — к северу и западу). При этом имела место тенденция к «потере» этого признака (снижению частоты животных — его носителей) и увеличению размеров зверьков, что фиксируется результатами краниологических исследований.

По комплексу из 22 фенетических признаков (Ранюк, 2005; Ранюк и др., 2006) наибольшие различия зафиксированы между периферийными группировками вида, являющимися наиболее отдаленными друг от друга, т.е. вывод о вероятной исторической радиации двух видов, полученный на примере одного фенетического признака (*FFCI*, в сочетании с размерами и окраской меха у соболя), в целом подтверждается и при исследовании с применением комплекса эпигенетических признаков.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 07-05-00298, 07-04-96105 и целевой программы УрО и СО РАН, интеграционный проект 5.20.

Пути адаптаций птиц отряда Соколообразных

Павлов Ю.И., Жукова Л.А.

Министерство экологии и природных ресурсов Республики Татарстан, Казань
420059, Татарстан
e-mail: pavlov@tatecolog.ru

В течение XX века со многими видами отряда Соколообразных произошли следующие изменения. К середине XX века наблюдалось предельное снижение численности и сокращение ареалов за счет прямого уничтожения, химизации сельхозугодий, территориального вытеснения человеком. К 70-м годам XX века отдельные виды (орлан-белохвост, могильник, скопа, сапсан) численно стабилизировались, более того, в ряде точек в ареале был отмечен рост местных группировок. К концу века ситуация предельно отличается от таковой в начале и середине столетия. Многие виды не просто адаптировались к соседству с человеком, но и увеличили численность именно в сильно измененных человеком ландшафтах. В целом следует признать активный характер освоения синантропных местообитаний представителями хищных птиц и формирование здесь своеобразных группировок (ястреба, орлана-белохвоста, могильника). Процесс сложен и хаотичен, механизм использования синантропных и

урбанизированных ландшафтов разнообразен на уровне вида и даже в пределах одной группировки.

Выделяются несколько важных приспособительных блоков, значимых для большинства видов. 1. Взаимоотношения соколообразных и врановых птиц. Врановые — источник гнезд и территорий для хищных. Защита для мелких соколообразных и корм для средних и крупных видов. 2. Взаимоотношения соколообразных и сизых голубей. Голубь является наиболее массовой добычей птиц отряда соколообразных. 3. Использование соколообразными свалок, мест скопления зернопродуктов. Отбросы, прикормившиеся на них животные, зоны отчуждения у свалок создают оптимальные условия для гнездования многих видов птиц. 4. Использование соколообразными искусственных гидро-сооружений, водохранилищ, рыбопромысловых хозяйств и т.д. опирается на богатую кормовую базу и относительную укрытость приводных биотопов. 5. Рост в рационе хищных птиц совокупной роли видов животных, относимых к синантропам. 6. Переселение соколообразных в антропогенный ландшафт. Заселение соколообразными городов, как форма наибольшего сближения птиц и человека имеет давнюю историю, и на данный момент это активный процесс. В Казани на гнездовании найдены ястреб-тетеревятник, ястреб-перепелятник, лунь камышовый, чеглок, пустельга обыкновенная, кобчик, канюк обыкновенный и коршун черный. 7. Рост количества плотных минигруппировок вида. Начавшаяся в 60-е годы тенденция к формированию группировок хищных птиц достигла пика в 80-е годы, когда, вероятно, были заняты все возможные участки, пригодные для столь плотного сообитания одного или нескольких видов. Это говорит о том, что птицы во многом изменили требования к месту размножения и стали более терпимы к соседям.

В начале XXI века в Татарстане из 30 соколообразных видов только беркут, балобан, кречет, большой подорлик, змеяяд пока не нашли себя в измененной человеком среде обитания. Остальные виды в различной степени проявляют синантропизацию. Список адаптаций, имеющих значение для сохранения видов, таков: питание врановыми, голубями, отбросами и использование преимуществ жизни близ колониальных врановых, активное внедрение на гнездование в антропогенную среду с выбором всего спектра предлагаемых здесь кормов, активное использование и уплотнение птиц близ водоемов, свалок, зернотоков, звероферм, ферм КРС и вообще мест, где человек оставляет корм для птиц-жертв (врановых, голубей, воробьев). Выводы не касаются пролетных, зимующих и редко залетных видов. Положение со снижающими численность пустельгой обыкновенной, коршуном черным, лунями «светлыми» неясно и, возможно, опирается на невыявленные многолетние колебания численности. Агрессивный рост численности ястребов опирается на предельную пластичность видов.

Следует отметить, что биология большинства видов претерпела за 120 лет столь серьезные изменения, что уже не соответствует их «стандартным» описаниям в учебниках и определителях. Из 7 приведенных современных

приспособительных блоков лишь пункт 2 играл значимую роль в жизни многих видов ранее. Все остальные пункты были присущи единичным представителям отряда еще в середине XX века. Сейчас, как уже было сказано, 80% особей многих видов выживают, используя именно их.

Полагаем, что необходимо оценить данные изменения в эволюционном плане. Более того, если исходить из размеров смены биологических стереотипов хищными птицами и перспектив развития ландшафтов, следует признать стратегическую значимость как самих приспособительных блоков, так и перспективы их развития в пределах каждого вида для конечного выживания данных видов. Кроме того, сложно логически выстроить процесс приспособления, исходя из представления о решающей роли минимального набора преадаптаций. Слишком велики изменения биологии, слишком мал срок их внедрения и слишком серьезен результат, достигнутый птицами столь малым набором возможностей.

Многие виды сохранили группировки «традиционалистов-консерваторов», которые, обитая вдали от человека, сохранили биологические параметры, наработанные за миллионы лет эволюционирования видов. И эти же виды имеют сейчас многообразные группировки, по-разному использующие обитание в синантропных ландшафтах, и, более того, группировки урбофилов. Вероятно, наиболее приемлемой формой признания значимости произошедших изменений будет генетическое обследование и сравнение разных по биологии группировок одного вида.

Роль адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации

Потанова Е.Г.

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: egpotapova@sevin.ru

Бурное развитие филогенетики на современном этапе было стимулировано разработкой новой методологии и внедрением количественных методов анализа. Однако характерная для «новой филогенетики» оценка филогении только через последовательность событий без анализа сущности процесса привела к тому, что представление о ведущей роли адаптаций в становлении биологического (и как одного из его проявлений — таксономического) разнообразия, особенно на начальных стадиях процесса, стало подвергаться все большему сомнению. Эти сомнения в большей мере обусловлены спецификой материала (как правило, молекулярно-генетического), нежели основаны на результатах специальных исследований. Ситуация усугубляется тем, что морфологические адаптации наиболее ярко проявляются на довольно высоком таксономическом уровне, тогда как на уровне видов морфологическая изменчивость часто связана с

изменением параметров, которые с трудом поддаются трактовкам с точки зрения их адаптивности. Но даже если изменчивость касается функционально значимых признаков, ее уровень и потенциально возможный функциональный эффект бывают весьма незначительным. В этой связи ключевым остается ответ на вопрос, является ли наблюдаемая морфологическая дифференциация в основе своей адаптивной уже на ранних стадиях таксономической дифференциации или на этом уровне она адаптивно нейтральна и обусловлена иными, стохастическими и (или) историческими, причинами.

Была проанализирована изменчивость морфо-функциональных узлов в группах низкого таксономического ранга с целью оценить соотношение факторов, влияющих на ее становление. Исследовали челюстной аппарат и слуховой анализатор нескольких групп грызунов и хищных. Выбраны те группы, в которых уровень изменчивости функционально значимых параметров достаточно высок и демонстрирует определенную структурированность. Во-первых, была изучена внутривидовая изменчивость массетерной площадки у серого хомячка *Cricetulus migratorius*, которая проявляется в варьировании параметров, потенциально влияющих на эффективность работы челюстного аппарата. Во-вторых, рассмотрены закономерности географической изменчивости качественных и количественных параметров слуховой капсулы у нескольких видов соневых *Gliridae*. Размеры капсулы, отражающие степень ее вздутия, связаны с адаптациями слухового анализатора к восприятию звуков определенного частотного спектра. И в-третьих, проанализирована изменчивость в размерах и пропорциях черепа у песца *Alopex lagopus*, у одного из подвидов которого выявлены две «экоморфы», распространение которых обнаруживает соответствие с климатическим районированием северной Евразии.

Результаты исследования позволяют предполагать, что факторы, определившие морфологическое разнообразие морфо-функциональных систем в конкретных группах, были разными. У хомяков уже на самых ранних этапах морфологической дифференциации определенную роль могли играть адаптации. У соневых изменчивость слуховой капсулы, по-видимому, определяется главным образом историческими и морфогенетическими причинами и отражает генетическую дифференциацию вида. И, наконец, у изученных хищных наблюдаемое разнообразие является проявлением модификационной изменчивости, обратимой на уровне популяций. Эта изменчивость реализуется под влиянием действующих факторов и не имеет пока необратимого генетического закрепления.

Данное исследование выполнено при поддержке РФФИ, гранты 06-04-49575 и 06-04-49134 и НШ, грант 4534.2006.4.

**Эволюционные аспекты фенетического разнообразия гольцов
(род *Salvelinus*) Курильских островов.
К горизонтальной процессуальной реконструкции микроэволюции**

Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А., Пичугин М.Ю., Гриценко О.Ф.

Биологический факультет МГУ, кафедра ихтиологии,
Москва 119992, Россия
e-mail: savvaitova@mail.ru

Гольцы р. *Salvelinus*, обитающие в водоемах Курильских о-вов, разделяются на две группы: кунджу *S. leucomaenis*, представленную преимущественно проходным экотипом, и мальму *S. malma*, у которой известны проходные, речные, ручьевые и озерные экотипы. Подавляющее большинство популяций мальмы по признакам внешней морфологии относят к южному подвиду — *S. m. krascheninnikovi* (Таранец, 1936) или выделяют в отдельный вид *S. krascheninnikovi* (Vasil'eva, Stygar, 2000). Наиболее отличных от проходного экотипа ручьевых гольцов Таранец (1936) вынес в отдельный подвид *S. m. curilus*, некоторые исследователи выделяют их в вид *S. curilus* (Глубоковский, 1995). Из оз. Черное на о-ве Онекотан описан еще один новый вид *S. gritzenkoi* (Vasil'eva, Stygar, 2000). В то же время, многолетние исследования, проведенные нами на разных островах в большом числе популяций, продемонстрировали высокое морфо-биологическое разнообразие гольцов, отсутствие полностью идентичных друг другу популяций и разные уровни их изоляции и дивергенции, удерживающие от придания таксономического статуса отдельным группировкам.

У мальмы Курильских о-вов выявлены три структурных популяционных компонента: 1) серии постепенно изменяющихся соседних популяций (клинальная изменчивость); 2) изоляты; 3) гибридные зоны.

Клиналиная изменчивость обнаружена у проходной мальмы по числу позвонков и числу чешуй в боковой линии (Гриценко и др., 1998). С севера на юг их число постепенно уменьшается. Наблюдаемые в широтном направлении клины совпадают с изменением градиентов среды, прежде всего, температуры. С другой стороны, их поддержание, вероятно, обусловлено потоком генов. По-видимому, обмен генами между соседними популяциями происходит достаточно регулярно в силу меньшей привязанности гольцов к родным рекам и часто возникающих на островах временных физических преград в устьях рек, делающих невозможным возвращение в родную реку на нерест. В ходе исследований обнаружены различные озерные и ручьевые изоляты гольцов (Савваитова и др., 2000, 2001, 2004а; Пичугин и др., 2006). Озерные изоляты обнаружены на острове Парамушир в очень небольших, возможно ледникового происхождения, озерах Малое Черное (50х9х1 м); Большое Черное (150х100х2 м), Подлагерное (300х200х1м) и др. Гольцы, обитающие в соседних, но изолированных водоемах, резко различаются по внешнеморфологическим

признакам и репродуктивной жизненной стратегии. В оз. М. Черное обитает очень тугорослая, рано созревающая неотеничная карликовая бисексуальная форма, не отличающаяся по меристическим признакам от проходных и речных гольцов из водоемов Курильских о-вов, относящихся к *S. m. krascheninnikovi*. Подобная форма обнаружена и в оз. Подлагерное. Озеро Б. Черное населяют относительно мелкие гольцы с более высоким ростом, созревающие при большей длине тела, феноетически отличающиеся, в том числе по строению элементов черепа от мальмы, и, видимо, эволюционно более продвинутые. В оз. Трехсопочное, напоминающем бывшую морскую лагуну, обитает еще один озерный изолят мальмы. По внешнему виду, особенностям окраски он полностью не идентичен ни одному гольцу из других озер. Для популяции озерного гольца из изолированного большого и глубокого оз. Черное на о-ве Онекотан (7000x3000хболее 70 м) характерны большие вариации в длине тела, росте, созревании, продолжительности жизни, чрезвычайная фенотипическая пластичность, жизненная стратегия с чертами г- и К-отбора на разных отрезках онтогенеза. Фенетическое разнообразие гольца в оз. Черное является результатом различий в скорости роста, его задержки и последующего ускорения при переходе к каннибализму. Этот голец не отличается от проходной мальмы Курильских о-вов по признакам строения черепа, на основании которых он был описан как вид *S. gritzenkoi*. По основным диагностическим признакам (число чешуй в боковой линии и позвонков) он принадлежит к *S. m. krascheninnikovi* (Савваитова и др., 2000, 2004). По данным молекулярно-генетических исследований, у гольца из оз. Черное наблюдаются небольшие генетические изменения, однако они не соответствуют видовому статусу (Шубина и др., 2006).

Ручьевые изоляты гольцов обнаружены выше водопадов, непреодолимых в настоящее время для проходных рыб (ручей Аэродромный на о-ве Парамушир, ручьи Анечкин, Маршука и Фонтанка на о-ве Онекотан, Первый и Второй Водопад на о-ве Кунашир). Гольцы из разных водоемов существенно не отличаются друг от друга. Различия по меристическим признакам носят клинальный характер. Своеобразный изолят ручьевого гольца обнаружен в крохотном (длина 300 м, ширина 1 м, глубина 30 см) ручье Безымянном на о-ве Итуруп, уходящем в камни в 10 м от берега моря на высоте около 2 м от уреза воды. Во время сильных штормов береговая линия может сильно меняться и, возможно, связь с морем восстанавливается. Однако ручьи населяют очень мелкие карликовые гольцы, которые претерпели наибольшие преобразования раннего онтогенеза, уменьшение размеров зрелых яиц и личинок, но не испытали педоморфоза (Пичугин и др., 2006).

Частота встречаемости ручьевых и озерных изолятов на Курильских островах велика, так как этому способствует островной характер распространения и наличие внешних преград (водопадов, непреодолимых для проходных рыб, замыслов устьев рек, заливов, лагун и т.д.). Сама структура среды на Курильских о-вах, активный вулканизм, регрессии и трансгрессии Мирового океана благоприятствовали возникновению изолятов. К тому же, Курильские

о-ва можно рассматривать как своеобразную периферию ареала вида в Азии, в которой число изолятов обычно возрастает. Судьба таких изолятов может быть различной. Они могут превратиться в самостоятельные виды, полностью исчезнуть, восстановить контакт с основной массой вида (Майр, 1974). Между фенетически различными популяциями гольцов на Курильских о-вах существуют зоны контакта. На о-ве Шумшу обнаружена зона вторичной интерградации. Среди проходных гольцов встречены особи с признаками строения черепа северного подвида *S. m. malma* и признаками, типичными для южного подвида *S. m. krascheninnikovi* (Савваитова и др., 2004). Эти данные подтверждены результатами анализа аллозимной изменчивости (Омельченко и др., 2002, Осинев, 2002).

В целом, установленное фенетическое разнообразие гольцов на Курильских островах наблюдается на фоне относительно низкой генетической изменчивости (Шубина и др., 2006). Причиной межпопуляционных различий по признакам фенотипа может быть изначальное несходство групп-основателей и различия в условиях обитания. Разные популяции претерпевают разные изменения и подвергаются разному давлению отбора. Возможно, что аллели, ответственные за формирование признаков озерных и ручьевых гольцов, существуют в скрытом виде у проходной мальмы, от которой гольцы произошли. Первоначально, формы гольцов возникают как эпигенетические. Темпы формообразования в изолятах могут быть очень высокими. При этом самым важным фактором, определяющим скорость генетических изменений, является размер популяции, плодовитость и число циклов размножения представляющих ее особей. Чем меньше значения указанных параметров, тем больше вероятность быстрого изменения. Большие популяции с эволюционной точки зрения весьма инертны (Майр, 1974). Дополнительным фактором может являться близость термического режима в небольших ручьях островов к верхней границе толерантности вида. Вероятно, этим объясняется существование продвинутых в микроэволюционном отношении гольцов в небольших водоемах, обнаруженных нами на о-вах Парамушир, Онекотан и Итуруп.

**О диморфизме побегов у хвощей (*Equisetum* L. s.l.)
и о биологии гетерофиадных видов в связи с эволюцией
типового подрода**

Скворцов В.Э.

Центр охраны дикой природы, Москва 117312, Россия
west-urnus@yandex.ru

Среди современных хвощей своеобразную группу составляют виды, имеющие специализированные, т.е. бесхлорофилльные и неветвистые, генеративные побеги (ГП), которые после осыпания спор либо отмирают

(«*Ametabola*»: *E. arvense* L., *E. telmateia* Ehrh.), либо зеленеют и образуют веточки («*Metabola*»: *E. pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L.). Все эти так называемые гетерофиадные (ГТФ) виды известны только из типового подрода, хотя в состав последнего входят также и гомофиадные (ГМФ) виды (*E. fluvatile* L., *E. palustre* L., *E. diffusum* D. Don, *E. bogotense* НВК), у которых генеративные побеги зеленые и морфологически не отличаются от вегетативных (в подроде *Hippochaete* все виды гомофиадные). Диморфизм побегов традиционно используется в системе рода *Equisetum* как естественный и надежный таксономический признак; иногда ГТФ-виды даже выделяют в особый род *Allostelites* Boerner.

При обсуждении эволюции хвощей, которые часто считаются тропической по происхождению группой, для многих авторов выглядит очевидным существование эволюционного ряда: ГМФ — *Metabola* — *Ametabola*, отражающего постепенное приспособление к сезонному климату. Кроме того, наличие специализированных ГП, и особенно их эфемерность, считались доказательством генетической связи всего типового подрода с умеренной и холодной зонами. Однако факты, говорящие против устойчивости диморфизма, также известны давно. Тем не менее, полноценного анализа данной проблемы не существует, и мы предприняли попытку осуществить его на основе оригинальных биоморфологических исследований.

Изучение морфологии и онтогенеза ГП показало, что у ГМФ видов развитию спороносного колоска предшествует длительная стадия вегетативного роста и развития. У ГТФ видов ГП с самого начала развития имеют развитый колосок; по своей морфологии и анатомии они резко отличаются от вегетативных, но зато очень сходны с корневищами. В их развитии вегетативная стадия либо выпадает совершенно (*Ametabola*), либо задерживается (*Metabola*). Все это свидетельствует о неотеническом характере специализированных ГП (размножение на стадии корневища), а превращение их в вегетативные побеги оправданно называть метаморфозом.

Однако характер развития ГП у ГТФ-видов различен в зависимости от времени их образования в течение сезона. У *Metabola* чем позднее появляются ГП, тем быстрее они проходят метаморфоз. Он может наступать еще до осыпания спор, и тогда ГП внешне очень сходны с вегетативными. У *Ametabola* поздневесенние ГП часто не отмирают, но претерпевают метаморфоз.

Мы показали также, что виды *Ametabola* имеют непрерывное побегообразование (ПО) и спороношение, которое в теплом климате (Кавказ и др.) круглогодично. Летние ГП *Ametabola* проходят метаморфоз регулярно и очень быстро, из-за чего их ошибочно принимают за вегетативные побеги с колосками. Осенние и зимние ГП опять имеют типичный облик и онтогенез.

У ГМФ-видов обнаружен полиморфизм, связанный с наличием ГТФ-форм. Так, Page (1974) нашел их у *E. diffusum*, а мы у *E. bogotense*. Проявления гетерофиадности существуют и у *E. palustre*. Таким образом, разделение типового подрода на ГМФ- и ГТФ-виды оказывается условным.

Географически явление диморфизма также неоднозначно. Оба чисто

субтропических вида типового подрода (*E. diffusum* и *E. bogotense*) имеют ГТФ формы. Виды *Ametabola*, хотя и растут в умеренном климате (и даже в Арктике — *E. arvense*), но доходят на юге до субтропиков, а непрерывность их ПО и легкость перехода к круглогодичной вегетации не свидетельствует о тесных связях с сезонным климатом. Сходные ареалы и непрерывное ПО имеют также *E. palustre* и *E. fluviatile*. Лишь у *Metabola* ареалы сугубо бореальные, а ПО ограничено эндогенно. Они выглядят более тесно связанными с сезонным климатом, но их ГП как раз не эфемерны.

Наконец, наш анализ таксономических признаков у *Equisetum* показал, что если виды *Metabola* действительно близки друг к другу, то виды *Ametabola*, считавшиеся близкородственными, таковыми не являются: *E. telmateia* скорее близок к *E. palustre*, а *E. arvense* — к *E. fluviatile*.

Выводы: 1. Различия между ГМФ и ГТФ видами имеют онтогенетическую природу, но следует считаться с наличием полиморфизма по этим различиям. 2. Различия между видами *Metabola* и *Ametabola* условны из-за высокой изменчивости онтогенеза ГП у последней группы. 3. Диморфизм побегов не может быть у хвощей надежным таксономическим признаком. 4. Различия в морфологии и онтогенезе ГП у видов типового подрода не отражают приспособлений к сезонному или холодному климату. 5. Биология части ГТФ видов не противоречит обитанию в постоянно теплом климате и не подтверждает связи всего подрода с умеренным климатом. 6. Более тесная связь с сезонным климатом видов *Metabola* относится в первую очередь к особенностям ПО, а не онтогенеза ГП.

Микроэволюция колорадского жука на Южном Урале

Удалов М.Б., Беньковская Г.В.

Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, Уфа, 450054, Россия
e-mail: udalov@yandex.ru

Заселение территории Башкортостана колорадским жуком *Leptinotarsa decemlineata* Say проходило в период с 1976 по 1979 годы. Контроль его численности осуществлялся вначале с помощью хлор- и фосфорорганических инсектицидов, а с середины 80-х годов — синтетических пиретроидов. Токсикологическая оценка в 1984–1985 годы позволила охарактеризовать сложившуюся к тому времени популяцию колорадского жука как однородную по уровню чувствительности к пиретроидам (Амирханов и др., 1986, 1991). Последовавшие затем многолетние обработки пиретроидами привели к появлению в отдельных районах высокорезистентных к ним локальных популяций (Леонтьева и др., 2000).

Ранее рядом авторов было показано изменение в течение ряда лет наблюдений фенетического состава популяций колорадского жука (Кохманюк,

1982; Фасулати, 1986). Для анализа фенетического полиморфизма использовали фены рисунка темени, 5 вариаций (Климец, 1988), затылка, 3 вариации (Беньковская, и др. 2004), пронотума, 9 вариаций, (Фасулати, 1985) и элитр, 5 вариаций (Климец, 1988). В качестве модельной нами была выбрана локальная популяция Кармаскалинского района Башкортостана, выборки 1994 и 2002 годов.

Произошедшие за данный период изменения характерны в большей степени для фенов темени и пронотума (различия статистически достоверны при 1% уровне значимости), чем для элитр. В рассматриваемой нами локальной популяции за период наблюдений с 1994 по 2002 годы отмечено снижение уровня фенетического разнообразия, рассчитанного на основе показателя μ (Животовский, 1982). Величина μ для фена темени снизилось в 1,9 раза, для фена пронотума — в 1,3, элитр в 1,2 раза.

Было показано как в работах наших коллег (Кохманюк, 1982; Фасулати, 1986; Король, 2000), так и в наших работах (Беньковская и др., 2000, 2004) что при воздействии инсектицидов изменяется фенотипический состав популяций колорадского жука. Это происходит благодаря избирательному выживанию устойчивых к действию инсектицидов особей, чей генотип маркируется определёнными фенами рисунка. Возможно, именно многолетнее действие инсектицидного пресса оказывает влияние на динамику фенетической структуры популяции колорадского жука.

В серии лабораторных опытов по оценке влияния волатона (класс фосфорорганических инсектицидов) на изменения уровня фенетического разнообразия (локальная популяция Альшеевского района Башкортостана) была показана статистическая значимость различий только для изменений частот вариаций пронотума. Было отмечено снижение фенетического разнообразия (среднее число вариаций μ) в группе выживших особей в опыте как при сравнении с контролем, так и при сравнении с погибшими в опыте.

Таким образом, в нашей работе было отмечено в нативных популяциях и экспериментально подтверждено в лабораторных опытах снижение среднего числа вариаций под влиянием инсектицидного пресса. Данный факт можно использовать для раннего прогнозирования развития резистентности колорадского жука к инсектицидам.

Для анализа межпопуляционного полиморфизма нами было проведено сравнение 25 выборок из локальных популяций по частотам вариаций четырёх типов фенов с привлечением кластерного анализа. Для этого использовался показатель сходства популяций r (Животовский, 1982). На территории Башкортостана можно выделить две крупные внутривидовые группы, включающие в себя: А — локальные популяции с центра рассматриваемой территории и Б — локальные популяции с периферии территории. Данные группы, помимо их географической приуроченности, различаются по уровню внутривидового разнообразия. Для группы А: $\mu=3,628$, для группы Б: $\mu=3,934$.

Возможно, что на начальном этапе формирования популяции колорадского жука основой для подобной дифференциации её структуры послужили первые очаги его появления (Кумертауский и Архангельский районы), то есть сказался своего рода принцип основателя.

Таким образом, на территории Башкортостана сформировалась специфическая популяционная система колорадского жука, устойчивая к воздействию различных факторов. Начало этому было положено принципом основателя, причём он не был нивелирован последующим расселением колорадского жука с запада и, видимо, был усилен селективным воздействием инсектицидного пресса. В пользу последнего говорит тот факт, что для локальных популяций центральной части Башкортостана, характеризующихся минимальным уровнем внутривидового разнообразия, характерна минимальная смертность от инсектицидов, в частности — от дециса.

Мы считаем, что на формирование структуры популяции колорадского жука на Южном Урале основное влияние оказал инсектицидный пресс. Обработка инсектицидами привела как к изменению генетического состава популяции вредителя, так и к снижению уровня разнообразия.

Специфика формирования популяций грача (*Corvus frugilegus* L.) в условиях антропогенной трансформации среды как отражение микроэволюционных процессов

Фадеева Е.О.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия
e-mail: alekto@aha.ru

Современный этап антропогенного воздействия на биосферу характеризуется качественным преобразованием экосистем Земли. Изменяется видовой состав сообществ, сменяются доминирующие виды, появляются виды, не характерные для естественных экосистем данной географической зоны, наблюдается дробление сплошных ареалов на мозаичные с локальным повышением плотности и разнородности, снижаются репродуктивная способность и продолжительность жизни особей, определяющие понижение продуктивности биоценозов в целом. Специфика влияния на организмы антропогенных факторов, и, прежде всего, техногенного загрязнения среды обитания, способствует формированию генотипических особенностей популяций антропогенных ландшафтов. Происходящие процессы представляют собой естественную реакцию сообществ, которую можно рассматривать как микроэволюционные преобразования на популяционном уровне (Шварц, 1974). Представляют несомненный интерес результаты изучения феноменологии

реакций природных популяций грача — широко распространенного представителя синантропных видов врановых птиц — на стремительную антропогенную трансформацию среды обитания.

Изучение экологии грача проводится нами с 1992 года по настоящее время в антропогенных ландшафтах Окско-Донского междуречья (ОДМ), отличающегося напряженной экологической обстановкой, что обусловлено значительной численностью городского населения (84%), высоким уровнем экономической освоенности и концентрацией в регионе мощных предприятий металлургической, химической, топливно-энергетической, машиностроительной отраслей промышленности, предприятий строй-индустрии, агропромышленного комплекса. Экологическую обстановку осложняет загрязнение цезием-137, выпавшем в результате аварии на Чернобыльской АЭС. Не случайно Тульская область, административные границы которой совпадают с территорией ОДМ, отнесена к 12 наиболее экологически неблагоприятным регионам Российской Федерации.

Несмотря на значительную трансформацию среды, грач остается многочисленным, прогрессивно увеличивающим численность оседло-кочующим представителем синантропных видов птиц, гнездящимся на всей территории ОДМ. Поэтому грач был выбран нами в качестве модельного вида как наиболее полно отвечающий цели наших исследований — изучение спектра естественной изменчивости по большинству популяционных параметров и морфологических показателей в природных популяциях позвоночных, спровоцированных антропогенной трансформацией среды обитания, и, прежде всего, воздействием техногенного загрязнения среды.

В результате проведенного исследования популяций грача, подверженных влиянию техногенных поллютантов, установлено отсутствие значимых изменений на фенотипическом уровне. Вместе с тем, на цитогенетическом и цитологическом уровнях отмечено увеличение частот аномалий, что свидетельствует о присутствии в среде мутагенных агентов.

Цитогенетический анализ установил, что обитание животных в зонах антропогенного загрязнения приводит к значительным изменениям состояния тканей. Отмечается увеличение процента клеток, несущих хромосомные aberrации в эпителии роговицы, а также изменение темпа клеточного деления. Материалы ультраструктурного исследования клеток печени грача из зон радиоактивного и химического загрязнения среды, изложенные в настоящей работе, свидетельствуют о наличии заметных цитоморфологических отклонений от нормы и позволяют отметить, что выявленные ультраструктурные сдвиги обусловлены не только деструктивными, но и активно протекающими компенсаторно-восстановительными процессами. Деструктивные изменения, выявленные в гепатоцитах, касаются прежде всего структуры митохондрий: их матрикс гомогенизирован, гиперосмирован, в ряде случаев в них обнаруживаются крупные пузырьки и электронно-плотные миелоноподобные тельца, кристы деформированы. В цитозоле имеется большое количество

везикулярных структур: лизосом, микровезикул, пероксисом. В клетках снижается количество рибосом, но возрастает протяженность агранулярной эндоплазматической сети. Синусоидальные капилляры резко увеличены в размерах, в них сладжированы эритроциты крови. Параллельно протекающие компенсаторно-восстановительные процессы (активизация вовлечения в циркуляцию крови незрелых форм эритроцитов в ответ на действия повреждающего фактора, преобладание процессов ауто- и пероксидации, направленных на поддержание внутриклеточного гомеостаза) способствуют не только ликвидации структурных повреждений печеночной ткани, но и поддержанию функционального статуса органа.

Установленное в обследованных популяциях грача отсутствие значимых изменений на фенотипическом уровне и преобладание особей, генетически отличных от контрольной популяции, с одной стороны, является следствием напряженной экологической ситуации в условиях сильного техногенного загрязнения, с другой — говорит о наличии определенных адаптивных изменений, обеспечивающих успешное существование вида в новых условиях. Предложенный подход эколого-морфологического исследования позволяет не только эффективно диагностировать различные проявления биологического воздействия техногенного загрязнения, но и формулировать обоснованные гипотезы об их природе, исследовать направленность и динамику адаптивных микроэволюционных процессов в популяциях животных.

Особенности контактов между популяциями и близкородственными видами птиц в Байкальском регионе

Фефелов И.В.

НИИ биологии при Иркутском государственном университете,
Иркутск 664003, Россия
e-mail: fefelov@inbox.ru

В пределах Байкальского региона более 40% видов местной авифауны имеют границы ареалов (Елаев, 2000). Если рассматривать те хорошо дифференцированные подвиды птиц или формы подвидового/видового ранга с дискуссионным таксономическим статусом, которые имеют здесь разрыв или зону вторичного контакта, то большинство их оказывается неморальными или пустынно-степными термофилами (Фефелов, 2006). Широтные разрывы, напротив, относятся преимущественно к видам скальных, травянистых местообитаний, моховой тундры и т.п.; в данном случае мы имеем дело либо с «расклиниванием» ареалов предкового вида лесной зоной в плейстоцене-голоцене, либо к преодолению ее с севера или с юга, в т. ч. благодаря горным «мостам» (Назаренко, 1982). Несомненно, важнейшую роль в обоих случаях играли Алтай-Саянская горная страна и Байкальский рифт как связующее звено

между ландшафтами центральноазиатских высокогорий (как Гималаями, так и горными системами Средней Азии) и сходными ландшафтами Северной и Северо-Восточной Азии. Они создавали в течение четвертичного периода своего рода устойчивую «холодную зону», пересекающую континент. Это не могло не отразиться на таксономической и ареалогической структуре местной авифауны. Большое количество границ и разрывов ареалов в регионе делает проблему взаимоотношений между близкородственными формами особенно важной.

У ряда форм парапатрия в Центральной Сибири известна давно (галка *Corvus monedula* и даурская галка *C. dauuricus*, евразийский и восточный болотные луны *Circus aeruginosus* и *C. spilonotus* и др.). В последние десятилетия обнаружено, что в пространственный контакт вступили или периодически вступают многие формы, которые ранее были разделены разрывом (например, подвиды большого веретенника *Limosa limosa limosa* и *L. (l.) melanuroides* и др.). У некоторых форм (например, подвиды канюка — малый и японский *Buteo buteo vulpinus* и *B. b. japonicus*) контакт ареалов хотя и предполагается, но о его экологических и зоогеографических деталях ничего не известно. Ряд таксономических пар может войти в соприкосновение в случае продолжения благоприятной для термофилов климатической ситуации (дроздовидная и восточная камышевки *A. arundinaceus* и *A. (a.) orientalis* и др.), а другие, напротив, в случае ее перелома к похолоданию (различные формы рогатого жаворонка *Eremophila alpestris* и др.). Численность одного или обоих видов/подвидов из пары, как правило, низка, что способствует случайной гибридизации. Тому же благоприятствует и граничное положение региона по отношению ко многим ареалам, приводящее к частым залетам. Так, в Иркутске в 2003 году пара из залетного самца морского голубка *Larus genei* и самки обычной здесь озерной чайки *L. ridibundus* дала трех слетков (Фефелов, 2004), ранее гибридизация данных видов не была известна. Очаги гибридизации восточного и евразийского болотных луней в южном Прибайкалье, вероятно, формируются сходным путем (посредством залета представителей евразийской формы, обычно самцов).

Характерно, что большинство названных видов связано с достаточно теплообеспеченными ландшафтами. Для бореальных видов птиц характерно большее число подвидов в пределах Средней Сибири. В то же время устойчивые природные гибридные группировки, которые можно было бы назвать популяциями в строгом смысле термина (Шварц, 1967), здесь неизвестны. Это говорит, с одной стороны, об изменчивости и разнообразии четвертичных экологических условий в регионе, а с другой, о больших возможностях для голоценовой или плейстоценовой динамики ареалов бореальных форм и, вероятно, для их периодической интерградации.

Процессы взаимоотношений вышеперечисленных форм в Байкальском регионе, равно как и в целом в центральной Евразии, изучены недостаточно практически во всех аспектах — в таксономии, ареалогии, этологии, экологии и др. Для Сибири исключение составляют некоторые не упомянутые выше пары

близких видов, демонстрирующие, как правило, вторичную парапатрию с интрогрессивной гибридизацией (Крюков, Блинов, 1989; Панов, 1989; Доржиев, 1997 и др.). Замечание Е.Н. Панова (1989) о необходимости длительного исследования гибридных популяций с применением долговременных меток в районах контакта ареалов остается крайне актуальной. Можно добавить, что не менее интересны и исследования такого рода в зонах периодического соприкосновения ареалов тех форм, которые могут потенциально вступать в гибридизацию.

**Микроэволюционные процессы в островных популяциях
дальневосточной полевки *Microtus fortis* Вьшнер, 1889:
данные морфологического, кариологического, аллозимного
и молекулярно-генетического анализов**

Шереметьева И.Н., Картавцева И.В., Челомина Г.Н.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: seremet76@yandex.ru

Проблема вида и видообразования — одна из основных в эволюционной биологии, которая до настоящего времени остается нерешенной, несмотря на огромный массив накопленных сведений. Одной из наиболее удачных моделей изучения закономерностей эволюционных процессов являются мелкие млекопитающие, в особенности грызуны, благодаря широкому распространению, разнообразию форм, короткому репродуктивному циклу и большой интенсивности размножения.

Дальневосточная полевка *Microtus fortis* — политипический вид, распространенный на обширной территории Восточной Азии. В России находится северо-восточная периферия ареала, протянувшаяся от Байкала до Тихого океана. На островах залива Петра Великого дальневосточная полевка является самым распространенным видом. Она зарегистрирована на всех островах, за исключением Стенина (Чугунов, Катин, 1984; Катин, 1989), Верховского и Аскольд (Шереметьев, 2001). Популяции данного вида способны существовать даже на очень мелких островах, поскольку обладают внутренними механизмами регуляции плотности населения. При этом островные популяции не достигают катастрофического уровня численности (Катин, 1989). Видимо, данная особенность имеет глубокие эволюционные корни, так как она характерна и для других видов рода *Microtus* (Lomolino, 1986).

Острова залива Петра Великого имеют материковое происхождение и до последней трансгрессии моря были соединены с материком. Время их отделения датируется 10—11 тыс. лет (Велиджанин, 1976; Короткий, 1996). Следовательно, формирование фауны этих островов происходило в период позднеголоценового

похолодания (малая ледниковая эпоха). Таким образом, указанные острова могут представлять удобную модель для изучения особенностей начальных этапов микроэволюционных процессов в малых изолированных популяциях грызунов. Оценка степени дифференциации изолированных популяций может способствовать выбору критериев для выявления естественных популяционных группировок на сплошном участке ареала.

В настоящей работе нами проведен комплексный морфологический (м), кариологический (к), аллозимный (а), RAPD-PCR (г-р) анализ и секвенирование d-петли (s) дальневосточной полевки с 10 островов залива Петра Великого: Русский (m=34, k=1, a=1, г-р=1 и s=1), Путятин (m=79, k=5, a=5, г-р=5 и s=1), Попова (m=6, k=6, a=6, г-р=3 и s=2), Клыкова (m=9, k=5, a=5, г-р=4 и s=1), Рейнеке (m=3, k=2, a=2, г-р=2 и s=1), Большой Пелис (m=6), Рикорда (m=19, k=6, a=6, г-р=2 и s=1), Матвеева (m=34, k=14, a=14, г-р=5 и s=3), Скребцова (m=4), Лисий (m=14, k=14, a=10 и s=2).

При сравнении пяти наиболее многочисленных островных выборок четыре из них попарно объединились с высокой достоверностью. Первая группа включает выборки с о-вов Лисий и Рикорда, вторая — выборки с о-вов Русский и Путятин. Выборки этих групп достоверно различаются по длине верхнего зубного ряда, а так же по кондилобазальной длине черепа и ширине межглазничного промежутка. Выборка острова Матвеева достоверно отличается от всех островных популяций дальневосточной полевки по длине хвоста, длине диастемы, скуловой ширине и длине стопы. Сравнение отдельных выборок островных популяций с объединенной выборкой материка показало наличие достоверных различий.

В результате кариологического исследования установлено, что кариотип дальневосточной полевки в островных популяциях не отличается от такового в материковых популяциях: $2n=52$ NF=64.

Аллозимный анализ позволил идентифицировать 25 интерпретационных локусов у особей дальневосточной полевки. По всем обнаруженным локусам отсутствует изменчивость за исключением одного локуса эстераз. У 1 особи выборки о-ва Рейнеке, кроме основного аллеля, был зафиксирован редкий аллельный вариант этого локуса, а в выборке о-ва Матвеева этот аллель обнаружен у всех особей. Полная замена аллеля в популяции дальневосточной полевки с о-ва Матвеева является, вероятно, следствием «эффекта основателя».

RAPD-PCR-анализ показал, что генетическая изменчивость самцов островных популяций ниже, чем популяций материка, а изменчивость самок наоборот. Все популяции островов залива Петра Великого имеют существенное, до 1,5—2 раз, понижение значения генетических параметров по сравнению с материковыми. Но объединенная выборка популяций островов от объединенной выборки материковых популяций практически не отличается, за исключением наблюдаемого числа аллелей на локус. Достоверный уровень генетической дифференциации обнаружен между популяцией дальневосточной полевки острова Матвеева и остальными островными и материковыми

популяциями.

Секвенирование d-петли митохондриального генома подтверждает незначительную (0,5%) дифференциацию особей популяции о-ва Матвеева от особей других исследованных популяций.

Таким образом, наибольший уровень отличий (по морфологическим, аллозимным и молекулярно-генетическим данным) выявлен для выборки острова Матвеева, что может быть связано с наибольшей длительностью изоляции этого острова, небольшой площадью острова и, как следствие, малочисленностью популяции. В результате проведенного исследования можно сделать вывод, что даже 11 тыс. лет изоляции малой дальневосточной популяции достаточно, чтобы начались видообразовательные процессы.

Секция
Эволюционная генетика
устные сообщения

**Генетические системы как регуляторы процессов адаптации
и видообразования**

Артамонова В.С., Махров А.А.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
Москва 119991, Россия
e-mail: valar99@mail.ru

Одна из удивительных особенностей эволюции — нелинейный характер этого процесса. В частности, микроэволюция не всегда сводится к постепенному замещению одного аллеля другим, а часто проявляет себя в виде резкого скачка. Чтобы объяснить это явление, ряд авторов пытается апеллировать к процессам, которые никогда не обнаруживались в добротных экспериментах — наследованию приобретенных признаков или мутациям, сразу же приводящим к возникновению нового сбалансированного организма.

Между тем, в трудах целого ряда ученых (Darlington, 1958; Дубинин, 1966; Шмальгаузен, 1968; Левонтин, 1978; Алтухов, 1989, 2003; Животовский, 1984) дается вполне реалистичное объяснение нелинейного характера микроэволюции. Он объясняется существованием целой иерархии генетических систем, к числу которых можно отнести, в частности, полигенные системы, системы скрещивания, популяционные системы. В качестве примера можно упомянуть эксперименты, в которых показано, что постоянство вида в значительной мере обеспечивают популяционные системы, то есть группы популяций, связанных между собой потоками мигрантов. Связи между популяциями тормозят процессы адаптации и дрейфа генов в каждой из них, а разрушение связей (то есть, разрушение популяционной системы) существенно ускоряет подобные процессы. Таким образом, вывод о появлении новых видов в результате разрушения популяционных систем можно считать вполне обоснованным (Алтухов, 1989).

В настоящее время процессы, происходящие при нарушении функционирования генетических систем, изучены еще очень слабо, что часто объясняется отсутствием адекватной экспериментальной базы. Между тем, в качестве модели для их изучения можно успешно использовать искусственно поддерживаемые популяции, в которых человек не ведет сознательной селекции (это линии организмов, которые поддерживают в лабораториях, группы особей редких видов, разводимые в зоопарках или в ботанических садах, а также группы рыб, выращиваемые на рыболовных заводах).

Недавно нами проведен обзор литературных данных (Артамонова, Махров, 2006) и выполнены собственные исследования неконтролируемых человеком генетических процессов в искусственно поддерживаемых популяциях. Оказалось, что даже в условиях изобилия пищи и низкой численности популяций отбор сохраняет роль ведущего фактора эволюции — есть немало исследований, где прямо показан процесс интенсивной генетической адаптации к искусственной среде обитания. При этом в ряде случаев удается проследить, как под действием отбора в искусственных условиях формируются новые генетические системы, например, комплексы компенсаторных мутаций. При активном участии отбора формировалась также пре- и пост-зиготическая репродуктивная изоляция между несколькими искусственно поддерживаемыми популяциями дрозофилы.

Таким образом, «скачок» или «генетическая революция» в ходе микроэволюции — это, по существу, перестройка генетических систем, и происходит она под действием отбора. Последнее следует подчеркнуть особо, поскольку в некоторых работах постулируется, что скачок совершается либо случайно, либо за счет неких процессов, не обнаруживаемых в эксперименте. Таким образом, «генетическая революция» — это ничто иное, как адаптивный процесс перестройки генетических систем, который происходит только в тех случаях, когда существующие генетические системы не обеспечивают выживания вида в изменившихся условиях среды.

При этом, однажды возникнув, генетические системы могут в некоторой степени совершенствоваться под действием отбора даже в неизменных условиях среды. Так, известно, что у рыб подотряда лососевидных, имеющих тетраплоидное происхождение, происходит скачкообразное уменьшение числа хромосом, причем независимо в разных родах (Зелинский, Махров, 2002). И этот процесс, судя по всему, адаптивен — претерпевшие его виды лососей перешли к проходному образу жизни и достигли высокой численности. Таким образом, с определенными оговорками, можно говорить о самоорганизации генетических систем под контролем отбора.

Описанные выше представления, сложившиеся в ходе изучения микроэволюции, хорошо согласуются с выводами специалистов—морфологов (Riedl, 1977; Иорданский, 1990, 1994; Мамкаев, 1991), использующих в своих работах системный подход и сформулировавших системную теорию макроэволюции. Таким образом, трудами ученых разных специальностей создается единая системная теория эволюции.

Авторы глубоко благодарны Ю.П. Алтухову, А.С. Северцову и В.С. Фридману за обсуждение затронутых в работе вопросов. Данное исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант 05-04-49232, программ поддержки ведущих научных школ, грант НШ-8596.2006.4, «Происхождение и эволюция биосферы» и «Биоразнообразие и динамика генофондов» (подпрограмма «Динамика генофондов»).

**Интерпретация особенностей хромосомной эволюции
у высших ракообразных озера Байкал на основе результатов
компьютерного моделирования**

Букин Ю.С., Натяганова А.В.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия
e-mail: bukinyura@mail.ru, avn@lin.irk.ru

Высшие ракообразные озера Байкал из отрядов Amphipoda и Isopoda сформировали две различающиеся видовые радиации: амфиподы представлены огромным букетом из более чем 200 таксонов видового ранга (Тахтеев, 2000; Камалтынов, 2001), тогда как изоподы — всего шестью эндемичными видами (Бириштейн, 1951; Натяганова, 2001), относящимися к одному семейству Asellidae. Вместе с тем, на основании хромосомного анализа амфиподы Байкала охарактеризованы кариотипически инертной группой: 33 проанализированных вида, за исключением одного, имели морфологически сходные хромосомные наборы с $2n=52$ и высоким уровнем симметричности (Salemaa, Kamaltynov, 1994). Указанные авторы отметили этот неожиданный факт, как эволюционный парадокс. Напротив, хромосомный анализ байкальских изопод показал, что среди них существует значительная межвидовая дифференциация как по значениям диплоидного числа хромосом, так и по степени симметричности кариотипов (Natyaganova, 2000). Для объяснения таких различий в видообразовательных процессах организмов была предложена гипотеза о разных стадиях эволюции (Natyaganova, 2002, 2004). Согласно данной гипотезе, байкальские изоподы находятся на стадии становления, а фауна амфипод — на стадии стабилизации. Данное предположение выглядит близким к истине, поскольку поддерживается результатами молекулярно-филогенетического изучения этих ракообразных, которое показало, что возраст амфиподной фауны сопоставим с возрастом Байкала (Огарков и др., 1997), а видовая радиация изопод представляется весьма молодой (Hidding et al., 2003). На основе теории об эволюционной гетеропотенции геномов видов (Стегний, 1991, 1993) сделано также предположение, что главной причиной таксономического богатства байкальских амфипод является лабильность их геномов (Тахтеев, 2000). Для проверки предложенных гипотез мы использовали метод индивидуально-ориентированного моделирования адаптивной динамики (Diesmann et al., 1999, 2004; Doebele et al., 2000). Суть метода состоит в том, что разрабатываемые модели оперируют характеристиками каждого организма в модельных популяциях и, таким образом, воспроизводят их «судьбы». Ранее на основе компьютерного моделирования кариотипической эволюции предложена гипотеза, объясняющая изменчивость длин хромосом в кариотипе под действием двух факторов: хромосомных перестроек и естественного отбора (Горлов, Горлова, 2000). Согласно этой гипотезе, хромосомные перестройки

стремятся «рандомизировать» относительные длины хромосом в кариотипе, в то время как естественный отбор стремится их выровнять, т.е. организмы, обладающие более высокой симметрией хромосомного набора, имеют больше шансов оставить потомство. Авторами данной работы установлено, что процесс накопления хромосомных перестроек в модели ведет к появлению слишком длинных и коротких хромосом в наборе, то есть к уменьшению симметрии кариотипа. В нашей работе нам удалось показать, что существует определенный предел уменьшения симметрии (увеличения коэффициента вариации длин хромосом) в кариотипах. Такой предел задается максимально возможной (допустимой) степенью масштабности перестройки хромосомного набора. От вероятности хромосомной перестройки финальное значение коэффициента вариации (степени симметрии длин) не зависит. При действии отбора, направленного на увеличение симметрии хромосомных наборов, итоговое значение коэффициента вариации длин было меньше, чем в модели без действия отбора. Однако финальное (стационарное) значение коэффициента вариации длин также зависело от предельно допустимого масштаба перестройки хромосомного набора. Модельные эксперименты также показали, что одновременно действующие отборы, направленные на увеличение адаптивности организмов по какому-либо признаку и увеличение симметрии кариотипов, идут независимо друг от друга.

Итак, исходя из результатов компьютерного моделирования процессов изменения симметрии (а значит, и морфологии) хромосомных наборов мы пришли к следующему заключению. Кариотипическое разнообразие не связано с возрастом групп организмов, а определяется существующими в их геномах возможностями для хромосомных преобразований или степенью пластичности их геномов на хромосомном уровне. Таким образом, высшие ракообразные озера Байкал *Amphipoda* и *Isopoda* демонстрируют две эволюционные ситуации, которые связаны не с эволюционным возрастом этих групп, и не с разными стадиями эволюции, а с особенностями организации их генетических систем. Наши результаты, показывающие, что степень видовой радиации обусловлена возможностями для хромосомных переустройств в геномах организмов, замечательно согласуется с теорией томского генетика В.Н. Стегния об эволюционной гетеропотенции видов, которая также обусловлена принципиальными различиями в структуре геномов (Стегний, 1991, 1993). Согласно этой теории, структура генома определяет его лабильность или консервативность. В соответствии с этой теорией, степень масштабности перестройки хромосомного набора или степень его реорганизации (*scrambling*), а значит, и степень симметрии определяется количеством хромосомно-мембранных связей и локализацией гетерохроматина. В таком случае, лабильный геном будет иметь локализованный в центромерном участке гетерохроматин, небольшое число хромосомно-мембранных связей и, как следствие, облигатный хромосомный мономорфизм. И по нашим данным — высокий уровень симметрии кариотипа. Консервативный геном, как полагает

В.Н. Стегний, характеризуется, кроме центромерного гетерохроматина, также интеркалярным (т.е., диспергированным), высоким числом хромосомно-мембранных связей, обеспечивающих структурную «жесткость» и, как следствие, наличие полиморфизма по хромосомным перестройкам. По нашим данным, консервативный геном характеризуется и низким уровнем симметрии. Исходя из теории В.Н. Стегния и наших данных по моделированию хромосомной эволюции, амфиподы в озере Байкал дали огромный букет видов, потому что они по структуре своего генома являются реальными (и потенциальными) видообразователями или видами-«генераторами». Байкальские изоподы же по своей структуре генома и в сравнении с амфиподами должны рассматриваться как группа видов-консерваторов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты 04-04-48945, 07-04-01410.

Мобильные генетические элементы и эволюция (на примере коротких ретропозонов)

Васецкий Н.С., Крамеров Д.А.

Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта,
Москва 119991, Россия
e-mail: nvas@eimb.ru

Геном высших эукариот наводнен различными повторяющимися последовательностями. Один из двух самых обильных классов повторов — короткие ретропозоны (или SINE). Они размножаются в геноме, эксплуатируя ферментативные системы клетки и других мобильных элементов. Этот процесс, включающий в себя обратную транскрипцию, завершается появлением новой копии ретропозона в геноме. Поскольку не существует специфических механизмов удаления коротких ретропозонов из генома, их интеграция необратима и их копии сохраняются в ряду поколений сотни миллионов лет. Это делает короткие ретропозоны удобным инструментом для филогенетического анализа организмов.

Большая часть коротких ретропозонов имеет длину 100–400 нуклеотидов, и часть происходит от клеточной РНК (чаще всего тРНК). По-видимому, короткие ретропозоны есть у всех млекопитающих, многих позвоночных и растений и, по крайней мере, у некоторых беспозвоночных. Механизм размножения коротких ретропозонов в геноме позволяет рассматривать их как паразитическую («эгоистическую») ДНК. Однако, как мы знаем, сосуществование паразита и хозяина по ходу эволюции может приводить и к взаимовыгодному сожительству.

С одной стороны, интеграция коротких ретропозонов может приводить к нарушениям в работе генов и даже хромосом (через неравный кроссинговер).

Например, нашей неспособностью синтезировать витамин С мы обязаны интеграции короткого ретропозона *Alu*. С другой стороны, короткие ретропозоны могут способствовать прогрессивной эволюции. Так, встраиваясь в некодирующие районы генов, они могут привносить мишени для регуляторных факторов и тем самым разнообразить механизмы регуляции гена. Часто интеграция в интрон меняет характер сплайсинга мРНК, что создает новые варианты белков. В некоторых случаях фрагменты коротких ретропозонов могут даже входить в состав последовательностей, кодирующих белок. Кроме того, есть указания на возможное участие транскриптов коротких ретропозонов в преодолении клеточного стресса (например, теплового шока). Копии коротких ретропозонов в геноме постепенно мутируют и меняются, так что их последовательности могут служить источником еще более широкого круга функциональных последовательностей.

По всей видимости, у большинства высших эукариот поддерживается оптимальный размер генома за счет противоположных процессов: стохастической элиминации последовательностей ДНК и пополнения генома, в частности, за счет интеграции коротких ретропозонов. Такая «подвижность» генома представляет собой один из важных механизмов глобальной изменчивости наследственного материала.

Гомологии и параллелизмы в эволюции кариотипа перепончатокрылых насекомых (*Hymenoptera*)

Гохман В.Е.

Ботанический сад Московского государственного университета,
Москва 119992, Россия
e-mail: gokhman@bg.msu.ru

Перепончатокрылые — один из наиболее крупных и таксономически сложных отрядов насекомых, играющий важную роль в нормальном функционировании биоценозов. В настоящее время изучены хромосомные наборы приблизительно 1500 видов *Hymenoptera*, что составляет около 1% от общего числа их описанных представителей. Тем не менее, полученные данные позволяют сделать важные выводы о гомологиях и параллелизмах в эволюции кариотипа этой группы.

Филогенетический анализ позволил выявить гомологии различных таксонов перепончатокрылых по структуре хромосомных наборов (Гохман, 2007). В частности, достаточно легко выделить гомологичные значения хромосомных чисел без точного указания, симплезиоморфными или синапоморфными они являются. Так, например, гаплоидные числа хромосом (*n*) от 7 до 10 гомологичны для всех изученных семейств, включаемых в надсемейство *Tenthredinoidea* (*Argidae*, *Pergidae*, *Tenthredinidae*, *Diprionidae* и

Cimbicidae). Кроме того, уменьшение хромосомных чисел с $n=14-17$ до $n \leq 9-11$ является синапоморфией надсемейств наездников, входящих в состав т.н. Microhymenoptera (Proctotrupoidea s.l., Cynipoidea, Ceraphronoidea и Chalcidoidea).

В эволюции кариотипа Hymenoptera имели место многочисленные параллелизмы. Пожалуй, наиболее хорошо изучены процессы уменьшения хромосомных чисел у паразитических перепончатокрылых. Так, глубокая редукция этого показателя независимо произошла у Aphidiinae (Braconidae) ($n=3-9$) и у большинства представителей надсемейства Chalcidoidea ($n=2-8$). Более того, уменьшение хромосомных чисел в различных группах хальцид также протекало независимо и неоднократно. Даже в пределах семейства Aphelinidae число хромосом снижалось до $n=3-5$ как минимум дважды: у различных представителей рода *Encarsia* (подсемейство Coccophaginae) с $n=3-11$ и в линии Aphelinini+Aphytini (подсемейство Aphelininae) с $n=4-5$. У многих других семейств Chalcidoidea (Eulophidae, Pteromalidae, Torymidae и т.д.) с $n=2-8$ также произошла редукция хромосомных чисел (весьма возможно, что и здесь это случалось неоднократно). Кроме того, резкое уменьшение числа хромосом отмечено у жалящих перепончатокрылых из семейства Dryinidae ($n=4-7$). С другой стороны, рост хромосомных чисел, часто постулируемый для семейств Vespidae и Formicidae, весьма вероятно, протекал лишь на родовом и видовом уровне, и, таким образом, многократно происходил в пределах каждой из этих групп.

Что касается структуры кариотипа, то уменьшение числа хромосом, как правило, происходит за счет хромосомных слияний. В этих случаях в кариотипе могут появиться одна или несколько хромосомных пар, существенно превышающих по длине остальные. Напротив, бурный рост числа хромосом обычно сопровождается хромосомными делениями и образованием т.н. псевдоacroцентриков (двуплечих хромосом, у которых одно из плеч полностью состоит из гетерохроматина). Кариотипы с высоким содержанием псевдоacroцентрических хромосом, например, встречаются в семействах Ichneumonidae (*Chasmias motatorius*) и Formicidae (*Myrmecia brevinoda*).

Параллелизмы в эволюции кариотипа Hymenoptera могут напрямую объясняться общими особенностями их генетической организации. Например, у двух видов хальцид, связанных достаточно отдаленным родством — *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae) и *Trichogramma kaykai* (Trichogrammatidae) — обнаружены различные по морфологии, но сходные по результатам своего присутствия в геноме В-хромосомы. Данные элементы, попадая в диплоидную зиготу, элиминируют все остальные хромосомы собственного генома, и из этой зиготы вместо самки развивается самец. Совершенно очевидно, что такие хромосомы могут присутствовать только у тех организмов, для которых гаплоидия является нормальным состоянием (например, самцов перепончатокрылых).

Тем не менее, параллельное возникновение в неродственных группах кариотипов, практически идентичных по своей структуре, далеко не всегда можно объяснить сходно действующим отбором. Так, хромосомные наборы с

$n=6$, включающие пять сравнительно крупных двуплечих хромосом и мелкий субтело- или акроцентрик, преобладают не только у браконид подсемейства Cheloniinae, но и у хальцид из семейств Eulophidae и Torymidae. Разумеется, общее происхождение подобных кариотипов у эвлофид и торимид нельзя полностью исключить, однако аналогичное предположение в отношении хелонин, относящихся к продвинутым представителям Braconidae, с одной стороны, и двух семейств хальцид — с другой, нельзя признать состоятельным.

Наконец, в некоторых филогенетических ветвях Hymenoptera, где направление эволюции кариотипа более или менее постоянно, наблюдается параллельная аккумуляция ряда генетических особенностей, характерных для наиболее продвинутых форм. Аналогичные процессы морфологической эволюции, протекавшие в других группах животных, получили название «артроподизации», «маммализации» и т.п. Так, сильная редукция числа хромосом, зачастую сопряженная с высоким уровнем инбридинга и/или переходом к телитокнии, наблюдается не только у многих хальцид, но и у браконид подсемейства Aphidiinae, а также в различных семействах орехотворок (Cynipoidea). В частности, у Cynipidae и Figitidae, для которых в целом характерно $n=10-11$, переход к приблизительно вдвое более низкому числу хромосом ($n=5-6$) совершается уже в пределах отдельных родов (у *Andricus* и *Leptopilina* соответственно).

Молекулярная филогенетика и генетические подходы для оценки способов видообразования

Картавец Ю. Ф.

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
e-mail: kartavtsev_yu48@hotmail.com

Проанализированы алгоритмы мер нуклеотидного разнообразия и другие меры генетической дивергенции на молекулярном уровне (Картавец, Ли, 2006). На основе базы данных по r -расстояниям проведено сопоставление генетической дивергенции в популяциях (1) и в таксонах различного ранга, таких, как близнецовые виды (2), виды одного рода (3), виды различных родов одного семейства (4). Исходя из теории и алгоритмов расчета расстояний по первичным последовательностям ДНК, а также фактических оценок по литературным источникам, рекомендуется при анализе собственных данных специально подбирать подходящую из имеющихся базовых моделей. В тоже время, эмпирические данные для более чем 24000 видов позвоночных и беспозвоночных животных убеждают в реалистичности и интерпретируемости полученных рядов данных по r -расстоянию или его различным оценкам. Это является свидетельством применимости данной меры для большинства внутривидовых и межвидовых сравнений генетической дивергенции до уровня

семейства по двум сопоставленным генам. Данные по p -расстоянию выявляют различные увеличивающиеся уровни генетической дивергенции последовательностей сопоставленных генов *Cyt-b* и *Co-1* в четырех проанализированных группах сравнения. Средние не взвешенные значения расстояний для четырех групп равны: *Cyt-b* (1) $1,55 \pm 0,56$, (2) $5,52 \pm 1,34$, (3) $10,69 \pm 1,34$, (4) $18,51 \pm 2,09$, и *Co-1* (1) $0,55 \pm 0,19$, (2) $4,91 \pm 0,83$, (3) $9,66 \pm 0,72$, (4) $14,69 \pm 1,02$. Выявляются также различия между самими генами в степени дивергенции на четырех проанализированных уровнях, хотя суммарные средние расстояния по двум генам статистически значимо не отличаются. Это согласуется с многочисленными данными о разной скорости эволюции этих и других генов и их различных участков и неоднородности темпов эволюции. Результаты проведенного анализа нуклеотидной, а также аллозимной дивергенции в пределах видов и в таксонах животных разного ранга, во-первых, хорошо согласуются с другими данными этого рода, включая и белковые маркеры генов, во-вторых, эти данные позволяют сделать обобщение о том, что в животном мире на молекулярном уровне преобладает филетическая эволюция, а видообразование идет в основном по типу *D1* (географическая модель). Преобладание типа видообразования *D1* не означает отсутствия других типов. Их имеется не менее семи. Распознавание различных способов видообразования — это задача, на пути решения которой видится построение количественной генетической модели (теории) видообразования. Хотя, учитывая огромное разнообразие возможных причин возникновения репродуктивных изолирующих барьеров и инициирования видообразования, а также «эмпиризм» формализованного подхода, возможно, и не всегда найдется ответ на некоторые вновь возникающие вопросы.

**Генетические и популяционные механизмы выживаемости
и экологической устойчивости высших растений,
находящихся на северной границе ареала**

Лебедева О.Н., Титов А.Ф., Николаевская Т.С., Стафеева Е.Б.

Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Петрозаводск 185910, Россия
e-mail: lebedeva@krc.karelia.ru

Эволюция стратегии выживаемости включает в себя целый ряд генетических механизмов, благоприятствующих увеличению численности популяции и повышению ее приспособленности. В частности, хорошо известны эффекты доминантности, гетерозиготности, полиплоидии, компенсаторного комплекса генов, в меньшей степени изучены генетическая супрессия отдельных генов и генных систем, а также регуляторных генов и псевдогенов,

селективная роль которых в эволюционном процессе активно обсуждается (Суходолец, 1991, 1995, 2000; Инге-Вечтомов, 2004).

При несомненной очевидности роли этих генетических процессов они являются общими и не позволяют объяснить часто наблюдаемые случаи исключительной устойчивости (или чувствительности) биологических систем, сравнительно легко переживающих естественные и антропогенные нагрузки (световой, температурный, водный, солевой стрессы), или, напротив, в достаточно комфортных условиях оставляющих малочисленное и слабо жизнеспособное потомство. Основной экспериментальный подход в таких исследованиях базируется на анализе маркерных признаков, связанных как с нормальными, так и с дефектными генетическими системами. Последние, безусловно, вносят наибольший вклад в изучение биологических механизмов выживаемости в области как онтогенетического развития, так и эволюционных изменений.

У растений, важнейшим свойством которых является способность к фотосинтезу, наиболее информативным может оказаться изучение различного рода хлорофиллдефектности: от ядерных пигментных мутаций, консервативно блокирующих те или иные звенья биохимического синтеза пигментов, до лабильного изменения структуры хлоропласта в результате его повышенной термо- или светочувствительности.

У ряда видов многолетних злаков обнаружена система температурозависимой депигментации проростков, большая часть которых специфически восстанавливается до нормального фенотипа после изменения экстремальных температурных условий культивирования на оптимальные (Олимпиаенко и др., 1976; Титов и др., 1976, 1978). Генетическая основа температурозависимой хлорофиллдефектности базируется на действии генов-супрессоров. Именно эти гены способствуют сохранению первичных мутаций, расширению генетического разнообразия и, обладая широкой плейотропией, могут повышать адаптивные свойства и выживаемость индивидуумов и популяций, а также вносить вклад в эволюционные процессы (Инге-Вечтомов и др., 1994, Инге-Вечтомов, 2004).

Целью данной работы явилось изучение механизмов выживаемости и жизнеспособности естественных растительных популяций и выявление стратегий выживаемости с использованием тест-системы супрессированной температурозависимой хлорофиллдефектности многолетнего перекрестно-опыляющегося злака овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.).

Как показали наши исследования, генетическая супрессия, выполняющая охранную функцию, подавляет функциональную активность генетически дефектных и не отселектированных естественным отбором генных локусов и обладает эффективной системой защиты. Восстановление пигментации связано со скоростью этого процесса (быстрое — медленное) и со специфичностью путей фенотипических превращений (репопуляция — реверсия). Плейотропное действие гена-супрессора сопровождается комплексом компенсаторных

эффектов, распространяющихся на широкий спектр анатомических, морфологических и физиологических признаков. Растения с супрессированной хлорофиллдефектностью характеризуются гетерогенностью структурной организации тканей листа и клеточных органелл. Установлено, что хлорофиллдефектность, морфологический тип (ориентация в пространстве побегов и листьев) и содержание пигментов у растений функционально связаны между собой и составляют единый фотопротекторный комплекс признаков.

Генетическая дефектность данного типа, хотя и находится под защитой супрессии, тем не менее, жестко контролируется естественным отбором. Жизнеспособность сохраняют особи с развитыми компенсаторными процессами, которые формируют высокий адаптивный потенциал, позволяющий его носителям оставаться биологически полноценными членами популяции. Действие естественного отбора (стабилизирующей его формы) выражается в данном случае в стабилизации значений морфо-физиологических признаков и наряду с генетической супрессией обеспечивает высокий уровень экологической устойчивости.

Таким образом, выявленные в исследовании генетические и популяционные механизмы формируют основу стратегий, обеспечивающих жизнеспособность, выживаемость и экологическую устойчивость индивидуальных растений и популяций в целом.

Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus* по данным PCR-RFLP–анализа митохондриальной ДНК

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А.

Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
e-mail: alla_oleinik@mail.ru

Одним из направлений развития современной количественной генетической теории видообразования является обнаружение связи между фенотипической дифференциацией популяций, рас, подвидов и видов с определенными генетическими изменениями. Гольцы рода *Salvelinus* могут рассматриваться как модельная группа для анализа многих эволюционных проблем. Этот род голарктических рыб представляет богатый материал для исследования природы и возникновения биоразнообразия на видовом и внутривидовом уровнях. Высокая экологическая пластичность гольцов позволяет им осваивать самые разнообразные биотопы, что создает предпосылки для образования различных популяционных систем. Родственные отношения, происхождение и возможные пути эволюции гольцов рода *Salvelinus* широко обсуждались и обсуждаются исследователями (Савваитова, 1989; Behnke, 1989; Глубоковский, 1995; Осин, 2001). Тем не менее, многие ключевые вопросы остаются нерешенными. Молекулярно-генетические

исследования гольцов, несомненно, представляют интерес, так как позволяют определить генетические различия между популяциями, находящимися на разных уровнях фенотипической дивергенции и, таким образом, способствовать установлению иерархии родственных связей таксонов, их взаимной обособленности, времени возникновения, степени дивергенции от общего предка рода.

Методом PCR-RFLP анализа исследовано около 50% митохондриального генома у следующих таксонов гольцов рода *Salvelinus*: *S. leucomaenis*, *S. levanidovi*, *S. taranetzi*, *S. alpinus*, *S. krogiusae*, *Salvelinus* sp. (оз. Начикинское), *S. malma krascheninnikovi*, *S. malma malma* and *S. malma lordi*. Определена величина дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК между исследованными таксонами. *S. levanidovi* и *S. leucomaenis* равноудалены от других видов гольцов на 9% и 7% соответственно. *S. taranetzi* также примерно в одинаковой степени дивергировал от *S. malma malma*, *S. malma krascheninnikovi* и *S. alpinus* на 2,8%. Дивергенция между *S. malma malma* и *S. malma krascheninnikovi* составила 3,8%, между *S. malma malma* и *S. malma lordi* — 3,1%, между *S. malma krascheninnikovi* и *S. malma lordi* — 2,5%, между *S. malma malma* и *S. alpinus* — 1,1%. Уровень межпопуляционной изменчивости для исследованных таксонов находится в пределах от 0 до 0,2%. Установлена последовательность дивергенции гольцов рода *Salvelinus* и предложена следующая филогенетическая гипотеза. По нашим данным, первым от общего предка отделился филум *S. levanidovi*. Результаты фенетического и кладисткого анализов позволяют достаточно устойчиво определить его положение в основании филогенетического дерева и подтверждают высказанное ранее предположение о близости этого вида к общему предку рода *Salvelinus*. Затем последовательно дивергировали *S. leucomaenis*, *S. malma krascheninnikovi* и филум общего предка *S. malma lordi*, *S. taranetzi*, *S. krogiusae*, *Salvelinus* sp., которые эволюционировали одним стволом до следующего цикла дивергенции, связанного с отделением *S. malma lordi*. Таким образом, *S. taranetzi*, *S. krogiusae* и *Salvelinus* sp. образуют близкородственную филогенетическую группу. На последнем этапе возникли наиболее молодые среди исследованных гольцов таксоны — *S. malma malma* и *S. alpinus*.

Детальное исследование филогеографии мальмы на большей части ареала вида показало подразделенность гаплотипов мтДНК на три филогенетические группы, которые соответствуют трем описанным подвидам мальмы: *S. malma malma*, *S. malma krascheninnikovi* и *S. malma lordi*. Полученные результаты не только свидетельствуют о значительной дивергенции между этими подвидами, но и предполагают их происхождение от разных предковых филетических линий. *S. malma krascheninnikovi* дивергировала от общего предка рода на ранних этапах эволюции. *S. malma malma* образует монофилетическую группу с *S. alpinus*, а *S. malma lordi* — с *S. taranetzi*. Филогенетический анализ свидетельствует, что *S. malma lordi* дивергировала от общего с *S. taranetzi* предка раньше, чем произошло разделение *S. malma malma* and *S. alpinus*. Сформулирована филогенетическая гипотеза, согласно которой эти три значительно

дивергировавшие филогенетические группы, вероятно, сформировались в разное время в трех разных рефугиумах. Предполагается, что наиболее вероятным предковым ареалом мальмы является бассейн современного Японского моря и/или южная часть Охотского моря, где в настоящее время обитают *S. malma krascheninnikovi* и *S. leucomaenis*.

Филогеографический анализ помогает также лучше понять роль исторических событий, приведших к возникновению в изолированных озерных экосистемах эндемичных видов гольцов. Сравнительное изучение мтДНК гольцов рода *Salvelinus* показало, что основными факторами высокого биоразнообразия в этой группе были пространственная изоляция и различия конкретных биоценозов, в которых проходила самостоятельная эволюция изолированных популяций. Данный вывод противоречит гипотезе симпатрического формо- и видообразования у гольцов рода *Salvelinus*, согласно которой озерные популяции во многих водоемах Голарктики, подвергшихся оледенению, появились в результате симпатрической дивергенции от исходного проходного морского экотипа (Савваитова, 1989; Behnke, 1972).

Биохимическая эволюция злаков (Poaceae Barnh.)

Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А.

Главный ботанический сад РАН, Москва 127276, Россия

e-mail: chemosyst@list.ru

Многолетние исследования белков семян злаков проведены авторами методами фракционирования, аминокислотного анализа, иммунохимии и электрофореза. На основании данных по аминокислотному составу семян более чем по 200 родам злаков, гипотезы аминокислотного состава их гипотетического предка (Семихов, 1988), оценки по индексу удаленности (ИУ) выявлены эволюционные тренды в изменении аминокислотного состава в подсемействах. Для фестукоидных и арундиноидно-хлоридоидных злаков характерно резкое повышение содержания глютаминовой кислоты, для фестукоидных, кроме того, пролина и фенилаланина, для паникоидных особенно резко выраженным трендом является повышение содержания лейцина и аланина. Общим трендом для основных групп злаков является снижение в процессе эволюции в белках семян содержания лизина и аргинина. Сравнение таксонов из разных подсемейств, но с близкими значениями ИУ показывает, как резко арундиноидно-хлоридоидные и паникоидные отличаются от фестукоидных по содержанию ряда аминокислот (лизин, аргинин, глицин, аланин и лейцин), что отражает разные эволюционные тенденции подсемейств. Перспективным направлением для уточнения вопроса происхождения семенных растений и их филогенетических отношений является исследование аминокислотного состава зародыша (Семихов и др., 1997). При исследовании 18 видов злаков из разных

подсемейств нами было обнаружено, что, во-первых, вариабельность зародыша по этому показателю существенно ниже, чем у эндосперма, во-вторых, некоторые таксоны злаков из разных подсемейств имеют сходный или почти идентичный аминокислотный состав зародыша. Сходство представителей разных подсемейств злаков по аминокислотному составу зародыша мы рассматриваем как отражение их происхождения от одного или группы близких таксонов. Электрофоретические исследования проламинов проведены нами для 44 видов, представляющих основные группы злаков (Новожилова и др., 1991). Отмечен разнообразный компонентный состав с широким диапазоном молекулярных масс от 5 до 66 кДа. В пределах семейства прослеживается наличие общей группы минорных компонентов с мол. массой 55—65 кДа. Злаки с низким содержанием проламинов (2—5%) и низким показателем ИУ (1—3) — это, прежде всего, бамбуки и рисовые — имеют самый бедный спектр проламинов, его основу составляет минорная группа 55—65 кДа. На характер спектра оказывает влияние не только количественное содержание проламинов в семени, но, прежде всего, аминокислотный состав самих проламинов. Электрофоретический спектр для паникоидных (12—56% проламинов, ИУ 9—17) злаков представлен двумя группами компонентов: основная, массивная в области 20—24 кДа, и минорная — 55—65 кДа. По типу спектра арундиноидно-хлоридоидные злаки (10—24% проламинов, ИУ 6—19) обнаруживают большое сходство с паникоидными. Самый богатый спектр наблюдался у фестукоидных, а спектр каждого рода имеет высокую степень индивидуальности. Хотя содержание проламинов и значение ИУ у фестукоидных варьирует в тех же пределах, что и у арундиноидно-хлоридоидных и паникоидных, характер их спектра принципиально иной, что обусловлено спецификой аминокислотного состава проламинов фестукоидных — преобладание глютаминовой кислоты и пролина. Антигенные свойства белков семян изучали у 350 видов из 100 родов семейства с использованием 29 антисывороток на белки семян представителей 14 триб. Было установлено, что при использовании многокомпонентных белковых смесей и полиспецифических антисывороток не удается обнаружить маркеры подсемейств, а в большинстве случаев даже и триб. Наименее специфичными оказались антисыворотки, полученные на АГФ белков семян *Danthonia riabuschinskii*, *Trachynia distachya*, *Triticum aestivum*, *Poa pratensis*, *Dactylis glomerata*. Используя эти антисыворотки, можно выявить возможные взаимосвязи злаков с другими семействами цветковых растений. Наименее разработанной проблемой является оценка эволюционной продвинутости таксонов. Для этой цели необходимы принципиально иные критерии, чем те, которые используются для отражения процессов филогении и специализации (Семихов, 1989). Одним из таких критериев является эмпирически установленный показатель эволюционной продвинутости Ae А.В. Благовещенского. Для теоретического обоснования показателя Ae были проведены многочисленные исследования фракционного состава белков, аминокислотного состава семян зародыша и эндосперма, отдельных белковых фракций, их

иммунохимических и электрофоретических свойств. Было установлено, что в процессе эволюции белкового комплекса семян происходит увеличение структурированности белка и переход его из неглобулярного состояния в глобулярное. Количественно это выражается показателем Ae, который отражает эволюционный прогресс таксонов. Основные закономерности эволюции белков семян злаков: 1) эволюция белков в таксонах идет разными темпами и в разных направлениях: в сторону накопления альбуминов и глобулинов (*Brachypodieae*), преимущественно проламинов (роды *Festuca*, *Poa*, *Phalaris* и др.), обеих этих групп белков (*Bromeae*). В ряде таксонов (*Stipeae*) эволюция белков идет крайне низкими темпами; 2) быстрые темпы накопления специфических адаптивных белков проламинов, возникших в процессе эволюции семейства (Семихов и др., 2000); 3) нельзя характеризовать семейство злаков только как «высоко-» или «низкопродвинутое», так как для семейства характерен широкий диапазон Ae (0,03—3,55). Таксоны с крайне низкими значениями Ae имеются во всех подсемействах, что согласуется с представлениями агроэкологов о том, что ныне существующие подсемейства прошли длительный путь независимой эволюции. В связи с этим построение любых линейных систем семейства не является перспективным для понимания систематики и эволюции злаков.

Оценка возможности применения гена, кодирующего фактор терминации трансляции eRF3, в качестве филогенетического маркера

¹Тарасов О.В., ²Абрамсон Н.И., ¹Журавлева Г.А.

¹Кафедра генетики и селекции СПбГУ, Россия

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

e-mail: ovtarasov@gmail.com

В последнее десятилетие одной из важных проблем молекулярной и эволюционной биологии является изучение важного этапа синтеза белка в клетке — терминации трансляции. У эукариот в терминацию трансляции вовлечены два белковых фактора — eRF1 и eRF3. В то время как функции белка eRF1 изучены уже достаточно хорошо, работа eRF3 в клетке остаётся недостаточно исследованной. Важно, что роль фактора eRF3, по-видимому, не ограничивается участием в терминации трансляции, и этот белок выполняет в клетке множество других важных функций. Изучение эволюции фактора eRF3 путём сравнения строения и функционирования его гомологов у различных организмов представляется перспективным методом. В рамках этого подхода одним из направлений является использование гена, кодирующего фактор eRF3, в качестве молекулярного филогенетического маркера, что позволит сопоставить эволюцию этого гена с эволюцией организмов. Одновременно с

этим применение нового молекулярного маркера представляет большой интерес непосредственно для филогенетических исследований.

У млекопитающих фактор eRF3 представлен двумя паралогами — eRF3a и eRF3b. Ген *GSPT2*, кодирующий белок eRF3b, более удобен для изучения у большого числа видов, поскольку не содержит интронов. Наиболее вариабельным участком этого гена является часть, кодирующая N-концевой фрагмент eRF3b, поэтому она была выбрана в качестве потенциального молекулярного филогенетического маркера.

Использование части гена *GSPT2*, кодирующего N-концевой фрагмент фактора eRF3, в качестве филогенетического маркера требует предварительной оценки того, на каком таксономическом уровне такой маркер будет адекватным. В качестве модельной группы для оценки эффективности использования нового филогенетического маркера был выбран отряд Грызуны *Rodentia*, как наиболее хорошо изученный с точки зрения систематики среди млекопитающих.

Нами были исследованы представители 16 видов грызунов, относящихся к 4 семействам подотряда Мышеобразные *Myomorpha* (Мышиные *Muridae*, Песчанки *Gerbillidae*, Хомяковые *Cricetidae* и Бамбуковые крысы *Rhizomyidae*) и 1 семейству подотряда Белкообразные *Sciuromorpha* (Беличьи *Sciuridae*). Семейство *Cricetidae* было представлено наибольшим количеством видов, и в его пределах мы произвели оценку вариабельности рассматриваемого маркера на уровне родов. Два рода (*Lemmus sp.* и *Clethrionomys sp.*) были представлены несколькими видами и образцами из разных точек ареала, но нам практически не удалось обнаружить внутривидовой изменчивости по изучаемому гену в этих родах. В пределах одного семейства изучаемый фрагмент гена *GSPT2* также слабо вариабелен, и его изменчивость не отражает родственные отношения между родами адекватно. Тем не менее, при сравнении исследуемого гена у представителей разных семейств разделение последовательностей гена на группы соответствует таксономическому разделению. Обнаружен ряд позиций в нуклеотидных и аминокислотных последовательностях, по которым разные семейства отличаются друг от друга. Следует отметить, что большая часть позиций в гене, по которым среди представителей подотряда *Myomorpha* обнаружены синонимичные и несинонимичные замены, изменяются согласованно и дают разделение всех видов из этого подотряда на две крупные группы. Возможно, что это разделение отражает существование общих для всех мышевидных грызунов древних аллелей изучаемого гена.

**Доместикация американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777)
и гомологические ряды в наследственной изменчивости
окраски мехового покрова**

Трапезов О.В.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск 630090, Россия
e-mail: trapezov@academ.org

С целью воспроизведения процесса доместикации был заложен эксперимент по длительному отбору американских норок клеточного разведения по оборонительной реакции на человека: 1) на усиление способности к доместикации; 2) в противоположном направлении — на крайнее проявление агрессивности. В эксперимент были вовлечены тысячи животных. За 15 поколений селекции были созданы две экспериментальные популяции норок, резко отличающиеся по поведению как от контрольной промышленной популяции — не затронутой специальным отбором по поведению, — так и друг от друга: с генетически детерминированным доместикационным (ручным) и агрессивным по отношению к человеку поведением.

В ходе селекции были выявлены взаимоотношения между направлением отбора по поведению и изменчивостью в окраске мехового покрова животных. В контрольной популяции общая окраска меха норок сохранялась стандартной. Такие животные характеризуются темно-коричневой окраской волосяного покрова с наличием у 90% животных депигментированных участков (белой пятнистости или пегостей) площадью 1—2 см², локализованных на подбородке и в паху. Некоторые авторы даже предлагают считать (Терновский, 1958), что пегости в этих участках тела являются видовым признаком американской норки. Селекционное преобразование поведения американских норок в доместикационном и агрессивном направлениях вызвало прямо противоположные коррелированные ответы.

Так, среди особей с агрессивной реакцией на человека 27% животных вообще не имели белой пятнистости. Звери из агрессивной группы обладают также более темной окраской меха. Кроме того, 17% селекционируемых на агрессивность норок имели пигментированное нёбо (в контроле — только 3,4%).

Первым ответом отбора американской норки на доместикационное поведение было изменение однородности исходной стандартной окраски мехового покрова в виде появления *de novo* с частотой 10⁻³, 10⁻⁴ окрасочных новшеств — обширной белой пятнистости на различных участках туловища животных: спине, боках, лапах, хвосте. При этом наблюдается удивительный параллелизм или гомологичность в раскраске волосяного покрова с другими исторически ранее одомашненными видами. По своей форме и топографии пегости у доместицируемых норок появляются на тех же самых участках тела, что и у представителей других исторически ранее одомашненных животных,

принадлежащих не только к разным видам, но и к разным отрядам (хищников, копытных, грызунов, зайцеобразных), даже к разным классам (млекопитающих и птиц). Причем, наследование такого признака, как проявление пегостей на меховом покрове domestikируемых норок, в большинстве случаев часто бывает очень сложно обусловлено.

Кроме появления неспецифических обширных пегостей в группе норок, селекционируемых на domestikационное поведение с частотой 10^{-4} , зарегистрировано возникновение de novo еще одного окрасочного новшества — проявление частичного альбинизма или окраски гималайского типа, свойственного гималайским кроликам, сиамским кошкам и также морским свинкам. Генетический анализ выявил полудоминантную природу этого окрасочного новшества.

Можно ли считать такие признаки, как проявление неспецифических пегостей или сиамской раскраски мехового покрова в ходе domestikации самых разных таксономических групп животных, в том числе и пушных зверей, нейтральным, не адаптивным? Вряд ли, — ведь он вполне может быть сцеплен в наследовании с признаком адаптивным — устойчивостью к психо-эмоциональному стрессу, к проживанию в условиях неволи, в ограниченном и тесном жизненном пространстве клеточного содержания.

Исходя из поразительного сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса domestikации у видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под влияние одного и того же вектора отбора. Мы можем говорить, наряду со спецификой видов и родов, о наличии у них общей генной компоненты — *генов domestikации*, а точнее, *генов стрессоустойчивости*, обеспечивающих в условиях domestikации толерантность к пребыванию в условиях антропогенной среды промышленных звероферм.

Сравнительный анализ генетической изменчивости хомячков Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и Роборовского (*Phodopus roborovskii*)

Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова им. А.Н.

Северцова РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: feoktistova@sevin.ru

Впервые определена последовательность и проанализирована изменчивость контрольного региона митохондриальной ДНК двух видов рода мохноногих хомячков: *Phodopus roborovskii* и *Ph. campbelli*. Выборка хомячков Роборовского включала 19 особей, отловленных в 6 районах, расположенных в пределах

территории, ограниченной 47°58' — 45°05' с.ш. и 93°10' — 100°34' в.д. (Монголия). Выборка хомячков Кэмпбелла включала 27 особей из 11 районов территории, расположенной между 50°14' с.ш.; 87°51' в.д. (Россия, Республика Алтай, Курайская степь) и 47°13' с.ш.; 105°39' в.д. (Монголия, Центральный Аймак).

Для сравнительного анализа использован участок, соответствующий практически полной (за исключением 5–7 первых позиций) последовательности контрольного региона. У особей хомячка Роборовского данный участок содержал 860–862 н.п. Выравнивание позволило выявить 32 вариабельных сайта, 28 из которых содержали замены (в 22 случаях — транзиции, в 8 — трансверсии) и 4 — нуклеотидные вставки/делеции. В выборке из 19 особей отмечено 17 гаплотипов, показатель гаплотипического разнообразия (H) — 0,98. Показатель нуклеотидного разнообразия (π) выборки из 17 гаплотипов — 0,85%.

У особей хомячка Кэмпбелла гомологичный участок содержал 936–942 н.п. — большая длина связана с наличием дополнительного участка (вставка), соответствующего 162–241-й позициям обобщенного для двух видов (947 позиций) выравнивания. В нуклеотидных последовательностях контрольного региона хомячка Кэмпбелла отмечено 62 вариабельных сайта, 55 из которых содержали замены (в 46 случаях — транзиции, в 10 — трансверсии) и 7 — нуклеотидные вставки/делеции. В выборке из 27 особей отмечено 23 гаплотипа — $H=0,98$. Величина π для выборки из 23 гаплотипов — 1,67 %.

Средняя генетическая дистанция (модель K2P) между указанными видами составляет 12,97%, что меньше, чем при анализе различий в составе гена цитохрома *b* (18,4% — Neumann et al., 2006).

При филогенетическом анализе выборка гаплотипов хомячка Роборовского образует единую кладу (уровень поддержки при бутстреп-анализе — 100), какой-либо связи между сходством отдельных гаплотипов и их географическим распределением не обнаруживается. Выборка гаплотипов хомячка Кэмпбелла, отличающаяся вдвое большим нуклеотидным разнообразием, единой группы не образует, а распадается на три четко выраженных кластера. Первый (уровень поддержки 80–85) составляют последовательности мтДНК особей, происходящих из центральной части ареала вида — в районах между примерно 103 и 106° в.д.; второй (уровень поддержки 90–95) — гаплотипы хомячков, отловленных в западной части ареала — между 88 и 99° в.д. Генетическая дистанция между двумя этими группами составила 2,41%. Третий кластер (уровень поддержки 95–100) образуют 2 гаплотипа, отмеченные у трех особей, пойманных в Чуйской степи, т.е. в пределах западной части ареала вида, — там же, где были отмечены особи с гаплотипами, входящими в состав второго кластера. Тем не менее, генетическая дистанция между этими («западной» и «чуйской») группами составляет 1,69%, а поддержка объединения их в единый кластер относительно невелика (50–65).

Данная картина дает основание предполагать наличие в прошлом выраженных пульсаций ареала хомячка Кэмпбелла, связанных, возможно, с изменением ландшафта под влиянием плейстоценовых оледенений. Так,

разделение западной и центральной групп, вероятно, обусловлено облесенностью гор Хангая, возникшей в интергляциале среднего плейстоцена и существующей в настоящее время. Современная популяция хомячка Кэмпбелла в Чуйской степи, скорее всего, сложилась в результате заселения этого района зверьками, происходившими из двух разных рефугиумов.

Исследованная часть ареала хомячка Роборовского расположена южнее и в настоящее время не содержит выраженных преград для расселения зверьков. Видимо, этих преград не существовало и в прошлом, либо вся данная территория была заселена представителями одной или близких популяций в относительно недавнее время.

Работа выполнена в Кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Авторы признательны д.б.н. А.В. Сурову за предоставленные образцы тканей животных, отловленных на территории Монголии.

Интрогрессия чужеродных митотипов как следствие гипотезы «передового края» Годфрея Хьюитта: влияние гетерогаметности самцов или самок и соотношения полов в расселяющих популяциях

Формозов Н.А.

Биологический факультет МГУ, кафедра зоологии позвоночных,
Москва 119992, Россия
e-mail: formozov@list.ru

Интрогрессия чужеродной митохондриальной ДНК (далее мтДНК) в результате гибридизации — одна из основных причин парафилии или полифилии, обнаруженной у 23% животных при анализе 2319 филогенетических деревьев отдельных видов (Funk, Omland, 2003). Само по себе это явление парадоксально (Формозов и др., 2007). Оно состоит в том, что в одной из обычно краевых популяций какого-либо вида у всех или большей части особей мы обнаруживаем мтДНК, принадлежащую исходно другому виду. То есть все эти особи в каком-то далеком поколении являются потомками гибридов по женской линии, но иных следов гибридизации (гибридных морфологических характеристик или даже интрогрессии отдельных ядерных генов) у них за редкими исключениями нет. Обычно это связывают с тем, что носители всех гибридных ядерных геномов вымерли в силу их низкой приспособленности. Но возникает вопрос, что же тогда определяет широкое распространение чужеродной мтДНК: ведь на первых этапах гибридизации (F_1 и возвратные скрещивания) ее носители неизбежно являются также и носителями смешанных ядерных геномов? То есть интрогрессия мтДНК предполагает резкую смену вектора отбора по отношению к гибридам. На мой взгляд, этот парадокс может быть удачно разрешен с позиций гипотезы «передового края (leading edge)»,

выдвинутой Г. Хьюиттом (Hewitt, 2000). По мнению Хьюитта стремительное расселение какого-либо из видов должно сопровождаться гомозиготизацией периферических популяций. Локальные группировки «передового края» расширяющего ареала сформируются небольшим числом основателей, и именно их потомки, продвигаясь дальше в направлении расселения, создают новые локальные группировки. Таким образом, периферические популяции при расширении ареала проходят через многократное «бутылочное горлышко». Заметим, что для большинства видов характерны резкие различия в филпатрии по полу, поэтому в периферических локальных группировках одного вида при вселении его в ареал другого, как правило, оказывается нарушено соотношение полов. Следствие этого, увеличение частоты гибридизации на краю ареала — распространенное и хорошо известное явление (Панов 1983). Гибриды F_1 при низкой плотности расселяющегося родительского вида могут благополучно осваивать его свободную экологическую нишу, что определяет на первых этапах расселения их повышенную приспособленность и компенсирует в этот момент отбор против носителей гибридных ядерных геномов. Затем при повышении плотности ниша оказывается занятой, что задает изменение вектора отбора по признаку гибридности с положительного на отрицательный. Таким образом, применение гипотезы «передового края» позволяет решить парадокс интрогрессии мтДНК. Фиксация чужеродного митотипа происходит в силу того же механизма — многократного «бутылочного горлышка».

Однако есть два существенных фактора, ограничивающих интрогрессию чужеродной мтДНК в расселяющихся популяциях. Первый связан с правилом Холдейна, в тех систематических группах, где самки гетерогаметный пол (птицы, чешуекрылые и др.), распространение чужеродной мтДНК может быть ограничено подавленной плодовитостью гибридных самок. Так, например, на о-вах Оланд и Готланд идет регулярная гибридизация ♂♂ *Ficedula hypoleuca* и ♀♀ *F. albicollis*, но интрогрессия мтДНК *F. hypoleuca* в популяции *F. albicollis* отсутствует, так как гибридные самки неплодовиты. При этом у млекопитающих даже крайне редкая, ограниченная гибридизация может приводить к фиксации чужеродной митотипа, например, мтДНК *Clethrionomys rutilus* у *C. glareolus* (т.к. полом с ограниченной плодовитостью в данном случае оказываются самцы, а не самки) (Tegelström, 1987; Deffontaine et al., 2005). Второе ограничение на возможность интрогрессии мтДНК накладывает половой состав расселяющихся группировок. Важное условие — это преобладание в них самцов. Так, например, при массовой гибридизации *Parus major* и *P. minor* мы не находим ожидаемой интрогрессии мтДНК *P. minor* в популяциях *P. major*, так как на ранних этапах контакта доминирует вариант ♀ *P. major* × ♂ *P. minor* (Капитонова и др., в печати). Интрогрессия мтДНК у *P. major* остается на уровне «текущей» гибридизации (около 10%), которая идет с преобладанием варианта ♂ *P. major* × ♀ *P. minor* (Федоров и др., 2006).

При отсутствии ограничений следствиями из вышесказанного является:

1) интрогрессия, как правило, асимметрична, так как одновременные

расселения видов в ареалы друг друга крайне редки; 2) направление интрогрессии противоположно направлению расселения. Согласно с данной логикой, можно прийти к интересным датировкам древней гибридизации. Так, исходный митотип *Triturus montandoni* полностью вытеснен митотипами *T. vulgaris* из 6 различных клад (Babik et al., 2005). Это предполагает, что вселение *T. montandoni* в ареал *T. vulgaris* могло происходить в плейстоцене под влиянием горного карпатского оледенения, уничтожившего при этом популяции горного вида с исходным митотипом. Наиболее сложной оказывается интерпретация картины интрогрессии мтДНК у большого суслика (*Spermophilus major*). Распространение чужеродных митотипов на 600 км к северу от ареалов их исходных носителей предполагает существенно иную картину распространения этих видов в плейстоцене.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 06-04-49585, 05-04-49173.

Аллозимная дифференциация и эволюция *Spermophilus* Палеарктики

Фрисман Л.В., Кораблев В.П.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия.
e-mail: frisman@ibss.dvo.ru

Несмотря на то, что суслики Палеарктики относятся к наиболее интенсивно исследуемым группам животных и их морфологическая дифференциация находится под пристальным вниманием зоологов с начала XX века, представления о числе и границах популяционных и видовых форм остаются противоречивыми. На основании морфологических характеристик различными авторами в Палеарктике выделяется от 6 до 12 видов. Исследование кариотипов позволило разрешить ряд спорных вопросов (например, взаимоотношение арктического и длиннохвостого сусликов) и расширило список потенциальных видов до 15, показав наличие аллопатрических кариотипических форм у крапчатого и краснощекого сусликов. Аллозимное исследование по 26 локусам для всех видов *Spermophilus* Палеарктики, за исключением *S. alaschanicus*, показало большой размах генетической дифференциации между видами. Наименьшие значения генетических дистанций, как и наименьшие значения PFD (0,031—0,1), обнаруживаются в группе географически смежных восточно-европейских пар видов: *S. odessanus* — *S. suslicus* и *S. pygmaeus* — *S. musicus*, а также в распространенной восточнее надвидовой группе *major*. Именно внутри и между этими группами видов на стыке ареалов или в местах совместного обитания известны гибридные особи или гибридные зоны. Наличие гибридизации и относительно невысокий уровень генетической (в данном случае аллозимной) дифференциации предполагает незавершенность расхождения видовых форм. Гибрид F₁ (2n=36) между *S. alaschanicus* — *S. pallidi-*

cauda отличался от *S. pallidicauda* ($2n=34$) только одним дополнительным аллелем Trf. Длиннохвостый суслик демонстрирует пример накопления различий в парапатрических западной (*S.u. evermanni*, *S.u. stramineus*) и восточной (*S.u. intercedens*, *S.u. menzbieri*, *S.u. jacutensis*) частях ареала. Уровень их аллозимной дифференциации превышает уровень различий *S. pygmaeus* — *S. musicus* и сопоставим с таковым у *S. odessanus* — *S. suslicus* и в группе *major*. Наблюдается несомненный хиатус западной и восточной форм как по аллозимным, так и по морфологическим признакам, что предполагает их длительное независимое существование. Однако такое существование не привело к завершенной репродуктивной изоляции. Подтверждение тому — гибридная зона, локализованная в южном Предбайкалье и юго-западном Забайкалье. Отличительной чертой гибридной зоны длиннохвостого суслика является неоднозначность определяемого таксономического положения входящих в нее популяций при привлечении характеристик различных уровней: генетических, морфологических, морфотипических, иммунологических, в отличие от популяций аллопатрических частей ареала, где указанные характеристики, как правило, работают синхронно.

Виды с пространственно разобщенными ареалами *S. citellus*, *S. xanthoprimum*, *S. relictus*, *S. dauricus*, а также *S. undulatus* и *S. Parryi*, показали более значимые различия как между собой, так и с вышеперечисленными.

Складывается впечатление, что мы наблюдаем результат нескольких, разделенных во времени видообразовательных всплесков. Появление ближайших к нам по времени самостоятельных филетических линий: 1) *S. odessanus* — *S. suslicus*; 2) *S. pygmaeus* — *S. musicus*; 3) двух географических форм *S. undulatus*, — по видимому, связано с последним крупным оледенением. Судя по палеонтологическим данным, филетическая линия *S. major* — *S. erythrogeus* — *S. brevicauda* — *S. pallidicauda*, обладающая сходным уровнем аллозимных различий входящих в нее форм, имеет несколько более сложную эволюционную историю.

Стеновые доклады

Микроэволюционные процессы в популяциях малой лесной (*Sylvaeus uralensis*) и полевой (*Apodemus agrarius*) мышей: данные частичного секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК

¹Атошкин Д.М., ¹Челомина Г.Н., ²Богданов А.С.

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

² Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Москва 119334, Россия

e-mail: pan2006_82@mail.ru, cytogen-idb@yandex.ru

Изучение микроэволюционных процессов является одним из центральных направлений в современной биологии и теории эволюции. Понимание механизмов микроэволюции может пролить свет на решение одной из основных биологических проблем: вида и видообразования. Важным критерием для таких исследований является выбор модельного объекта. Одной из наиболее удобных групп организмов для этих целей является семейство мышевидных грызунов, в частности — широкоареальные виды, где наиболее полно могут быть отображены мультифакторные процессы становления вида. У таких видов существует множество внутривидовых форм, что позволяет наиболее детально проследить пути их эволюции. В настоящее время большое значение для эволюционной генетики представляет сравнительное изучение последовательностей ДНК. Основным методом для изучения внутривидовых отношений и процессов, происходящих в популяциях, является секвенирование последовательностей мтДНК. Для мышевидных грызунов наиболее часто используется последовательность гена цитохрома *b*, так как этот ген имеет постоянную длину, все замены являются нейтральными и независимыми, а их аккумуляция монотонна и подобна часам. Изменения в этих последовательностях, таким образом, являются отражением эволюционного процесса, в котором они сами участия не принимают.

Методом циклического ПЦР-секвенирования на базе БПИ ДВО РАН нами была определена последовательность участка гена цитохрома *b* мтДНК (408 пн) 111 экземпляров малой лесной мыши *Sylvaeus uralensis* и полевой мыши *Apodemus agrarius*. На основе полученных данных была исследована генетическая структура и филогеография этих видов.

На участке гена цитохрома *b* малой лесной мыши выявлено 53 вариабельных и 42 парсимоний-информативных сайта. Среди 63 исследованных последовательностей *S. uralensis* выявлено 38 гаплотипов. Количество транзиций и трансверсий составило 45 и 10 соответственно. Значения параметров нуклеотидного разнообразия (θ_S , θ_π) равны 11,45 и 13,72 соответственно. Тест AMOVA показал, что большая часть разнообразия *S. uralensis* (79,5%) приходилась на

межпопуляционную компоненту. Генетические дистанции, скорректированные с помощью двупараметрической модели Кимуры для *S. Uralensis*, в целом равны 0,03, для азиатской и европейской рас — 0,007 и 0,015 соответственно, а между расами — 0,049. Генетическая структура *S. uralensis* в целом характеризуется стабильностью (распределение различий имеет бимодальный характер, $r = 0,012$).

На MST-реконструкции *S. uralensis* оказался подразделен на две основные группы, соответствующие азиатской и европейской географическим расам. Мутационное расстояние между ними было оценено в 19 мутационных шагов. Азиатская раса была представлена компактной группой: примерно 30% особей (куда в основном вошли мыши из Талдыкурганской области Казахстана) имели общий гаплотип, отличающийся от других в большинстве случаев лишь одним мутационным шагом. На расстоянии восьми мутационных шагов с этой группой локализуется памирский подвид *S. u. pallipes*, связанный напрямую с мышами из Алтайского края. Европейская раса представляла собой более гетерогенную группу, состоящую из трех подгрупп, разделенных между собой 7 мутационными шагами. Первая подгруппа, имеющая прямые связи с азиатской расой, включала в себя всех представителей южно-европейской хромосомной формы и часть особей восточно-европейской хромосомной формы, в основном с территории Западной Сибири и Уральского региона (Омская, Курганская, Оренбургская области). Вторая (самая малочисленная) и третья подгруппы были представлены исключительно мышами восточно-европейской хромосомной формы. Мутационные расстояния между гаплотипами внутри этих подгрупп в большинстве случаев были равны двум.

Исследуемый участок гена цитохрома *b A. agrarius* содержал 24 вариабельных и 9 парсимоний-информативных сайтов. Количество транзиций составило 24, трансверсий — 3. В выборке из 48 особей выявлен 21 гаплотип. Параметры нуклеотидного разнообразия имели довольно низкие значения: $\theta_S = 5,41$, $\theta_\pi = 2,32$. Среднее значение генетических дистанций внутри вида *A. agrarius* составило 0,009, для европейской, сибирской и дальневосточной популяционных групп — 0,003, 0,003 и 0,009, соответственно. По результатам теста AMOVA, 83% всего генетического разнообразия распределено внутри популяционных групп. Распределение попарных различий как у вида в целом ($r = 0,046$), так и у европейской и сибирской популяционных групп ($r = 0,072$ и 0,14, соответственно) имело унимодальный характер, что говорит о лабильности их структуры. Стабильностью характеризуется лишь дальневосточная группа популяций ($r = 0,028$).

В отличие от *S. uralensis*, внутривидовая топология *A. agrarius* свидетельствовала об отсутствии четкой генетико-географической структуры. Древо минимальных связей (MST) предполагало наличие у 50% особей (из всех популяционных групп) двух наиболее общих гаплотипов, отделенных друг от друга одним мутационным шагом. Дифференциация остальных гаплотипов была также низкой и в большинстве случаев составляла один мутационный шаг.

Дифференцированными от общей группы оказались лишь несколько особей из Амурской области и Хабаровского края российского Дальнего Востока, а также особи из Китая и Тайвани, взятые из базы данных GenBank.

Таким образом, популяции двух исследованных северопалеарктических видов мышевидных грызунов имели выраженные различия в генетической структуре, в общем уровне и характере распределения разнообразия. Сравнение топологии филогенетических реконструкций в совокупности с характером распределения попарных различий внутри обоих видов указывают на их разные эволюционные истории (как пространственные, так и временные). В целом результаты демонстрируют разные этапы внутривидовой дифференциации и формообразования: начальный — у *A. Agrarius*, конечный — у *S. uralensis*.

Влияние селекции на частоту мутаций в нейтральных локусах в популяции *Salmonella typhimurium*

Бабынин Э.В., Галактионова Д.А.

Казанский государственный университет, кафедра генетики,
Казань 420008, Россия
Edward.Babynin@ksu.ru

В настоящее время активно обсуждается гипотеза о роли гипермутабельного состояния в адаптивном мутагенезе. Согласно этой гипотезе, в стрессовой ситуации часть клеток бактериальной популяции случайно и стохастично входят в состояние гипермутабельности, которое характеризуется резким повышением частоты мутаций по всему геному. Гипотеза гипермутабельного состояния, следовательно, утверждает, что клетки, получившие необходимую мутацию в условиях стресса, должны также накапливать мутации в нейтральных локусах.

Мы исследовали влияние селективных факторов на частоту мутаций в нейтральных локусах, а также изменение частоты нейтральных мутаций в популяции мутантов, возникших в условиях стресса у штамма BA13 *S. typhimurium*. В качестве мутационных моделей использовали мутации, для которых показана адаптивная природа возникновения: His⁺ реверсии и устойчивость к налидиксовой кислоте (Nal^R). Было показано, что в популяции His⁺ ревертантов, возникших в результате аминокислотного голодания и последующей селекции, частота Nal^R мутантов оставалась на том уровне, который был до начала селекции. Налидиксовая кислота вызывает у чувствительного к антибиотику штамма BA13 повышение частоты His⁺ ревертантов в 1,5 раза. Данное повышение связано с индукцией SOS-ответа у чувствительной культуры под действием антибиотика. Однако после селекции культуры на среде с антибиотиком в популяции Nal^R мутантов частота His⁺ ревертантов возвращалась к исходному уровню и зависела только от физиологического состояния культуры мутантов. Полученные в данном

исследовании результаты свидетельствуют о том, что в бактериальной популяции, прошедшей через период селекции, мутации в нейтральных локусах не накапливаются. Это заключение не согласуется с гипотезой о роли гипермутабильного состояния в появлении адаптивных мутаций.

Исследование дифференциации и внутривидовых филогенетических связей у малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* методом inter-MIR-PCR

1Богданов А.С., 2Банникова А.А., 3Крамеров Д.А.

1Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Москва 119334, Россия;

2Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва 119992, Россия;

3Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН,
Москва 119991, Россия;

e-mail: cytogen-idb@yandex.ru, hylomys@mail.ru, kramarov@eimb.ru

Ранее было установлено, что вид *Sylvaemus uralensis* (малая лесная мышь) генетически неоднороден и дифференцирован на две расы — европейскую и азиатскую, отличающиеся друг от друга по ряду признаков: количественному содержанию прицентромерного гетерохроматина в кариотипах животных и, как следствие, общему размеру ядерного генома в их клетках, частотам аллелей нескольких полиморфных протеинов, спектрам RAPD-фрагментов и нуклеотидным последовательностям гена цитохрома b (Богданов, 2001, 2004; Богданов и др., 2004; Богданов, Розанов, 2005; Атопкин и др., 2005, 2007). За исключением аллозимов, все признаки дают возможность надёжно идентифицировать малых лесных мышей на предмет их принадлежности к европейской или азиатской расе. В составе европейской расы было предложено выделять восточноевропейскую и южноевропейскую хромосомные формы, слабо отличающиеся по содержанию прицентромерного гетерохроматина в кариотипах мышей и размеру ядерного генома (Богданов, 2001; Богданов и др., 2004; Богданов, Розанов, 2005).

Несмотря на то, что разные молекулярно-генетические исследования подтвердили обособленность европейской и азиатской рас малой лесной мыши, оценки относительного уровня различий между ними (в сравнении с другими видами *Sylvaemus*) существенно расходятся. Так, согласно результатам RAPD-PCR-анализа, генетические дистанции между расами *S. uralensis* в несколько раз меньше минимальных межвидовых значений этого параметра (Атопкин и др., 2005), а по данным секвенирования фрагмента гена цитохрома b, расы малой лесной мыши отделены друг от друга больше, чем аллопатричные виды *S. flavi-*

collis и *S. ponticus* (Атопкин и др., 2007). Чтобы уточнить масштабы генетической дивергенции всех хромосомных форм/рас *S. uralensis* и определить их филогенетические отношения, в настоящей работе нами проведён inter-SINE-PCR-анализ. Этот метод позволяет исследовать изменчивость фрагментов ядерной ДНК, расположенных между короткими диспергированными элементами (SINEs). Inter-SINE-PCR даёт хорошо воспроизводимые и репрезентативные спектры из 100—400 фрагментов ДНК и в последнее время успешно используется при изучении филогенеза разных групп животных (Банникова и др., 2002; Shafer, Stewart, 2006).

Нами проанализирована изменчивость фрагментов ДНК 45 малых лесных мышей из Центрально-Чернозёмного и Нечернозёмного регионов России, Среднего Поволжья, с Южного Урала (восточноевропейская хромосомная форма), Северного Кавказа (южноевропейская хромосомная форма), из Восточного Казахстана, Узбекистана и Восточного Туркменистана (азиатская раса) в сравнении с несколькими другими видами родов *Sylvaemus* и *Apodemus* (*S. flavicollis*, *S. ponticus*, *S. fulvipectus*, *A. agrarius*). Использованы две пары праймеров, комплиментарных консервативным участкам элемента MIR — древнего SINE млекопитающих. Помимо электрофоретической подвижности фрагментов, в ряде случаев учитывались различия в плотности полос. В общей сложности зарегистрировано 895 признаков. На итоговой дендрограмме, построенной по алгоритму «ближайшего связывания» (Neighbor-Joining), полевая мышь *A. agrarius* имеет базальное положение и существенно отделяется от прочих видов *Sylvaemus*. Виды *Sylvaemus*, в том числе *S. flavicollis* и *S. ponticus*, формируют хорошо обособленные кластеры. Особи *S. uralensis* распределяются в две отчётливо разобщённые сестринские группы в строгом соответствии с принадлежностью к европейской или азиатской расе, со 100%-ной бутстреп-поддержкой. По 10 признакам различия рас абсолютны. Однако генетические дистанции (Nei, Li, 1979) между видами *Sylvaemus* ($D = 0,416—0,628$) более чем в полтора раза превышают таковые между расами малой лесной мыши ($D = 0,274$). Таким образом, несмотря на наличие отчётливых генетических различий между расами *S. uralensis*, нет достаточных оснований рассматривать их в качестве видов. Строгого разделения восточно-европейской и южно-европейской хромосомных форм *S. uralensis* не наблюдается, что говорит о неправомерности выделения последней в вид *S. ciscaucasicus* (Орлов и др., 1996); тем не менее, большая часть особей южноевропейской хромосомной формы группируется вместе в основании кластера европейской расы *S. uralensis*. Среди экземпляров азиатской расы следует отметить компактную группу малых лесных мышей из Восточного Туркменистана, с хребта Кугитанг. Несмотря на явную принадлежность к азиатской расе, эти особи имеют 8 общих признаков с европейской расой, что определяет их близость к точке бифуркации и отдалённую связь с кавказскими экземплярами. Скорее всего, данное сходство не случайно.

Предполагается, что формирование рас малой лесной мыши было

обусловлено изоляцией крупных комплексов популяций в удалённых регионах Палеарктики (возможно, в Южной Европе и Малой Азии, с одной стороны, и Средней и Южной Азии — с другой) во время последнего ледникового периода. Однако после его завершения, с началом мощного развития и распространения широколиственных лесов, максимум которого пришёлся на время климатического оптимума (8—4 тыс. лет назад), контакт между расами мог быть восстановлен. Теоретически он мог осуществиться в обход Каспийского моря с севера и с юга (Богданов, 2002). Если «северный путь» сохранился и поныне, то никакого подтверждения существования «южного пути» до сих пор не было. Результаты, полученные посредством inter-MIR-PCR-анализа, дали первое свидетельство возможного контакта рас малых лесных мышей именно через «южный путь», который в настоящее время, по-видимому, прерван.

Работа поддержана РФФИ, гранты 05-04-49118 и 05-04-49240, Программой Президиума РАН «Динамика генофондов» и грантом Президента Российской Федерации.

Сведения о распространении рас малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* на территории Зауралья и Западной Сибири

¹Богданов А.С., ²Розанов Ю.М., ³Якименко В.В., ³Малькова М.Г.

¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Москва 119334, Россия;

²Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург 194064, Россия;

³Омский научно-исследовательский институт
природно-очаговых инфекций, Омск 644080, Россия;

e-mail: cytogen-idb@yandex.ru, rozanov@mail.cytspb.rssi.ru, vyakimen@omskcity.com,
mmalkova@omskcity.com

По результатам проведённого ранее комплексного генетического анализа внутри вида *Sylvaemus uralensis* (малая лесная мышь), были выделены азиатская и европейская расы, а в пределах последней — восточно-европейская и южноевропейская хромосомные формы (Богданов, 2001, 2004; Богданов и др., 2004; Богданов, Розанов, 2005; Атопкин и др., 2005, 2007). Восточноевропейская хромосомная форма *S. uralensis* описана по материалу из Центрально-Чернозёмного и Нечернозёмного регионов России, с Крымского полуострова, Поволжья и Южного Урала. Южноевропейская хромосомная форма, без достаточных оснований рассматривавшаяся некоторыми авторами в качестве отдельного вида *S. ciscaucasicus* (Орлов и др., 1996; Баскевич и др., 2004), населяет Северный Кавказ и Закавказье, Карпаты, Балканский полуостров. Азиатская раса обнаружена в Восточном и Южном Казахстане, Узбекистане, Восточном Туркменистане (хребет Кугитанг). Более точные границы распространения каждой хромосомной формы/расы *S. uralensis* и их

взаиморасположение неясны. В частности, до сих пор не было сведений о генетических особенностях популяций малых лесных мышей Зауралья и Западной Сибири — территории, разделяющей крайние пункты находок особей восточно-европейской хромосомной формы и азиатской расы; не исключалась возможность перекрывания их ареалов на этом пространстве с образованием гибридной зоны (Богданов, 2001; Богданов и др., 2004; Богданов, Розанов, 2005).

В настоящей работе нами исследованы малые лесные мыши из четырёх пунктов Зауралья и Западной Сибири. Диагностика животных проводилась посредством определения общего содержания ДНК в ядрах спленоцитов методом проточной цитометрии; этот подход позволяет не только точно установить принадлежность малых лесных мышей к восточноевропейской хромосомной форме или азиатской расе, но и выявить возможных гибридов и потомков от возвратных скрещиваний с родительскими формами (Богданов и др., 2004; Богданов, Розанов, 2005). Для особей *S. uralensis* изученных выборок получены следующие значения размера ядерного генома (относительно содержания ДНК в ядрах спленоцитов самки морской свинки):

Курганская обл., Половинский р-н, окрестности железнодорожной станции Зауралье и пос. Половинное — 0,8881—0,8938 (3♂♂), 0,9030—0,9066 (3♀♀); Омская обл., Тюкалинский р-н, около 7 км к северо-западу от пос. Старый Конкуль, восточный берег оз. Тенис — 0,8929 (♂), 0,8933—0,9013 (3♀♀); Омская обл., Таврический р-н, окрестности железнодорожной станции Амре — 0,8905 (♂), 0,9064 (♀);

Республика Алтай, северо-западная окраина г. Горно-Алтайск — 0,8252 и 0,8358 (2♂♂), 0,8582 (♀).

Сопоставление этих результатов с установленными ранее диапазонами изменчивости размера генома (у восточноевропейской хромосомной формы — 0,8787—0,9245 в группе самцов, 0,8994—0,9267 в группе самок; у азиатской расы — 0,8134—0,8455 в группе самцов, 0,8361—0,8624 в группе самок) свидетельствует о принадлежности малых лесных мышей из Курганской и Омской областей к восточноевропейской хромосомной форме, а экземпляров с Северного Алтая — к азиатской расе. У двух самок из окрестностей пос. Старый Конкуль зарегистрированы наименьшие для восточноевропейской хромосомной формы величины содержания ДНК в ядрах клеток, однако эти отклонения незначительны и могут объясняться редкими популяционными вариациями признака. Таким образом, каких-либо явных подтверждений гибридизации восточноевропейской хромосомной формы и азиатской расы *S. uralensis* нами пока не обнаружено. Для уточнения границ их распространения и выявления возможной гибридной зоны необходимы дополнительные исследования на территории, включающей восточные и южные районы Омской области, западные районы Новосибирской области и Алтайского края, а также Павлодарскую и прилегающие к ней области Казахстана.

Работа поддержана РФФИ, гранты 05-04-49118 и 05-04-49240, Программой Президиума РАН «Динамика генофондов» и грантом Президента Российской Федерации.

**Потоки генов в структурированной одномерной популяции:
математическое моделирование и реальные наблюдения
на примере байкальских полихет вида *M. godlewskii***

Букин Ю.С. Пудовкина Т.А.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия
e-mail: bukinyura@mail.ru

Изучение популяционной структуры современных видов с использованием молекулярно-генетических данных позволяет точно определить масштабы внутривидовой генетической изменчивости и географические границы популяций. Для того чтобы оценить генетическую подразделенность популяций и поток генов между ними, используется F_{st} критерий. Величина F_{st} критерия изменяется в пределах от 0 до 1, чем ближе значение F_{st} к 1, тем более разобщены рассматриваемые группы организмов и тем меньше они обмениваются генетической информацией.

Большой интерес представляют собой популяции, ареал которых можно считать одномерным. Примером таких популяций могут являться группы донных организмов, населяющих литоральную зону глубоких озер. Известно также, что биоразнообразие, наблюдаемое в этой узкой прибрежной зоне, чрезвычайно велико. Основную роль в формировании внутривидового генетического полиморфизма в этом случае будут составлять изоляция расстоянием на одномерном ареале и географические преграды, препятствующие свободному распространению организмов. Географическими барьерами в данном случае будут достаточно протяженные участки литоральной зоны, с неблагоприятными условиями обитания для рассматриваемых организмов.

Одним из способов изучения потоков генов в одномерной популяции является математическое и компьютерное моделирование. Мы предлагаем индивидуально ориентированную, компьютерную модель популяционной динамики, описывающую процессы миграции, размножения и гибели организмов, занимающих одномерную ограниченную область обитания. Каждый организм в модели обладает нуклеотидной последовательностью ДНК, наследуемой от родителей с вероятностью мутации. Отслеживая процесс изменения генетического разнообразия в нуклеотидных последовательностях модельной популяции организмов, можно определить механизмы формирования значения F_{st} -критерия при различной подвижности организмов и разной степени миграции организмов через географический барьер.

Одним из примеров животных, обитающих в литоральной зоне глубокого озера, являются байкальские полихеты рода *Manayunkia*. Одной из особенностей этих животных является довольно малая подвижность. В данной работе было проведено изучение байкальских полихет вида *M. godlewskii*, с использованием

митохондриального генетического маркера COX1. Низкая подвижность *M. godlewskii* в сочетании с географическими барьерами дает прямое соответствие исследуемого объекта предлагаемой индивидуально-ориентированной модели. Эта модель в данном случае выступает в качестве гипотезы, объясняющей механизмы формирования генетического полиморфизма в реальной популяции организмов. Если картина молекулярно-генетического разнообразия в модели совпадет с реальными биологическими данными, то можно предположить, что пути формирования внутривидового полиморфизма в реальной и в модельной популяции также совпадают.

Изменчивость фрагментов геномной ДНК в североевразийских популяциях *Drosophila melanogaster*

Ваулин О.В., Захаров И.К.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск 630090, Россия
e-mail: oleg.v.vaulin@mail.ru

Оценена изменчивость нуклеотидных последовательностей геномной ДНК в популяциях *Drosophila melanogaster* северной Евразии (Украина, Кавказ, Урал, Алтай), во-первых, случайных участков — с помощью методов мультилокусных маркеров и, во-вторых, фрагментов генов *Adh* и *yellow* — методом секвенирования.

С помощью мультилокусных маркёров показано, что генетическая дистанция (D) между популяциями не коррелирует с их географическим местоположением. Значения меры генетического расстояния варьировали от 0,078 до 0,182, составляя в среднем 0,135. В популяции *Drosophila melanogaster* города Умань (Украина) за период с 1984 по 2004 годы при оценке динамики изменчивости ДНК, выявляемой с помощью мультилокусных маркеров, не показано направленного изменения частоты какого-либо из изученных случайных фрагментов ДНК во времени. При среднем значении $D=0,094$ оно варьировало от 0 до 0,179; не обнаружена корреляция оценок генетических расстояний между выборками *Drosophila melanogaster* Умани разных лет. Полученные данные позволяют сделать вывод, что, по крайней мере, для селективно-нейтральных последовательностей ДНК, соответствующих мультилокусным маркёрам, в североевразийских популяциях *Drosophila melanogaster* хронологическая и хронотическая изменчивости не имеют выраженной направленности, а основной вклад в генетическое разнообразие вносит внутривидовая составляющая. Выявленное высокое значение потока генов между популяциями — в зависимости от выбора непрямого метода оценки этого параметра 5,9 или 6,7 мигрантов на поколение, препятствует генетической дифференцировке изученных популяций *Drosophila melanogaster*.

Анализ изменчивости фрагмента гена *Adh* в популяциях *Drosophila*

melanogaster северной Евразии показал преобладание его F-формы — 42 образца из 54 были гомозиготными по F-аллелю. Все выявленные нами нуклеотидные последовательности F-формы были одинаковыми и соответствовали широко распространённому в популяциях *Drosophila melanogaster* мира аннотированному варианту (номера из базы данных ДНК DDBJ <http://www.ddbj.nig.ac.jp> M17833, M17834, M17835, M17836, X60791 и X60792). Нами было выявлено три варианта последовательностей, несущих диагностическую замену S-формы. Два из них не описаны в базе данных ДНК. Один из вариантов отличается от аннотированных последовательностей единичной заменой, происхождение другого, скорее всего, связано с рекомбинацией в изучаемом участке гена. Третий вариант несёт комбинацию замен, характерную для аннотированного нуля-аллеля (U20765) этого гена. Однако по изученным участкам последовательности, только на основе выявленных диагностических замен, нельзя сделать определенного вывода — соответствует ли этот вариант нуля-аллелю или S-форме. В том случае, если этот вариант является нуля-аллелем, он должен представлять собой широко распространённую по северной Евразии летальную мутацию *Drosophila melanogaster*.

Анализ нуклеотидной последовательности фрагмента интрона гена *yellow* *Drosophila melanogaster* выявил её низкую изменчивость: из 36 проанализированных образцов ДНК (длина анализируемого участка — 436 пн) 35 были мономорфны, а один — нёс единичную замену. Все образцы отличались от аннотированных африканских и американских образцов, по крайней мере, на одну диагностическую замену (аннотированный, типичный образец AF345775 несёт в позиции 5 аденин, а все определенные нами, североевразийские — тимин).

Общим выводом по данной работе является констатация уникальности североевразийских популяций *Drosophila melanogaster* по изменчивости ДНК. Эти популяции мало дифференцированы между собой, тем не менее, они несут уникальные комбинации нуклеотидных замен в генах, что говорит о высокой степени изоляции изученных популяций по отношению к африканским и американским, а также позволяет отметить особенности молекулярной эволюции внутри данного вида.

Настоящая работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 05-04-48838 с использованием ресурсов ЦКП «Секвенирование ДНК» СО РАН (Новосибирск, <http://sequest.niboch.nsc.ru>).

**Генетическая дифференциация двух форм седоголовой овсянки
Emberiza spodocephala по данным RAPD PCR анализа**

Долгова О.В.

Биолого-Почвенный Институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: olgadolgova@inbox.ru

До сих пор материковая (*Emberiza spodocephala spodocephala*) и островная (*E. sp. personata*) седоголовые овсянки рассматривались как подвиды одного вида, различающиеся по морфологическим параметрам. Однако существует предположение, что островная седоголовая овсянка в процессе эволюции уже достигла видового ранга (Нечаев, 1991). Специальных исследований для оценки таксономического статуса обеих форм ранее не проводилось. Обе формы совместно обитают только на севере острова Сахалин, где зона контакта в окрестностях поселка Ныш по литературным данным не превышает 3—5 км (Нечаев, 1991). Считается, что эти овсянки частично гибридизируют друг с другом, но специальных исследований на этот счет также никогда не проводилось. Не исключено, что на восточном побережье юга Дальнего Востока эти формы могут контактировать и в гнездовое время. Изучение птиц сем. *Emberizidae* генетическими методами на Дальнем Востоке никогда ранее не проводилось. Мы решили предпринять совместный морфометрический и генетический анализ, чтобы прояснить картину филогении седоголовой овсянки и интерпретировать результаты в отношении времени дивергенции и таксономии двух форм.

Предварительно проведенное нами многомерное шкалирование и кластерный анализ 11 стандартизованных морфометрических параметров показали, что две формы овсянок достоверно различаются и четко разделяются на два кластера. Полученные на небольшой выборке результаты свидетельствуют о значительной морфологической дифференциации исследуемых форм.

С помощью девяти декамерных праймеров (A-5851, A-5852, A-5853, A-5860, OPA-05, OPC-05, OPC-09, OPC-10, OPC-12) было проанализировано 47 птиц из сем. *Emberizidae*, образцы крови которых были собраны на юге Приморского края и в разных частях о. Сахалин. Помимо 36 особей вида *Emberiza spodocephala* (включая две формы и их фенотипических гибридов), в анализе участвовали 3 *E. rustica*, 3 *E. rutila*, 2 *E. tristrami*, 2 *E. elegans* и 1 *Calcarius lapponicus*. При этом четыре праймера были использованы в исследовании разнообразия генов только форм седоголовой овсянки по 87 локусам, остальные применялись для выяснения генетических дистанций по 97 признакам между несколькими видами из сем. *Emberizidae*.

На филогенетических реконструкциях для нескольких видов овсянок положение особей двух морфологически чистых форм *E. spodocephala* и их фенотипических гибридов несколько меняется в зависимости от используемого метода. UPGMA дендрограмма генетического сходства достоверно

дифференцирует особей седоголовой овсянки от остальных видов в отдельный кластер с высокой поддержкой бутстреп (56%), который образует три подкластера с незначительным бутстреп-индексом. Два из этих подкластеров по отдельности составляют морфологически чистые «*personata*» и «*spodocephala*», а третий объединяет особей обеих форм и их фенотипических гибридов. На филогенетическом NJ дереве особи «*personata*» также дифференцируются в отдельный подкластер, а кластер, объединяющий морфологических «*spodocephala*» насчитывает меньшее количество особей, дифференцируясь от остальных *E. spodocephala* с высоким бутстреп-индексом (78%). При этом на обоих деревьях другие виды *p. Emberiza* и подорожник *Calcarius lapponicus* образуют отдельные кластеры с высокой поддержкой бутстрепа (64—100%).

Можно предположить, что морфологически чистые формы «*spodocephala*» и «*personata*», образующие общие кластеры друг с другом и фенотипическими гибридами, являются потомками повторного скрещивания гибридных особей с чистыми формами, которое могло происходить на протяжении нескольких поколений. Филогенетическое дерево UPGMA, построенное на основании представления двух морфологически чистых форм и их гибридов в качестве трех групп, образующих отдельные ветви, показало, что фенотипические гибриды выделяются в самостоятельную ветвь, а различия между этими тремя группами остаются не столь существенными в сравнении с другими пятью видами сем. *Emberizidae*. Средние значения генетической дистанции (D) составили 0,0166 для пар *spodocephala/personata* и *spodocephala/гибриды*, а для пары *personata/гибриды* оказались вдвое большими — 0,0236. Значения генетической дивергенции между седоголовой овсянкой и «хорошими» видами этого же рода были значительно больше (0,1411 — 0,1715). Значение показателя генетической подразделённости Gst для двух форм седоголовой овсянки невысоко (0,0665), а оценка потока генов Nm между популяциями этих форм является значительной (7,0162). Вместе с тем среднее значение Gst для пяти видов *p. Emberiza* составляет 0,6311, а Nm = 0,2922. При этом средние значения полиморфизма P и гетерозиготности H для двух форм *E. spodocephala* различны: у *personata* они соответственно равны 40,21% и 0,1112, а для *spodocephala* они несколько ниже: P = 38,14, H = 0,0962. Таким образом, данные RAPD PCR анализа подтверждают наличие генетической дифференциации между двумя формами *E. spodocephala*, которая не достигает видового уровня в сравнении с другими видами этого же семейства и позволяет предположить, что они справедливо считались подвидами. Возможно, дальнейшее исследование ядерного и митохондриального геномов седоголовой овсянки с помощью секвенирования отдельных генов позволит более точно определить таксономический статус двух форм.

Исследования по данной тематике ведутся при финансовой поддержке по гранту ДВО 06-III-B-06-193.

О межвидовой гибридизации сусликов (*Spermophilus*) Евразии

Ермаков О.А.

Пензенский государственный педагогический университет,

Пенза 440602, Россия

e-mail: ermakov@penza.com.ru

Среди позвоночных животных естественная гибридизация известна в таксонах всех рангов, в том числе и в классе млекопитающих. Способность к гибридизации и существование гибридных зон отмечены и для многих видов евразийских сусликов (подрод *Spermophilus*). *S. suslicus* × *S. citellus* — гибриды крапчатого и европейского сусликов отмечены в Среднем Приднестровье (Громов, Ербаева, 1995; Загороднюк, Федорченко, 1995). *S. pygmaeus* × *S. suslicus* — интрогрессивная гибридизация малого и крапчатого сусликов, связанная с происходившим в первой половине XX века расселением *S. pygmaeus* к северу, описана на территории саратовского Правобережья Волги (Денисов, 1961). Позднее гибридизация между этими видами была подтверждена экспериментально (Денисов, Стойко, 1984; Никольский и др., 1984). В настоящее время их ареалы в Поволжье не контактируют, а поиски следов гибридной зоны не дали результатов (Быстракова и др., 2005). *S. major* × *S. suslicus* — В результате недавнего расселения большого суслика в западном направлении на Правобережье средней Волги возникла зона симпатрии *major/suslicus*, где были обнаружены единичные случаи гибридизации и поселение типа «скопление гибридов» (Титов, 1999; Ermakov et al., 2001). *S. major* × *S. pygmaeus* — в обширной зоне симпатрии большого и малого сусликов случаи спорадической гибридизации отмечались в Казахстане (Бажанов, 1944; Ермаков и др., 2007), Оренбургской (Формозов, Никольский, 1986) и Саратовской (Денисов, 1963; Ермаков, 1996) областях. *S. major* × *S. fulvus* — гибридизация между большим и желтым сусликами описана в Казахстане (Бажанов, 1944; Огнев, 1947). В саратовском Заволжье в связи с расселением *S. major* в южном направлении образовалась узкая зона контакта ареалов этих видов, в которой найдены совместные поселения с происходящей в них масштабной гибридизацией (Шилова и др., 2002; Ермаков и др., 2003; Титов и др., 2005). *S. major* × *S. erythrogenus* — в междуречье Тобола и Ишима обнаружена зона интерградации большого и краснощекго сусликов, в которой, по данным биоакустического и молекулярно-генетического анализа, происходит интрогрессивная гибридизация (Никольский, Стариков, 1997; Спиридонова и др., 2005). *S. pallidicauda* × *S. alashanicus* — в южных районах Монголии, в районе соприкосновения ареалов бледнохвостого и алашанского сусликов, гибридные особи были выявлены при помощи методов кариологии и молекулярной генетики (Ляпунова, 2003; Кораблев и др., 2005; Цвирка и др., 2006). *S. fulvus* × *S. erythrogenus* — по данным В.Н. Мазина, на правом берегу р. Чу (Казахстан, Чу-Илийские горы) в начале 80-х годов прошлого века существовала колония

гибридов желтого и краснощекого сусликов.

Таким образом, у 12 евразийских видов подрода *Spermophilus* имеется 15 зон перекрывания ареалов, в 8 из которых достоверно отмечена гибридизация. Наибольшее число вариантов гибридизации дает *S. major* — гибриды обнаружены во всех зонах перекрывания его ареала с ареалами четырех соседних видов. Нами с помощью молекулярно-генетических методов изучалась гибридизация сусликов в Поволжье, Приуралье и Западном Казахстане, где для четырех видов сусликов известны 4 ее варианта — *major/fulvus*, *major/pygmaeus*, *major/suslicus* и *pygmaeus/suslicus*.

Обнаружена значительная интрогрессия митохондриальной ДНК у большого суслика. Изученная выборка охватывает около половины ареала этого вида. Чужеродные митотипы отмечены почти в 40% исследованных пунктов (12 из 31) и у 36% проанализированных особей *S. major* (48 из 133). В распределении чужеродных митотипов имеется закономерность: все популяции с наличием или явным преобладанием особей, несущих чужеродный митотип, располагаются вдоль Волги, причем не только в зонах симпатрии, но и далеко за их пределами. Если рассматривать только территорию, где найдены чужеродные митотипы (полоса в 250 км к западу и востоку от Волги), то на ней мтДНК других видов имеют уже около 60% больших сусликов (91 особь из 17 популяций). Треть из них обладает мтДНК желтого суслика, а две трети — мтДНК малого суслика.

Предварительные данные, собранные в Казахстане, дают основания предполагать, что интрогрессия мтДНК в результате древней и современной гибридизации характерна и для *S. fulvus*; чужеродные митотипы (характерные для *S. major*) отмечены 2 пунктах из 11 у 18,1% особей ($n = 33$) желтого суслика. Ни у малого суслика (100 экз. из 25 точек), ни у крапчатого суслика (46 экз. из 13 точек) чужеродных митотипов обнаружено не было.

В результате анализа маркера Y-хромосомы (интрон 8 гена *SmcY*), наследующейся только по отцовской линии, выявлено, что у 111 фенотипически чистых экземпляров четырех проанализированных видов обнаружено всего 2 случая интрогрессии Y-хромосомы, причем оба случая зарегистрированы внутри зоны симпатрии или неподалеку от нее. Сравнение частот интрогрессии Y-хромосомы (1,8%) с частотами интрогрессии трех изученных ядерных маркеров (интрон 6 гена *p53*, псевдоген *p53*, интрон 13 гена *bcr*) показывает, что они достаточно близки и значимых отличий между ними не наблюдается.

Таким образом, наши данные с высокой степенью достоверности ($\chi^2=13,96$; $df=1$, $p=0,0002$; $F(\text{two-tailed}): p=0,0001$) показывают несоответствие частот интрогрессии генетических маркеров материнских и отцовских линий при гибридизации сусликов: широкое распространение чужеродных мтДНК, в том числе и за пределы гибридных зон, и фактически отсутствие подобного явления для маркеров Y-хромосомы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант 06-04-48957.

**Возможные механизмы образования Робертсоновских перестроек
у бурозубки обыкновенной (*Sorex araneus*)
и иберийской (*Sorex granarius*)**

Жданова Н.С., Минина Ю.М., Карамышева Т.В., Рубцов Н.Б.

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

Теломеры являются специальными хромосомными структурами, ответственными за сохранение целостности хромосом. При Робертсоновских слияниях они, очевидно, непосредственно участвуют в формировании метацентриков. В случае же Робертсоновских распадов встает вопрос, каким образом происходит теломеризация образовавшихся дериватов. Мы изучили локализацию теломерной и рДНК на хромосомах *Sorex granarius* и нескольких рас *Sorex araneus* (Новосибирской, Томской и Cordon), отличающихся по числу и составу метацентриков. Существует достаточное число молекулярных и цитогенетических данных, указывающих на связь между теломерными и рибосомальными повторами.

Бурозубка обыкновенная и бурозубка иберийская являются близкородственными видами и входят в состав группы видов *Sorex araneus* (*Soricidae*, *Eulipotyphla*). Робертсоновские перестройки, слияния и распады играли ведущую роль в формировании кариотипов этих видов. Единицей кариотипов *S. araneus* и *S. granarius* являются хромосомные плечи, практически идентичные у обоих видов. Согласно современной номенклатуре, плечи обозначаются латинскими буквами алфавита, а двуплечие хромосомы сочетанием букв. *S. araneus* характеризуется внутривидовым хромосомным полиморфизмом. В результате слияния хромосомных плеч, а также, возможно, негомологичных обменов целыми плечами сформировалось более 70 хромосомных рас, отличающихся числом и составом метацентрических хромосом. Общими для всех хромосомных рас *S. araneus* являются метацентрики *af bc de, tu* и *jl*. За исключением двух хромосом *de* и *tu*, остальные хромосомы у *S. granarius* акроцентрические (Hausser et al., 1994; Wojcik et al., 2003). Первоначально на основании кариотипического анализа предполагалось, что кариотип предшественника этих двух видов был похож на кариотип *S. granarius*. Однако молекулярные исследования филогенетических отношений показали, что, по-видимому, *S. granarius* отделился от общего ствола даже позже, чем некоторые расы *S. araneus*. «Эти данные послужили основанием для предположения, что несколько акроцентрических хромосом, очевидно, *a, b, c* и *f* сформировались в кариотипе *S. granarius* в результате распада метацентриков» (Taberlet et al., 1994; Hausser, 1998).

Изучение распределения теломерных и рибосомальных повторов с помощью набора методов молекулярной цитогенетики (двухцветный FISH на хромосомах и фибриллах, Ag-окраска, Q-FISH и CO-FISH) и набора проб

разного происхождения показало, что распределение теломерной и 18S рДНК существенно отличается на хромосомах *S. granarius* и *S. araneus*. Теломеры на хромосомах *S. araneus* после FISH с ПЦР-генерированной теломерной пробой выглядят как обычные теломеры млекопитающих. На хромосомах Новосибирской расы *S. araneus*, имеющей полностью двуплечий кариотип, теломерные повторы дополнительно были локализованы в перицентромерных районах метцентриков, причем частота выявления ITS коррелировала с тем, как давно были сформированы те или иные хромосомы. Чем «старше» были метацентрики, тем с меньшей частотой на них выявлялись интерстициальные теломерные повторы. Полученные данные легче всего объяснить тем, что Робертсоновские слияния у *S. araneus* проходили с сохранением теломерных повторов, которые со временем либо терялись, либо модифицировались.

На хромосомах *S. granarius* теломерная ПЦР-генерированная проба очень интенсивно окрашивала только теломеры коротких плеч акроцентриков. Выявить все теломеры удалось только с помощью PNA-теломерной пробы. Q-FISH показал, что размер двух популяций теломер различается практически на 2 порядка. Длинные теломеры коротких плеч 16-ти акроцентриков содержали до 300 т.п.н теломерного повтора, тогда как остальные теломеры — в среднем 3,6 т.п.н. Следует заметить, что при уменьшении теломер человека до 4—5 т.п.н. наблюдается репликативное старение клеток, а таких длинных теломер у млекопитающих до сих пор не было описано (Saldahna et al., 2003). Блоки 18S рДНК и активные ядрышковые организаторы (Ag⁺ бенды) были локализованы на концах коротких плеч акроцентрических хромосом. На некоторых акроцентриках, например, на акроцентрике *m* локализация блоков теломерной и рДНК совпадала, тогда как на других, например, на акроцентрике *i*, блок рДНК прилегал к теломерному блоку. Промежуточные варианты локализации теломерных и рибосомальных блоков также наблюдались. Кроме того, были выявлены фибриллы, на которых сигналы от рДНК-пробы перемежались с сигналами от PNA теломерной пробы. Таким образом, по крайней мере, в части длинных теломер *S. granarius* теломерные повторы перемежались с рДНК. CO-FISH с PNA-теломерной пробой после одного и двух циклов репликации клеток с 5-BrdU выявил на хромосомах этого вида пострепликативные и сестринские обмены, что свидетельствует о рекомбинационных процессах в терминальных районах хромосом этого вида.

Однако на хромосомах *S. araneus* активные ядрышковые организаторы и кластеры 18S рДНК были локализованы в дистальных районах четырех хромосомных плеч независимо от того, являются ли они акроцентриками или входят в состав метацентриков в разных хромосомных расах.

Полученные данные свидетельствуют о том, что эволюция кариотипов близкородственных видов бурозубок сопровождалась глобальной реорганизацией терминальных районов хромосом. Мы предполагаем, что длинные теломеры у *S. granarius* образовались в результате скоординированной эволюции теломерной и рДНК и, возможно, негомологичной рекомбинации концов

хромосомных плеч на стадии «букета» в профазе первого мейотического деления. Провоцирующим фактором мог быть распад одного или нескольких метацентриков.

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ.

Структура у млекопитающих консервативного района, представленного у человека хромосомой 17

Жданова Н.С., Тарасова М.В., Прохорович М.А., Ларкин Д.М.

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

Для построения сравнительной карты одного из самых крупных консервативных районов в геномах млекопитающих, представленного у человека хромосомой 17, у коровы хромосомой 19, у мыши районом хромосомы 11, а у американской норки р плечом хромосомы 8, была проведена субхромосомная локализация с помощью FISH BAC клонов коровы и человека на хромосомы коровы и американской норки. 20 BACs клонов были отобраны из CHORI 240 BAC библиотеки коровы путем сравнения нуклеотидных последовательностей концов клонов (около 500 н.п.) и последовательностей генома человека (NCBI Build 33), используя программу BLASTN и стратегию COMPASS (Rebeitz, Lewin, 2000; Larkin et al., 2003). Кроме того, BACs отбирались так, чтобы нуклеотидные последовательности в ортологичных районах мыши и человека имели не менее 50% гомологии и не имели в этой области видимых перестроек (UCSC Genome Browser). Для FISH использовалась ДНК BAC клонов, меченая биотин-11-дУТФ или дизоксигенин-11-дУТФ. Для уточнения позиции близко расположенных клонов использовали двухцветную FISH. За исключением одного, остальные 19 клонов были регионально локализованы на хромосому 11 коровы. Сравнение построенной цитогенетической карты с опубликованными радиационной и физической и картами (Moore et al., 2004) не выявило между ними существенных разногласий. Таким образом, выбранная стратегия селекции клонов обеспечила 95% успеха. Один из отобранных клонов, 285M01, был локализован на хромосому 13 коровы. Так же, как и все остальные клоны, он имел районы гомологии на хромосоме 17 человека, однако только одна из концевых последовательностей клона имела район гомологии на хромосоме 11 мыши. Следует заметить, что этот клон входит в контигу клонов, все концы которых, за исключением обозначенного выше, имели районы гомологии на хромосоме 10 человека. Согласно Zoo-FISH, хромосома 13 коровы имеет район гомологии на хромосоме 10 человека (Chowdhary et al., 1996). В результате проведенных локализаций на сравнительной карте корова-человек было выявлено 5 районов хромосомной гомологии и определены 4 точки эволюционных разрывов в координатах

генома человека (NCBI build 33), что позволило предположить наличие в этом консервативном районе протяженных районов гомеологии у человека и коровы. Если у коровы порядок сегментов определить как $cen - 1 - 2 - 3 - 4 - 5 - q\ tel$, то у человека он будет $p\ ter - 4 - 2 - 1 - 3 - 5\ q\ ter$. При сравнении порядка районов в хромосомах мыши и коровы в одну синтенную группу попадают районы 1, 2 и 3. При сравнении порядка районов в хромосомах мыши и человека в один район консервативной синтении могут быть объединены районы 1 и 2.

На хромосомы американской норки было локализовано 16 ВАС-клонов. За исключением одного клона, 285M01, все остальные клоны были картированы в 8p. Клон 285M01 был локализован в 9p11 норки. Ранее было показано, что в этой хромосоме локализованы районы, гомологичные хромосоме 10 человека (Hameister et al., 1997). Эти данные подтверждают приведенные выше о том, что отнесение клона 285M01 в группу сцепления хромосомы 19 коровы было ошибочным. В результате проведенных локализаций было выявлено 2 района консервативной синтении в хромосомах норки и коровы. Первый представляет собой 1, 2 и 3, а второй — 4 и 5 районы консервативной синтении на карте корова-человек. Сравнительные карты норка-корова и норка-мышь содержат по 2 района консервативной синтении, а норка-человек — 4.

Одной из наиболее консервативных и близких к предковому геному млекопитающих считается структура генома кошки (Wienberg et al., 1997). Сравнение структуры изучаемого района с данными по радиационному картированию генома кошки (Menotti-Raymond et al., 2003) показало, что наиболее близкой к структуре хромосомы E1 кошки, в которой локализован изучаемый нами консервативный район, является структура хромосомы 11 мыши, а не 17 человека, не 19 коровы и не р плечо норки. Порядок выявленных нами районов в хромосоме мыши отличается от предположительно предкового кариотипа только инверсией района 1.

Локализация трех ВАС клонов (1,44 — 3,68 м.п.н., NCBI Built 35) из р терминального района хромосомы 17 (p1713) на хромосомы американской норки выявила наличие дополнительного эволюционного разрыва в проксимальном районе 8p норки по сравнению с терминальным районом 17p человека. Выявленная перестройка является сложной и затрагивает терминальные и перицентромерные районы хромосом. Данные подтверждают представления о том, что эти районы хромосом, насыщенные повторяющимися последовательностями, наиболее часто участвуют как в эволюционных преобразованиях хромосом, так и в образовании хромосомных перестроек в раковых клетках (Murphy et al., 2005).

Работа поддержана грантом Программы фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов», подпрограмма «Динамика генофондов».

**Коэволюция эндосимбионта *Wolbachia*
и митохондриального генома *Drosophila melanogaster***

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К.

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

Интерес к симбиотическим взаимоотношениям и коэволюционным событиям на современном этапе развития биологии связан с ростом фактической информации о сложности и многообразии биологических систем и с расширением инструментальных возможностей исследований. Одной из интригующих симбиотических систем является взаимоотношение *Artropoda* (и некоторых *Nematoda*) — *Wolbachia*. *Wolbachia* принадлежит к классу Alpha Proteobacteria, семейству Rickettsiaceae. По современным оценкам, от 20% до 70% видов насекомых инфицировано этой бактерией. Таким образом, *Wolbachia* представляется одним из наиболее широко распространенных эндосимбионтов в биосфере.

Передается бактерия вертикально — в ряду поколений хозяина от самки к потомству, трансвариально. Известно, что *Wolbachia* способна модифицировать репродуктивную функцию хозяина. В зависимости от вида хозяина и штамма бактерии их взаимоотношения могут характеризоваться разной степенью паразитизма, комменсализма и мутуализма. Несмотря на интенсивное изучение различных симбиотических систем с участием *Wolbachia*, остается много открытых вопросов. Во многих случаях не удается объяснить столь широкую распространенность *Wolbachia* в популяциях разных видов хозяев. Неясны молекулярные механизмы, лежащие в основе репродуктивных аномалий, а также генетические события, опосредующие факты мутуализма. Вызывает серьезное затруднение построение непротиворечивой классификации различных штаммов *Wolbachia* при обнаружении фактов горизонтального переноса эндосимбионта и взаимосвязи между *Wolbachia* у разных хозяев посредством бактериофагов.

Для популяций *Drosophila melanogaster* на основе молекулярных данных показано монофилитичное происхождение *Wolbachia*. Не удавалось выявить дивергировавшие штаммы на основе полиморфизма нуклеотидной последовательности эндосимбионта. Также не удавалось установить корреляцию между гаплотипом митохондриальной ДНК и присутствием/отсутствием *Wolbachia*. В последнее время предложено разделение пяти генотипов *Wolbachia*, обнаруживаемых у *Drosophila melanogaster*, с помощью пяти полиморфных маркеров: встройки в два локуса транспозона IS5, различия в повторенности двух минисателлитных мотивов и одной протяженной инверсии. Мы попытались оценить разнообразие мтДНК *Drosophila melanogaster* среди линий, инфицированных наиболее распространенными в популяциях мира генотипами *Wolbachia* — *wMel*, *wMelCS* и *wMelCS2*. Определялась нуклеотидная

последовательность участка гена цитохромоксидазы первой субъединицы и полная последовательность гена АТФазы шестой субъединицы. В результате анализа полиморфных сайтов мтДНК удалось установить нуклеотидный полиморфизм, согласующийся с дивергенцией генотипов *Wolbachia*, и выделить две клады, соответствующие сопряженному наследованию генотипов *Wolbachia wMel* и *wMelCS/wMelCS2*.

Факт установления сопряженного наследования и изменений митохондриального генома модельного генетического объекта *Drosophila melanogaster* и эндосимбиотической бактерии *Wolbachia* открывает новые возможности в исследовании сложной биологической роли бактерии в эволюции *Drosophila melanogaster* и в разработке теоретических представлений коэволюционных процессов.

Молекулярные механизмы возникновения и эволюции В-хромосом саранчовых *Podisma sapporensis* и *P. kanoi*.

Карамышева Т.В., Рубцов Н.Б.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск 630090, Россия
e-mail: kary@bionet.nsc.ru, rubt@bionet.nsc.ru

В последние годы дополнительные или В-хромосомы были описаны у многих видов животных и растений. Большая часть того, что мы знаем о В-хромосомах, об их происхождении, генетическом составе и молекулярной организации, ограничена результатами цитогенетических исследований, проведенных на В-хромосомах ржи, кукурузы и нескольких видов саранчовых. Наиболее характерными чертами В-хромосом является их внутри- и межпопуляционный полиморфизм, необязательность присутствия в кариотипе, варьирование числа и морфологии, обогащенность повторенными последовательностями. Однако, несмотря на многочисленные исследования, В-хромосомы остаются одним из самых загадочных элементов генома, и их изучение до сих пор остается затруднительным.

В данной работе предлагаются результаты молекулярно-цитогенетического анализа В-хромосом двух видов саранчовых *Podisma sapporensis* и *P. kanoi* (Япония). В исследованных популяциях нами были обнаружены несколько морфотипов В-хромосом и дополнительных хромосомных плеч, различающихся формой, размерами, соотношением эухроматиновых и гетерохроматиновых районов, частотой встречаемости в популяциях.

Для сравнительного анализа В-хромосом двух видов рода *Podisma* методом микродиссекции были получены ДНК-библиотеки В-хромосом этих видов и проведена гетерологичная кросс-гибридизация ДНК-проб В-хромосом *P. kanoi* и *P. sapporensis* с хромосомами этих видов. Проведено клонирование и секвенирование фрагментов ДНК из ДНК библиотеки В-хромосомы *P. kanoi*.

Показано, что клонированные последовательности имеют АТ-богатый состав, обогащены повторенными последовательностями, представленными в виде кластеров. Поиск гомологичных последовательностей по базам данных выявил гомологию клонированных фрагментов В хромосомы *P. kanoi* с *Locusta migratoria*, с экзоном 8 белка тирозина *Rattus norvegicus* и суб- и теломерным районом *Bombyx mori* и *Plasmodium falciparum*.

Показано, что молекулярный состав В-хромосомы саппорской кобылки *Podisma sapporensis* отличается от В-хромосомы *Podisma kanoi* и наряду с гетерохроматиновыми районами содержат эухроматиновые районы, что отличает их от практически всех описанных к настоящему времени В-хромосом животных.

Нами получены новые данные о независимом происхождении и эволюции В хромосом двух близкородственных видов *P. sapporensis* и *P. kanoi*, предложен новый механизм их формирования.

Работа поддержана грантом Программы фундаментальных исследований Президиума РАН: «Биоразнообразие и динамика генофондов растений, животных и человека» и РФФИ, грант 05-04-48230.

Мейоз у самцов тетраплоидной формы щиповок *Cobitis* из клонально-бисексуального комплекса р. Москвы

Левенкова Е.С., Васильев В.П.

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

Щиповки (сем. вьюновых — Cobitidae) — некрупные рыбки, обычные обитатели рек и водоемов Евразии. У щиповок рода *Cobitis* из европейской части континента обнаружены, наряду с двуполыми диплоидными видами, клональные формы, представленные, как правило, триплодными самками (Васильев, 1981, 1985; Boron, 1992; Rab, Slavik, 1996). Поскольку такие однополые клоны размножаются путем гиногенеза (то есть для стимуляции развития яйцеклеток нужна сперма), они существуют только в комплексе с одним или двумя близкими бисексуальными видами. Так, комплекс щиповок *Cobitis* из бассейна р. Волги (р. Москва, Ока и Сура) включает триплоидную форму ($3n=74$), которая составляет более половины всех отловленных особей; два двуполых вида — *C. taenia* ($2n=48$) и *C. melanoleuca* ($2n=50$); а также две тетраплоидные формы, которые возникают de novo в каждом поколении щиповок (Васильев и др., 1991; Vasil'ev et al., 2003). В кариотипе триплоидной формы выделяют гаплоидный набор хромосом *C. taenia* ($n=24$) и 50 хромосом одного или двух неизвестных видов. Участие вида, близкого к современному *C. taenia*, в происхождении клональной триплоидной формы подтверждено

анализом ядерного и митохондриального геномов (Осинов и др., 1983; Васильев, в печати).

Тетраплоидные формы в комплексе щиповок р. Москвы возникают как результат гибридизации, когда при нарушении гиногенеза происходит истинное оплодотворение триплоидной самки самцом *C. taenia* или *C. melanoleuca*. Доля тетраплоидов в уловах составляет до 34% (Васильев, 1985), что соответствует частоте формирования мужского пронуклеоса при оплодотворении яиц у триплоидных щиповок (Saat, 1991). Тетраплоиды, возникшие при скрещивании клональной формы и *C. melanoleuca*, представлены только самками ($3n+25$), при скрещивании триплоидных самок и *C. taenia* — самками и самцами ($3n+24$). Тетраплоидные самки обеих форм, как и клональная родительская форма, способны к гиногенетическому размножению (Васильев, 1985), однако у них снижена плодовитость, у некоторых особей оогенез заблокирован на стадии профазы мейоза (Lees, Saat, 2003). При исследовании репродуктивной способности тетраплоидных самцов отмечали недоразвитие и аномалии семенников, иногда — наличие соединительной ткани в их протоках и отсутствие генеративных клеток, нарушение подвижности и дефекты сперматозоидов, несбалансированный мейоз (Васильев, 1985; Vasil'ev et al., 2003). Мы изучали разные стадии мейоза у тетраплоидных самцов.

Из 36 щиповок *Cobitis*, отловленных в августе 2004 году в реках Ока и Москва, тетраплоидными оказались 5 особей (2 самки и 3 самца), что составляет 11% от всего улова. У одного из самцов визуальнo не удалось обнаружить гонады, у двух других гонады присутствовали. На мейотических препаратах у одного из них выявили сперматоциты на стадии диакинез. Сходное количество тетраплоидов (до 20%) по отношению ко всему улову щиповок отмечено и в 2003 году. На некоторых мейотических препаратах, приготовленных из гонад тетраплоидных самцов, выявили только мелкие клетки, мейоциты отсутствовали. На препаратах, сделанных из семенников других самцов, присутствовали клетки на разных стадиях мейоза, однако часть из них были аномальными. Так, в сперматоцитах на стадии пахитены хромосомные элементы были ассоциированы. Ассоциации разных элементов выявляли и на стадии диплотены. По-видимому, большинство из них, но не все, распались до стадии диакинез-метафаза I, в таких клетках в основном были сформированы биваленты, однако присутствовали тетра- и мультиваленты. Во многих мейоцитах у тетраплоидных самцов хромосомные элементы были более сжатыми, компактными, чем в клетках у самцов бисексуальных видов. Такая аномальная упаковка хроматина характерна для сперматоцитов гибридов от межвидовых скрещиваний и косвенно свидетельствует о трудности совместимости работы мейотических генов, полученных от разных родителей (Левенкова, 2001).

Итак, у тетраплоидных самцов выявлена разная степень нарушений сперматогенеза — от полного отсутствия гонад до формирования сперматозоидов у некоторых особей. Вероятно, при неполной совместимости

геномов, обусловленной генетической дифференциацией исходных форм, у этих самцов на ход мейоза влияют даже индивидуальные различия в сочетании генетических факторов.

Отметим, что у щиповок *Cobitis* мужской пол — гетерогаметный (Васильев, 1995), это может осложнять созревание гибридных самцов. Вероятно, тот факт, что при скрещивании триплоидов с *C. melanoleuca* в основном рождаются самки, а с *C. taenia* — самки и самцы, — свидетельствует о большей филогенетической близости клональной формы с последним видом и подтверждает его участие в происхождение триплоидов. Однако затем, в ходе эволюции у *C. taenia* и триплоидной формы могли накопиться генные различия, которые затрудняют совместное функционирование их генов в геномах тетраплоидных особей. Таким образом, несмотря на то, что у некоторых тетраплоидных самцов сперматогенез идет до созревания сперматозоидов, а самки способны к гиногенетическому размножению, невозможно предполагать восстановление бисексуальности у тетраплоидов или образование новых форм у щиповок *Cobitis* из р. Москвы.

Молекулярные подходы для исследования роли комбинативной изменчивости и дивергенции популяций в микроэволюции фитопатогенных грибов

¹Малеева Ю.В., ²Сколотнева Е.С., ²Лекомцева С.Н.

¹Биологический факультет МГУ, кафедра молекулярной биологии,
Москва 119992, Россия

²Биологический факультет МГУ, кафедра микологии и альгологии,
Москва 119992, Россия

e-mail: julia@protein.bio.msu.ru

Анализ динамики молекулярного полиморфизма (например, RAPD, ITS, IGS, mtDNA RFLP, а также белковые маркеры — фосфоглюкоизо-мераза, пептидаза и малатдегидрогеназа) в комплексе с физиологическими характеристиками в популяциях фитопатогенных грибов позволяет выявлять характер и определять направление микроэволюционных процессов у этих паразитов, характеризующихся слабой внутривидовой изменчивостью по морфологическим признакам.

В качестве модельных объектов использовали системы «паразит-хозяин» на примере оомицета *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, у которого половая и бесполовая стадии проходят как на картофеле, так и на томатах, а также базидиомицета *Puccinia graminis* Pers., половая стадия которого проходит на барбарисе, а бесполовая — на культурных и диких злаках. Зимуют эти фитопатогены как в виде толстостенных покоящихся спор, так и в виде мицелия

в клубнях картофеля (*P. infestans*) и дикорастущих злаках (*P. graminis*). Многолетние системы мониторинга, существующие в разных странах, позволяют проводить сравнительный анализ данных из разных регионов.

Наши данные по RAPD (Малеева и др., 2000) и mtDNA RFLP анализу, фосфоглюкоизомеразе и пептидазе (Малеева и др., 1999) позволили зафиксировать перестройку популяций возбудителя фитофтороза на территории России в 90-е годы, когда «старый» агамный штамм с Ib гаплотипом mtDNA стал вытесняться «новыми» с Ia и Pa гаплотипами. Причем, хотя выборки с томатов и картофеля отличались по частотам генотипов и корреляции признаков, показано существование смешанной части популяции, достаточно хорошо адаптированной к обоим растениям-хозяевам. Если «старый» штамм не скрещивался с «новыми» (возможно, из-за разницы в плоидности ядер), то «размывание» специализации у «новых» штаммов можно объяснить комбинативной изменчивостью в результате полового процесса, происходящего, как было показано для российских популяций (Смирнов, Еланский, 1999; Смирнов, 2001, 2003), в тканях обоих растений, но особенно активного в плодах томатов.

Исследование генетической изменчивости изолятов *P. graminis* по вирулентности, RAPD, ITS (Малеева и др., 2005), а также малатдегидрогеназе (Сколотнева и др., 2006) и IGS маркерам выявили довольно сильную дивергенцию популяций паразита на растениях-хозяевах. Причем, как и для *Pinus sylvestris* L. (Животовский, Духарев, 1985), здесь можно выделить две фазы формирования комбинативной изменчивости: фазу расширения (восстановление всех возможных комбинаций аллелей) на барбарисе и фазу сжатия под действием отбора против определенных аллельных комбинаций при образовании группировок на различных злаках, которая поддерживается в бесполой генерации гриба.

Таким образом, данные по молекулярному полиморфизму в комплексе с физиолого-биохимическими характеристиками гриба позволяют выявлять особенности микроэволюционных процессов у фитопатогенов, такие, как структура популяций, механизмы ее формирования, источники инфекции и пути миграций.

Работа поддержана грантами РФФИ, Английского Королевского Общества и Европейского Научного Фонда.

**Генетическая структура природных популяций редкого
реликтового вида *Aristolochia manshuriensis* (Aristolochiaceae)**

Наконечная О.В., Корень О.Г., Холина А.Б., Журавлев Ю.Н.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: markelova@biosoil.ru

Кирказон маньчжурский (*Aristolochia manshuriensis* Kom.) — это реликтовая древесная лиана, эндемик Маньчжурского флористического района. *A. manshuriensis* — редкий вид, занесенный в Красную книгу РСФСР. Ареал вида ограничен (Северная Корея, северо-восток Китая, юго-запад Приморского края). Известные местонахождения в пределах Приморья: бассейны рек Нежинка, Ананьевка, Борисовка.

Генетического описания популяций *A. manshuriensis*, также как и популяций других представителей сем. *Aristolochiaceae*, до сих пор не приведено. Ранее нами при использовании аллозимного метода были подобраны маркеры и описаны популяционно-генетические параметры вида *A. manshuriensis* на территории России. Поскольку кирказон маньчжурский произрастает плотными монодоминантными группами (субпопуляциями), каждая из которых сокращается под антропогенным воздействием, важно выявить его популяционно-генетическую структуру для разработки стратегии сохранения его популяций. Цель настоящей работы — описание популяционно-генетической структуры *A. manshuriensis* с использованием аллозимных маркеров.

Были собраны образцы листьев растений в 13 выборках из трех природных популяций. Для электрофоретического анализа использовали пять полиморфных локусов: *Acp-2*, *Gpt*, *Gpi-2*, *Pgm*, *Fe-2*. Изученные выборки *A. manshuriensis* отличаются по частотам встречаемости аллелей. Статистически значимые различия в частотах аллелей между выборками обнаружены во всех популяциях по разным локусам и по виду в целом.

Распределение изменчивости внутри популяций было изучено с помощью F-статистик Райта. Анализ внутрипопуляционной структуры выявил избыток гетерозигот в выборках ($F_{IT} = -0,0277, -0,0842, -0,0620$ в трех популяциях) на фоне небольшого дефицита гетерозигот относительно вида в целом ($F_{ST} = 2,7\%$). Это может быть следствием эффекта Валунда, когда подразделенность популяции на отдельные скрещивающиеся группы эквивалентна наличию инбридинга во всей популяции. Такой подразделенности способствуют сложности при осуществлении перекрестного опыления *A. manshuriensis*, связанные с составом и активностью мух-опылителей (Наконечная и др., 2005). Кроме того, важную роль играет обмен генами между выборками. Рассчитанные для каждой популяции *A. manshuriensis* из показателя F_{ST} величины генного потока (N_{Em}) между выборками составляют 1,82, 4,08 и 6,10 мигранта на поколение в популяциях р. Нежинка, р. Ананьевка и р. Малая Борисовка,

соответственно. Очевидно, что поток генов недостаточно высок, чтобы предотвратить последствия генетического дрейфа, особенно в популяции р. Нежинка.

Снижение интенсивности потока генов между выборками в подразделенной популяции ведет к усилению стохастических процессов, особенно при сокращении эффективного размера популяций. Для кирказона маньчжурского сокращение репродуктивных особей, следовательно, и эффективного размера популяций наблюдается в последние годы в связи с увеличением антропогенных нагрузок. Возможное влияние дрейфа генов, связанное с недавним сокращением численности, на структуру популяций *A. manshuriensis*, было изучено с помощью программы «Bottleneck». Два из трех тестов, а также качественный показатель, отразили смещение от состояния равновесия в популяциях р. Нежинка и р. Ананьевка, действие антропогенного фактора в которых наиболее сильно, демонстрируя генетические последствия сокращения численности. Только в популяции р. Малая Борисовка обмен генами способен, видимо, предотвратить неблагоприятные последствия генетического дрейфа.

Степень дифференциации популяций кирказона маньчжурского была изучена с помощью анализа показателей дистанции Неи D_N (1978). При анализе генетической близости выборок оказалось, что наиболее близки между собой выборки из популяции р. М. Борисовка (0,0089), тогда как выборки двух других популяций характеризуются более высокими значениями D_N (0,0200 для Нежинки и 0,0176 для Ананьевки). Низкая дифференциация самих популяций и генетическая близость некоторых выборок из разных популяций показывает общность генофонда во всех популяциях и их относительно недавнее разделение.

Таким образом, реликтовые популяции *A. manshuriensis* характеризуются невысоким уровнем генетического разнообразия в пределах ареала вида на территории России. Популяционно-генетический анализ выявил выраженную субпопуляционную структуру вида. Анализ генетических взаимоотношений выборок позволяет предположить, что основной вклад в формирование популяционно-генетической структуры вида вносит генетический дрейф, связанный с сокращением репродуктивного и эффективного размера популяций, в том числе обусловленный интенсивным антропогенным воздействием. С одной стороны, система субпопуляций, связанных потоком генов, позволяет виду оставаться генетически более устойчивым в последовательных поколениях, чем неструктурированная популяция, что особенно важно для выживания редкого вида. С другой стороны, при наличии подобной структуры исчезновение даже одной субпопуляции может драматически сказаться на генетическом разнообразии и выживаемости всей популяции. В подразделенных популяциях, которыми представлен *A. manshuriensis*, действуют разрозненные микроэволюционные процессы: усиливается влияние инбридинга и дрейфа генов, эффективно противостоять их неблагоприятным последствиям может только достаточно интенсивный поток

генов, который наблюдается только в популяции р. Малой Борисовки. В двух других популяциях выборки чётче подразделены, наблюдаемая «пятнистая» структура популяций более выражена, а поток генов между «пятнами» все более ослабевает.

Биаллельный полиморфизм M129V-гена прионowego белка человека PRNP

Чубукова О.В., Никоноров Ю.М., Мустафина О.Е., Чемерис А.В.

Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, Уфа 450054, Россия
e-mail: nikonorov@anrb.ru

Прионы представляют собой беспрецедентный класс инфекционных агентов, не содержащих нуклеиновых кислот и состоящих только из измененных белковых молекул хозяина. Доказано, что патогенные прионы, способные к трансмиссии, являются мутантными изоформами клеточных белков. К настоящему времени установлено более 25 различных мутаций гена PrP человека, связанных с прионовыми болезнями, наиболее известными из которых являются болезнь Крейтцфельда-Якоба (БКЯ), синдром Херцмана-Штройссера и синдром «фатальной семейной бессонницы» (Prusiner, 1998).

Протеин-прион (PrP^{Sc}) представляет собой сиалогликопротеид с молекулярной массой 33—35 kDa, кодируемый единственным геном протяженностью около 16 т.п.н., состоящий из двух экзонов и расположенный у человека в дистальном участке короткого плеча 20-й хромосомы (Lee et al., 1998). PrP^{Sc} входит в состав наружных клеточных мембран, связан с внешней поверхностью клеток якорем гликолипида и участвует в эндоцитозе и катаболизме клеток. Наиболее высокая концентрация PrP^{Sc} выявлена в нейронах, но его могут синтезировать и другие клетки организма. Роль клеточного белка PrP^C в организме здоровых индивидуумов в полной мере не установлена, однако известно, что он необходим для осуществления нормальной синаптической функции. Предполагается, что прионовый белок принимает участие в межклеточном узнавании и клеточной активации, а поскольку прионовые болезни сходны по своим характеристикам с геронтологическими, то возможной его функцией является подавление возрастных процессов.

Прионизация клеточного белка (PrP^C), или превращение в инфекционную форму (PrP^{Sc}), сопровождается изменением характера укладки его полипептидной цепи. Наиболее примечательным является увеличение представленности β -слоев и уменьшение количества α -спиралей. Сходные явления наблюдаются и при неинфекционных процессах амилоидоза, сопровождающего такие заболевания, как паркинсонизм, болезнь Альцгеймера, хорея Хантингтона. Первичная структура белка в большой степени определяет скорость его прионизации, поэтому наличие полиморфизма в некоторых

положениях полипептидной цепи может иметь критическое значение. Наиболее изученным к настоящему времени является полиморфизм в положении 129 A→G, приводящий к замене Met на Val. Существует положительная корреляция между гомозиготностью в этом положении и риском заболевания БКЯ (Alperovich et al., 2006). Показано, что частота аллеля A в западно-европейских популяциях составляет 0,62—0,70, а в восточно-азиатских 0,96—0,98 (Bratosiewicz et al., 2001). В ряде работ, направленных на исследование этого полиморфизма, активно обсуждается возможная его связь с риском развития неврологических заболеваний (Li et al., 2005; Tsai et al., 2001; Scholz et al., 2006). Особое значение эти исследования приобретают в связи с наличием прогнозов на увеличение распространенности этих заболеваний, стимулируемой быстрыми темпами урбанизации и глобальными климатическими изменениями.

Целью нашей работы являлось изучение распределения генотипов и аллелей полиморфизма M129V PRNP (dbSNP rs#cluster id: 1799990) у русских, проживающих на территории Республики Башкортостан, а также установление возможной взаимосвязи данного полиморфизма с риском развития заболевания рассеянным склерозом (РС).

В работе проанализирована группа больных РС (русские — 120 человек: 37 мужчин, 83 женщины) в возрасте от 25 до 74 лет, а также 209 практически здоровых жителей Башкортостана (русские — 209 человек: 93 мужчины, 116 женщин).

Наличие точечковой мутации +385A→G определяли с помощью модификации метода аллель-специфической ПЦР с использованием эффекта дискриминации 3'-концевого нуклеотида (Патрушев, 2004). Соответствие наблюдаемых распределений частот генотипов распределениям, теоретически ожидаемым по закону Харди-Вайнберга, оценивали по критерию χ^2 . Парное сравнение частот аллелей и генотипов проводили с использованием точного двухстороннего теста Фишера (Животовский, 1991).

Наблюдаемое распределение частот аллелей в контрольной группе (A=71,53±2,21% и G=28,47±2,21%) и в группе больных РС (A=66,25±3,1% и G=33,75±3,1%) не позволяет сделать вывод о наличии статистически значимых различий в данных выборках, хотя и можно отметить повышенную представленность гомозигот Val\Val в группе больных РС. Сравнение полученных результатов с опубликованными данными показало, что по распределению частот генотипов полиморфного локуса M129V гена PRNP русские Башкортостана не отличаются от представителей ряда европейских популяций, таких, как словаки ($\chi^2=0,765$, P=0,686), немцы ($\chi^2=3,319$, P=0,192), австрийцы ($\chi^2=2,601$, P=0,267) (Zimmermann et al., 1999; Nurmi et al., 2003; Rujescu et al., 2003). Однако распределение частот генотипов в изученном локусе статистически значимо отличается от восточно-азиатских и некоторых западно-европейских популяций (так, в Японии частота генотипа AA гена PRNP составила 92% ($\chi^2=73,12$, p=0,000), а в Ирландии 34% ($\chi^2=11,16$ p=0,0032)) (Doh-Ura et al., 1991; Nurmi et al., 2003).

**Популяции байкальских эндемичных гастропод
Baicalia carinata (Mollusca: Caenogastropoda)
и их эволюционные связи с сестринскими видами**

Перетолчина Т.Е., Щербаков Д.Ю.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия

Вид *Baicalia carinata* (Dybowski, 1875) относится к эндемичному семейству брюхоногих моллюсков Baicaliidae, населяющему озеро Байкал. Наличие внутривидовой изменчивости (разнообразие формы и скульптуры раковины) и переходных форм со сглаженными морфологическими признаками серьезно затрудняет видовую идентификацию и систематику этой группы.

Данная работа посвящена изучению филогенетических взаимоотношений *Baicalia carinata* с сестринскими видами и определению популяционно-генетической структуры этого вида из различных районов озера. Подобные работы для беспозвоночных проводились при исследовании японских наземных моллюсков и байкальских гаммарусов.

Нуклеотидные последовательности фрагмента митохондриального гена CO1 длиной 588 пн определены для 114 представителей *B. carinata*, собранных из 25 районов озера Байкал, и для 16 представителей близкородственных видов *B. carinato-costata*, *B. carinata rugosa*, *Baicalia turriiformis* и *B. dybowskiana*. Последовательности частично депонированы в GenBank, номера доступа DQ436347 — DQ436441. Генетический полиморфизм исследованных нуклеотидных последовательностей фолмеровского фрагмента колеблется от 0—4,3% замен внутри вида *B. carinata* до 6,8% замен между сестринскими видами, среднее число замен — 3,5%.

Нуклеотидные последовательности фрагмента ITS1 ядерной ДНК длиной 360 пн определены для 95 представителей *B. carinata* и 10 представителей близкородственных видов: *B. carinato-costata*, *B. turriiformis*, *B. carinata rugosa*, *B. dybowskiana*. Среднее число замен между последовательностями *B. carinata* около 2%.

Наблюдаемый уровень генетического полиморфизма свидетельствует о том, что даже некодирующие гены ядерной ДНК эволюционируют с той же скоростью или медленнее, чем кодирующие гены митохондриальной ДНК, что согласуется с литературными данными.

На основе полученных последовательностей построили филогенетические древа методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood).

Анализ филогенетического древа, построенного на основе последовательностей CO1, показал, что *B. carinata* распадается на две клады, соответствующие северо-западной и северо-восточной популяциям. Кроме того, *B. rugosa*, который описан как подвид *B. carinata*, также образует самостоятельную кладу, принадлежащую северо-западной популяции.

На филогенетическом древе по ядерной ДНК *B. carinata* не формируют четко выраженных географических клад. Следует обратить внимание, что *B. rugosa* и *B. dybowskiana* образуют самостоятельные клады и стоят достаточно далеко от *B. carinata*, в отличие от митохондриального древа, на котором ругозы и другие сестринские виды, фактически не отделяются от каринат. То есть, несмотря на то, что ядерный геном эволюционирует в целом гораздо медленнее митохондриального, встречаются отдельные случаи, когда наблюдаемый уровень полиморфизма в ядерной ДНК оказывается выше, чем в митохондриальной.

Это можно объяснить эффектом «митохондриального подметания». Он заключается в том, что если в любом митохондриальном гене происходит благоприятная мутация, то гаплотип, несущий эту мутацию, получает преимущество и очень быстро становится преобладающим в популяции, вытесняя другие гаплотипы. Обязательным условием возможности такого «подметания» является отсутствие рекомбинации. Результатом станет снижение уровня наблюдаемого генетического полиморфизма митохондриальной ДНК, тогда как уровень генетического полиморфизма в ядерной ДНК останется прежним.

Таким образом, можно предположить, что появлению форм *B. rugosa* и *B. dybowskiana* способствовали какие-то благоприятные мутации, связанные с изменением образа жизни и произошедшие именно в митохондриальном геноме. Как следствие, снизился уровень генетического полиморфизма мтДНК, а полиморфизм ядерного генома остался прежним, что объясняет различное положение *B. rugosa* и *B. dybowskiana* на ядерном и митохондриальном филогенетических древах.

В результате проведенной работы впервые подробно исследована популяционная структура эндемичного байкальского вида *B. carinata* с помощью методов молекулярного анализа. Установлено внутривидовое подразделение вида на две популяции: Западную и Юго-Восточную. Проведено сравнение между двумя молекулярно-филогенетическими маркерами (митохондриальным геном COI и фрагментом некодирующей ядерной ДНК ITS1) по относительной скорости эволюции (скорости накопления замен).

**Молекулярная эволюция рДНК амурского осетра
Acipenser schrenckii и калуги *Huso dauricus*: данные частичного
секвенирования гена 18S рРНК**

¹Рожкован К.В., ¹Челомина Г.Н., ²Иванов С.А.

¹Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022

²Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского
рыбохозяйственного центра, Хабаровск 680028, Россия
e-mail: chelomina@ibss.dvo.ru, amursturgeon@mail.ru

Гены ядерных рРНК являются удобным молекулярным маркером для филогенетических исследований эукариот на разных таксономических уровнях, т.к. большинство мутаций рДНК быстро фиксируются внутри популяции или вида в процессе дифференциации. Кроме переменных участков, последовательности имеют консервативные области, необходимые для универсальных праймеров и выравнивания. Интенсивное исследование этих маркеров обнаружило, что у небольшого числа организмов регистрируются 2—3 варианта ядерного гена 18S рРНК. Открытие множественных аллелей этого гена у североамериканских осетровых рыб (род *Acipenser*) оказалось еще более неожиданным. В настоящее время не существует четкого объяснения данного феномена, а также его отсутствия у ближайших филогенетических родственников осетров, таких, как веслоносы (род *Polyodon*). Среди возможных причин чаще всего приводят полиплоидию; бесспорным остается лишь то, что механизмы согласованной эволюции последовательностей рДНК в геномах осетровых рыб не смогли реализоваться.

Цель нашей работы состояла в исследовании разнообразия рДНК у двух видов осетровых рыб Амура, амурского осетра *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 и калуги *Huso dauricus* Georgi, 1775, что необходимо для выяснения механизмов согласованной эволюции ядерных генов рРНК и оценки широты распространения феномена множественного аллелизма этих генов среди осетровых рыб. Для этого последовательности гена ядерной 18S рРНК амплифицировали с использованием смеси ферментов *Taq* и *Pfu*, PCR-продукты лигировали в вектор pTZ57R/T и клонировали. Продукты индивидуальных клонов секвенировали с помощью циклической реакции на автоматическом лазерном секвенаторе ABI PRISM 310 (БПИ ДВО РАН). Полученные результаты объединяли с имеющимися данными из GenBank (по *A. fulvescens*, *A. brevirostrum*, *A. ruthenus* и *A. sturio*) и обрабатывали с помощью статистических программ (MEGA, Arlequin).

Всего нами получено 60 клонов с 486 пн вставкой гена ядерной 18S рРНК. Максимальное количество клонов и разных вариантов последовательностей от одной особи составило 30 и 12 соответственно, что указывает на возможность наличия в исследованных геномах большого числа вариантов рДНК. Для оценки

вариабельности нуклеотидных последовательностей учитывали все типы замен, инсерции и делеции. Выявлено 58 вариабельных сайтов, 15 из которых являются парсимоний-информативными. Для последовательностей обоих видов осетров Амура основным типом замен были транзиции С-Т, что согласуется с данными по *A. fulvescens*.

Среди 22 клонов амурского осетра обнаружено 11 вариантов гена ядерной 18S рРНК, имеющих различия по 21 замене и 1 делеции. Из 38 клонов калуги выделено 13 вариантов последовательности рДНК, различающихся по 14 заменам и 11 делециям. Уровень изменчивости различных вариантов последовательности рДНК у анализируемых видов практически не отличался и варьировал в широком диапазоне: 0,2—3,7% у *Acipenser schrenckii* и 0,2—3,5% у *Huso dauricus*. Хотя верхний предел достаточно высок, он ниже межвидовых различий *Acipenseriformes* (примерно 5%) и почти такой, как у *A. fulvescens* (4%).

Филогенетический анализ (минимальное спениговое древо MS, NJ древо), выполненный для шести видов осетровых рыб, распределил все последовательности рДНК в два кластера с 3 основными аллельными вариантами (А, В и С). Различия варианта А с вариантами В (1,9%) и С (1,5%) существенно выше различий между вариантами В и С (0,4%). Количество мутационных шагов между двумя разными вариантами последовательностей на MS реконструкции варьировало от 1 до 15. Вариант А, составляющий основу первого кластера (32% проанализированных последовательностей), включал 12 последовательностей *A. schrenckii*, 11 — *H. dauricus*, 1 — *A. sturio* и функциональные гены *A. fulvescens*. Следовательно, не менее 40% последовательностей рДНК осетров Амура могут быть копиями функционального гена 18S рРНК. Варианты В и С являются центральными во втором кластере; они объединяют 12% и 7% от общего числа последовательностей соответственно, причем первый из них представляет рДНК только амурских видов осетров, а второй — североамериканских. Поскольку (согласно литературным данным) во второй кластер входят некодирующие последовательности *A. fulvescens* и *A. brevirostrum*, можно предположить, что рДНК осетров Амура, входящая в этот кластер, также представлены нефункциональными генами.

Таким образом, в геномах осетровых рыб Амура обнаруживается внутривидовая и внутрииндивидуальная изменчивость генов 18S рРНК. Хотя эти особенности осетров не позволяют использовать рДНК для филогенетических исследований внутри *Acipenseriformes*, полученные данные могут быть использованы в анализе особенностей молекулярной эволюции этой древней группы рыб, названной «живыми ископаемыми».

Дивергенция корюшковых рыб (сем. *Osmeridae*) северо-востока России по данным генетического и морфологического анализов

¹Скурихина Л.А., ¹Олейник А.Г., ¹Фролов С.В., ²Черешнев И.А.

¹Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

²Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан 685031, Россия

e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru, ichtiolog@ibpn.kolyma.ru

В водоемах азиатского побережья России и в прибрежных водах северо-западной части Тихого океана обитают представители наиболее массовых родов семейства *Osmeridae* — *Osmerus*, *Hypomesus* и *Mallotus*, представленные морскими, анадромными и жилыми формами. Если вопрос, касающийся видового состава родов корюшковых рыб, к настоящему времени можно считать практически решенным, то объем самого семейства *Osmeridae* и входящих в него подсемейств и родов остается предметом острых дискуссий, в которых исследователи, используя разные подходы, выдвигают порой противоположные мнения (McAllister, 1963; Клюканов, 1970, 1975; Begle, 1971; Nelson, 1994; Johnson, Patterson, 1996; Fu et al., 2005). Скорее всего, это обусловлено различной методологией и разрешающей способностью применяемых методов для установления родственных отношений и ранга рассматриваемых таксонов. Во всех предлагаемых данными авторами таксономических системах род *Mallotus* занимает наиболее спорное положение, что, по-видимому, свидетельствует о его не установленных окончательно филогенетических отношениях с другими родами корюшковых рыб. Это определило наш интерес к исследованию корюшковых рыб дальневосточных морей России с использованием при этом одновременно трех методических подходов: анализ митохондриальной ДНК, анализ структуры кариотипа и сравнение внешней морфологии, остеологии и анатомии.

Нами были исследованы полиморфизм митохондриальной ДНК с помощью PCR-RFLP анализа и кариотипы у пяти видов корюшковых рыб: *Hypomesus japonicus*, *H. nipponensis*, *H. olidus*, *Osmerus mordax dentex* и *Mallotus villosus catervarius*.

С использованием 11 рестриктаз проанализированы три участка мтДНК — ND5/ND6, Cyt b/D-loop и A8/A6/COIII/ND3, — амплифицированных в полимеразной цепной реакции, что составляет в сумме более 50% митохондриального генома. Определены уровни гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, получены оценки внутри- и межвидовой дивергенции корюшковых рыб (Nei, Tajima, 1981; Nei, Miller, 1990). Установлено, что уровень внутривидовой изменчивости мтДНК исследованных видов не превышает 1%. Дивергенция мтДНК в пределах рода *Hypomesus* составила 8,4% между *H. japonicus* и *H. nipponensis* и 10,1% между ними и *H. olidus*. Дивергенция мтДНК между родами более значительна: *Hypomesus* и *Osmerus* — 11,3%, *Hypome-*

sus и *Mallotus* — 14,8%, *Osmerus* и *Mallotus* — 10,2%. Для мойвы *Mallotus villosus catervarius* характерны наиболее высокие темпы эволюции исследованных митохондриальных генов. Несмотря на то, что филум мойвы первым отделился от общего предка семейства *Osmeridae*, вид имеет наиболее дивергировавший среди современных корюшковых рыб геном с большим числом уникальных аутопоморфных признаков.

Кариотипы малоротых корюшек рода *Hypomesus* идентичны по числу хромосом и близки по числу хромосомных плеч (у *H. japonicus* число хромосом $2n$ составляет 56, число хромосомных плеч $NF=76$, у *H. nipponensis* $2n=56$, $NF=78$ у *H. olidus* $2n=56$, $NF=76$). Хотя ряды метацентрических и субметацентрических хромосом в их кариотипах различаются, в сумме число двуплечих хромосом в кариотипах исследованных видов практически одинаково. Очевидно, что все виды рода *Hypomesus* кариологически очень близки. Кариотип зубатой корюшки *Osmerus mordax dentex* ($2n=56$, $NF=70$) заметно отличается от кариотипов малоротых корюшек меньшим числом двуплечих и большим — одноплечих хромосом и, соответственно, меньшим числом хромосомных плеч, но структура их кариотипов схожа. Кариологически мойва *Mallotus villosus catervarius* ($2n=34$, $NF=56$) резко отличается от других представителей семейства. В отличие от малоротых и зубатой корюшек, число хромосом в кариотипе мойвы значительно меньше, при этом в нем преобладают двуплечие хромосомы. Вторичные перетяжки в ряде крупных хромосом позволяют судить о длительной и независимой эволюции кариотипа мойвы, происходившей с участием тандемных транслокаций.

Анализ состояний (полярность) и изменчивость морфологических признаков у видов родов *Hypomesus*, *Osmerus*, *Mallotus* (по собственным и литературным данным), а также родов *Thaleichthys*, *Spirinchus* и *Allosmerus* (по литературным данным) показал, что род *Mallotus* резко отличается от рода *Hypomesus*, а также от видов подсемейств *Osmerinae* и *Thaleichthyinae* (в объеме, принимаемом Клюкановым, 1975). Отличительные признаки рода *Mallotus* объединяются в 2 группы: 1 — уникальные или аутопоморфные, присущие только роду *Mallotus* и отсутствующие у всех других родов подсемейств *Osmerinae* и *Thaleichthyinae*; 2 — мозаичные, которые имеются у рода *Mallotus*, отсутствуют у рода *Hypomesus*, но встречаются у одного или более родов подсемейств *Osmerinae* и *Thaleichthyinae*. По совокупности морфологических отличий в пределах семейства *Osmeridae*, род *Mallotus* должен быть выведен из подсемейства *Hypomesinae* и выделен в самостоятельное подсемейство *Mallotinae*.

Таким образом, проведенное нами исследование корюшковых рыб тремя независимыми методами показывает степень их дивергенции на уровне видов и более высоких таксонов. Изученные виды хорошо группируются в три достаточно обособленные группы: 1 — виды рода *Hypomesus*, 2 — род *Osmerus* и 3 — род *Mallotus*, которым следует придать ранг самостоятельных подсемейств *Hypomesinae*, *Osmerinae*, *Mallotinae*, причем последнее подсемейство наиболее сильно и, по-видимому, раньше других дивергировало, по сравнению с двумя предыдущими, от общего ствола семейства *Osmeridae*.

Особенности микроэволюционных процессов в популяциях уязвимых видов животных

Снегин Э.А.

Белгородский государственный университет, Белгород 308015, Россия
e-mail: snegin@bsu.edu.ru

На протяжении последних двенадцати лет на базе эколого-генетической лаборатории кафедры зоологии и экологии БелГУ проводится комплексная работа по изучению популяционной структуры различных видов беспозвоночных животных, обитающих в условиях лесостепного ландшафта Русской равнины. Основное внимание в рамках этих исследований уделяется видам, популяции которых находятся в угнетенном состоянии. Сами эти виды занесены в «краснокнижные» списки на региональном и федеральном уровне. Проведение подобного рода исследований диктуется рядом обстоятельств. Во-первых, это все возрастающий антропогенный прессинг на естественные сообщества лесостепного ландшафта, который приводит к их явной деградации. Во-вторых, работа по выделению новых особо охраняемых территорий осуществляется нами с обязательной диагностикой состояния популяций с целью оценки их жизнеспособности. В-третьих, в связи с освоением новых промышленных производств на территории региона проводимая комплексная экологическая экспертиза, которая включает анализ популяционных генофондов, что позволяет более объективно оценивать ситуацию и выработать более существенные рекомендации.

Анализ генетической структуры популяций изучаемых видов проводится нами с использованием генетически детерминированных полиморфных морфологических признаков и изоферментных локусов (эстеразы, супер-оксиддисмутазы), а также RAPD- и SSR-маркеров ДНК. Работа проходит на фоне изучения эффективной численности и установления границ популяций изучаемых видов. В качестве объектов взяты наземные моллюски и насекомые.

Основные выводы из полученных результатов сводится к следующему.

Во-первых, изучаемые группы отличаются оригинальностью в отношении частот исследуемых аллелей. Что можно объяснить особенностями лесостепного ландшафта, усиливающего мозаичный характер расселения здесь животных. Уровень генотипической изменчивости в выделенных популяциях также оказался неодинаков. В ряде случаев удалось провести корреляцию между снижением численности и повышением уровня гомозиготности в группах.

Во-вторых, зафиксировано уменьшение аллельного разнообразия в изучаемых популяциях, по сравнению с таковыми из южных и западных областей распространения изучаемых видов, относящихся к Украине и Румынии. С одной стороны, это можно объяснить так называемым эффектом краевой точки ареала. С другой стороны, возможно, это следствие сильного антропогенного прессинга на лесостепные ландшафты, приводящего к

чрезмерному дроблению популяционных ареалов. В результате такой антропогенной инсультации разрываются межпопуляционные связи и возникают полуизолированные или полностью изолированные колонии с небольшим числом особей. Следствием этого является повышение коэффициента инбридинга и увеличение степени гомозиготности в таких популяциях. Подобные явления отмечены нами в колониях, обитающих в интенсивно освоенных промышленных районах.

Безусловно, переход какого-либо аллеля в гомозиготное состояние для особи и популяции может стать физиологически оптимальным, но — для каких-то узких условий среды. А сдвиг этих условий может стать катастрофой в силу уменьшения приспособленности. В этом заключается полезное и одновременно опасное свойство огомозиготирования. Именно это грозит несбалансированным, внезапно сотвораемым «антропогенным» популяциям.

Работа выполнена при поддержке гранта БелГУ № ВКГ 082-07.

Генетическое разнообразие северных природных популяций арабидопсиса (островных и континентальных): RAPD-анализ

Федоренко О.М., Грицких М.В.

Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Петрозаводск 185910, Россия
e-mail: fedorenko@bio.krc.karelia.ru

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. широко используется в качестве модельного генетического объекта, тем не менее, о генетике природных популяций этого вида известно немного. В последнее время наблюдается расширение границ ареала арабидопсиса за счёт продвижения его на север. Территория Карелии принадлежит к зоне крайней северной границы ареала вида. Самые северные популяции обнаружены в Карелии на широте 62°54', в Финляндии — 63°32', в Норвегии — 67°20'. В таких приграничных районах популяции испытывают давление неблагоприятных для вида экологических условий, к которым необходимо адаптироваться, и в результате популяции приобретают свои генетические особенности.

Ранее с использованием аллозимного анализа нами была показана генетическая вариабельность 10-ти континентальных карельских популяций арабидопсиса ($P_{95\%} = 43,7\%$; $H_{obs} = 0,003$) (Федоренко и др., 2001). При этом выявлено значительное генетическое разнообразие природных популяций на северной границе ареала вида, что согласуется с представлениями Левонтина (Левонтин, 1978) о популяционно-генетической структуре краевых популяций. Генетическое разнообразие является основой адаптивных и эволюционных изменений в популяциях, следовательно, это один из важнейших механизмов их устойчивости.

В последнее время для изучения генетического разнообразия популяций широкое распространение получили молекулярно-генетические методы. Они дают более точные и объективные представления о генетической структуре популяций по сравнению с аллозимным анализом. Один из таких методов — метод полимеразной цепной реакции с участием произвольных праймеров (RAPD-анализ) — позволяет выявлять полиморфные состояния в большом числе локусов, сканируя весь геном в целом, а также анализировать и некодирующие последовательности ДНК.

В связи с этим целью настоящего исследования стало выявление особенностей популяционно-генетической структуры *A. thaliana* в северной части ареала его распространения с использованием RAPD-анализа.

В настоящей работе представлены результаты изучения генетического разнообразия двух островных и одной континентальной популяции *A. thaliana*. Изолированные популяции арабидопсиса, произрастающие на островах Онежского озера, представляют собой удобную модель для изучения микроэволюционных процессов и возможных путей адаптивной эволюции. Подобные исследования расширяют представления о значении потока генов в эволюции видов.

В результате исследована вариабельность 82 RAPD-локусов. Выявлено не характерное для самоопыляющихся видов растений высокое генетическое разнообразие ($P_{95\%}=49,5\%$; $H_{exp}=0,177$). Предполагается, что высокий популяционный полиморфизм арабидопсиса в Карелии может быть связан с особенностями условий произрастания в северной части ареала вида. Сравнение средних значений показателей генетического разнообразия в исследованных популяциях, вычисленных с использованием RAPD-маркеров, со значениями этих же показателей, полученных нами ранее с применением аллозимных маркеров, не показало существенных различий, однако RAPD-анализ позволил выявить несколько более высокий уровень полиморфизма. Межпопуляционная дифференциация составила значительную величину ($G_{ST}=0,680$). Это свидетельствует о низком уровне потока генов в изученных популяциях, что позволяет каждой из них изменяться независимо.

Из двух островных популяций закономерности генетической структуры, присущие изолированным популяциям, проявила только одна из них (о. Климецкий), где уровень генетического разнообразия заметно снижен ($P_{95\%}=14,63\%$; $H_{exp}=0,044$). Важными факторами распределения частот аллелей в островных популяциях являются изолированность и случайный дрейф генов. Изолированные популяции более гомозиготны по сравнению с материковыми из-за снижения миграционных процессов. Дрейф генов и, в некоторых случаях, малая численность популяций приводят к формированию уникальных особенностей генофонда таких популяций. Уровень генетического разнообразия второй островной популяции (о-в Радколье) оказался неожиданно высоким ($P_{95\%}=76,83\%$; $H_{exp}=0,263$), что не укладывается в традиционные представления о генетической структуре изолированных популяций. Возможно, её

генетическое разнообразие обусловлено уникальными природными условиями этого острова. Он образован скальным блоком с выходами коренных пород на поверхность и с широким распространением шунгитовых сланцев (Соколов, 1956). Наличие скальных обнажений и шунгитовых пород способствовали своеобразию микроклиматических и почвенных условий этого острова. Флора представлена очень большим числом видов растений — 125, в том числе целым рядом редких для территории Карелии видов (Кузнецов, 1993).

Новый взгляд на роль хромосомной перестройки в видообразовании

Федорова Н.Б.

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

Хромосомные мутации, или перестройки, широко представлены в геномах животных и растений. Несмотря на огромное количество работ по изучению перестроек, их функциональная значимость, известная на сегодняшний день, не высока. Информация о связи хромосомных перестроек с видообразованием противоречива: часть фактов свидетельствует о жесткой связи между образованием перестроек и видообразованием, часть — об отсутствии такой связи. Полученный нами материал позволяет по-новому увидеть связь между видообразованием и хромосомными перестройками.

У *Drosophila melanogaster* получен новый класс мутаций — мутаций регуляторных генов, управляющих онтогенезом (онтогенов; Чадов и др., 2000; Чадов, 2001). Формально-генетически, это — факультативные доминантные летальные мутации. Они проявляют летальное действие у особей одного генотипа и не проявляют у особей другого.

Хромосомные перестройки либо резко снижали, либо полностью снимали летальное проявление мутации. Действие перестроек протекало по типу родительского эффекта: материнского или отцовского. Вне зависимости от присутствия в геноме мутаций онтогенов перестройка выступала как фактор, снижающий фертильность ее обладателя. Полученные данные показывают, что хромосомная перестройка может выступать в роли «спасителя» мутации онтогена, обладающей летальным действием. Снимая летальное проявление, она дает возможность избежать элиминации мутации по такому регуляторному гену, и мутация продолжит циркулировать в популяции.

Последствия пребывания мутации онтогена в геноме драматичны. Опыты показали, что, находясь в гетерозиготном состоянии, мутация в онтогене вызывает переход генома из стабильного состояния в нестабильное. Показателями нестабильности являются: новые мутации, единичные и массовые модификации, образование морфозов, нарушения мейоза, митоза и т.д. (Чадов и др., 2005). Есть вероятность, что результатом такого нестабильного

состояния генома может стать образование нового варианта онтогенеза, иначе говоря, возникновение нового вида.

Таким образом, под прикрытием хромосомной перестройки может идти процесс видообразования. Если возникнет новая программа онтогенеза, первым шагом на пути к формированию нового вида будет закрепление хромосомной перестройки в гомозиготном состоянии.

Предлагаемый сценарий роли хромосомной перестройки в видообразовании неожиданным образом «примирает» факты «за» и «против» роли перестроек в видообразовании. В этом сценарии хромосомная перестройка имеет важное, но не первостепенное значение. А известная схема «хромосомная перестройка → видообразование» меняется на более сложную: «мутация онтогена + хромосомная перестройка → видообразование».

Работа поддержана РФФИ, гранты 04-04-48100 и 06-04-48116, программой президиума РАН «Динамика генофондов животных, растений и человека» и комплексной программой президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм *Oxytropis chankaensis* (Fabaceae)

Холина А.Б., Холин С.К.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: kholina@ibss.dvo.ru

Остролодочник ханкайский *Oxytropis chankaensis* Jurtz. — травянистый многолетник, узколокальный эндем западного побережья оз. Ханка (Приморье), редкий вид, включенный в готовящуюся Красную книгу Приморского края (Перечень..., 2002). Цитологическими методами установлено, что вид является тетраплоидом с $2n=32$ (Гурзенков, 1969), на основе анализа изоферментов показано автотетраплоидное происхождение вида (Холина и др., 2004). *O. chankaensis* характеризуется узкой экологической приуроченностью к открытым пескам, существует в виде небольших популяций. В малых изолированных популяциях редких видов при колебаниях численности проявляются негативные последствия генетического дрейфа, сопровождающиеся общим падением уровня изменчивости. Принято считать, что виды с узким ареалом и небольшим числом особей обладают низким уровнем генетического полиморфизма (Hamrick, Godt, 1989). Целью настоящей работы является исследование морфологической и генетической изменчивости редкого тетраплоидного вида остролодочника ханкайского.

Изучали растения из 5 популяций (приведены в соответствии с их расположением с севера на юг вдоль западного побережья оз. Ханка): с. Турий

Рог (1), с. Новокачалинск (2), коса Пржевальского (3), о-в Сосновый (4), с. Троицкое (5). Популяции 3 и 4 находятся на территории заповедника «Ханкайский». Для изучения морфологической изменчивости исследовали 69 растений в средневозрастном генеративном состоянии. Использовали 27 признаков вегетативных и генеративных органов. Статистический анализ межпопуляционной изменчивости выполнен методами дисперсионного, канонического и дискриминантного анализа с применением программы Statistica, кластерный анализ — с помощью программы NTSYS. В качестве меры сходства использован нецентрированный коэффициент Пирсона. Генетическую структуру популяций изучали по общепринятым методикам с использованием в качестве маркеров полиморфных ферментных систем.

Наиболее вариабельными по большинству морфологических признаков являются популяции заповедника, что может быть связано с их наибольшей численностью. Минимальная амплитуда изменчивости по большинству признаков отмечена в пунктах с высокой антропогенной нагрузкой (2 и 5). Канонический анализ пяти выборок показал, что в пространстве первых двух канонических переменных (КП) может быть представлено 50,9% межпопуляционной изменчивости. Самый высокий вклад в КП1 вносит изменчивость признаков цветка и соцветия, в КП2 — признаков листа. Каждая выборка в пространстве координат образует отдельную группу и занимает достаточно обособленное положение. По значениям КП1 наблюдается распределение популяций в соответствии с их географическим расположением: в области отрицательных значений находятся выборки северной части ареала, положительных — южной. По значениям КП2 в область положительных значений попадают выборки 1 и 4, растения которых характеризуются более крупными размерами листьев и листочков, а в область отрицательных значений — популяции, испытывающие антропогенное давление (2 и 5). Дискриминантный анализ выявил четкие различия между выборками, суммарная точность классификации составила 89,4%. Наибольшая точность классификации (100%) отмечена для популяций 2 и 5. Кластерный анализ показал, что выборки разделились на два кластера: первый образован выборками 1, 3 и 4, второй — 2 и 5. Группировка выборок близка к их распределению вдоль КП2, т.е. результаты кластерного анализа согласуются с результатами канонического анализа. В целом можно отметить, что установлена выраженная дифференциация популяций по морфологическим признакам. Очевидно обособление популяций, находящихся в зоне усиленного антропогенного воздействия.

Электрофоретический анализ 294 растений был проведен по 16 ферментным системам, предположительно кодируемых 28 локусами, 12 из которых оказались полиморфными. Анализ генотипов по каждому полиаллельному локусу показал, что наибольшее количество различных генотипов представлено в популяции 3, минимальное — в популяции 2, при этом во всех были обнаружены уникальные генотипы. Тест на гетерогенность показал значимые различия между

популяциями ($\chi^2=193,71$; $df=48$; $p<0,01$). Наиболее высокими показателями полиморфизма характеризуются популяции заповедника (3, 4), максимальные значения средней наблюдаемой (0,279) и ожидаемой (0,309) гетерозиготности отмечены в популяции 3. Уровень аллозимного полиморфизма *O. chankaensis* ($P=42,9\%$, $A=2$, $H_{ob}=0,266$) необычайно высок по сравнению с другими эндемичными и редкими видами и даже по сравнению с изученными автотетраплоидными видами, что может быть связано с особенностями биологии, тетрасомным типом наследования и историей формирования автотетраплоидного генома у данного вида (Холина, 2005). Такой существенный резерв генетического разнообразия может иметь решающее значение для предотвращения негативных последствий, связанных с малой численностью изолированных популяций, и предоставляет возможность для адаптации и эволюционных преобразований. Анализ подразделенности популяций на основе F-статистики Райта показал, что 97,5% всей изменчивости находится внутри популяций и только 2,5% приходится на межпопуляционную изменчивость. Поток генов путем распространения пыльцы и семян достаточно велик ($N_m=9,75$), чтобы не позволять накапливаться генным различиям. Рассчитанные генетические дистанции (в среднем $D_N=0,009$) находятся в интервале средних значений для конспецифичных популяций растений и свидетельствуют об общности генофонда изученных популяций.

**Гибридные лягушки (*Rana esculenta*), производящие гаметы
обоих родительских видов, — результат независимой клональной
эволюции геномов?**

Шабанов Д.А.

Кафедра зоологии и экологии животных
Харьковского национального университета, Харьков 61077, Украина
e-mail: d_sh@i.ua

Поддержание сложных популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) возможно благодаря мероклональному наследованию, характерному для гибридных особей (традиционно обозначаемых как *Rana esculenta*). Как установлено многочисленными исследованиями (Plutner, 2005), *Rana esculenta* производят гаметы, содержащие геномы родительских видов (*Rana lessonae* и *Rana ridibunda*), передающиеся клонально, без рекомбинации. Примером сложной популяционной системы зеленых лягушек может быть их метапопуляция в окрестностях биологической станции ХНУ (с. Гайдары Змиевского района Харьковской области; среднее течение Северского Донца). Эта метапопуляция на протяжении ряда лет изучается сотрудниками ЗИН РАН, ЦИН РАН и ХНУ с использованием проточной цитометрии и других методов

(Borkin et al., 2004; Боркин и др., 2005; Шабанов и др., 2006). В ее состав входят следующие формы:

- особи *Rana ridibunda*, одного из родительских видов (рассматриваемая территория находится за пределами ареала *Rana lessonae*);
- диплоидные гибриды с тремя типами гаметогенеза: гетероспецифичным родительскому (гаметы *Rana lessonae*), конспецифичным (гаметы *Rana ridibunda*) и парадоксальным (гаметы *Rana lessonae* и *Rana ridibunda* одновременно в различных соотношениях);
- триплоидные гибриды с генотипом RLL (самцы производят гаметы *Rana lessonae*);
- триплоидные гибриды с генотипом RRL (самцы производят гаметы *Rana ridibunda*);
- единичные сеголетки тетраплоидных гибридов (не доживают до половозрелости);
- единичные сеголетки *Rana lessonae* (не доживают до половозрелости).

Гибель *Rana lessonae*, появляющихся в результате скрещивания гибридов, производящих гаметы этого вида (т.н. гибридолиза), легко объяснима. В ходе передачи из поколения в поколение без рекомбинации в клональном геноме накапливаются изменения, снижающие его жизнеспособность (эффект «храповика Мюллера»). У гибридов неблагоприятные изменения клонального генома компенсируются неклональным геномом. Особи с двумя одинаковыми клональными геномами маложизнеспособны.

Нами (Шабанов и др., 2006) высказано предположение, что эволюция клональных геномов заключается не только в накоплении неблагоприятных мутаций, но и в выработке приспособлений к клональной передаче. Так, известно, что для гибридных лягушек регистрируются разнообразные нарушения гаметогенеза, начиная от образования аномальных гонад и заканчивая продукцией анеуплоидных гамет. Это означает, что процесс элиминации неклонального родительского генома сталкивается в ходе гаметогенеза с разнообразными затруднениями. Различные клональные геномы переходят в гаметы с различной эффективностью, что создает условия для их отбора по способности элиминировать альтернативный геном, принадлежащий другому родительскому виду.

Устойчивое существование сложных многокомпонентных популяционных систем *Rana esculenta* complex возможно в случае, если в их состав входят разные линии гибридов, передающие различные клональные геномы. Для большинства таких систем показано, что со временем генетическое разнообразие клональных геномов снижается. Длительное существование гибридных лягушек связано с повторной гибридизацией между родительскими видами. Поскольку рассматриваемая метапопуляция находится за пределами ареала одного из родительских видов, постоянное пополнение пула клональных геномов (по крайней мере, *Rana lessonae*) оказывается в ней невозможным. Возможно, длительное существование клональных геномов *Rana lessonae* поддерживается

рекомбинацией таких геномов в триплоидных гибридах с генотипом RLL. В любом случае, можно предположить, что для рассматриваемой метапопуляции характерна передача клональных геномов в течение многих поколений и глубокая степень их изменения.

Предположение о существовании адаптивной клональной эволюции позволяет объяснить существование особей с парадоксальным гаметогенезом. То, что одна особь производит гаметы двух разных типов, причем в различных соотношениях, говорит о том, что в разных линиях ее гаметоцитов элиминируются различные геномы. Какой механизм может определить различие исходов гаметогенеза в популяции гаметоцитов, которые, по всей видимости, являются однородными? С нашей точки зрения, этим механизмом может быть непредсказуемый результат конкуренции между двумя клональными геномами, каждый из которых специализировался на устранении альтернативного генома.

Лягушки с парадоксальным гаметогенезом зарегистрированы в популяционной системе, где особи, клонально передающие геномы *Rana lessonae* (специализирующиеся на устранении в ходе гаметогенеза геномов *Rana ridibunda*), могут встретиться с особями, клонально передающими геномы *Rana ridibunda*, (способными подавлять геномы *Rana lessonae*). При относительном равенстве конкурентоспособности клональных геномов гаметы получившейся в результате такого скрещивания лягушки должны нести их в приблизительно равном соотношении; превосходство одного из геномов должно повышать долю несущих его гамет. Данное предположение соответствует наблюдаемой картине: некоторые лягушки производят примерно равное количество гамет двух видов, у некоторых равновесие сдвинуто в сторону одного или другого родительского генома.

Для проверки высказанной гипотезы необходимо отследить передачу индивидуальных геномов из поколения в поколение, а также исследовать особенности мейоза и образования гамет у гибридных лягушек с парадоксальным гаметогенезом.

Цитогенетическое, морфологическое и таксономическое исследование домовой мыши *Mus musculus* L. городов Сибири

¹Якименко Л.В., ²Коробицына К.В., ²Фрисман Л.В.

¹Владивостокский государственный университет экономики и сервиса,
Владивосток 690990, Россия

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: lyudmila.yakimenko@vvsu.ru

В докладе представлены результаты цитогенетического, морфологического и таксономического исследования экземпляров домовой мыши *Mus musculus*,

добытых в городах Сибири: Новосибирске, Томске, Иркутске и Кяхте. Цель работы — выявление дискретных хромосомных форм и определение их принадлежности к известным таксонам *Mus musculus*, изучение феномена гибридных зон, генетической и морфологической дифференциации в гибридных популяциях. Изучение распределения прицентромерного гетерохроматина в кариотипах мышей выполнено с использованием Q-Н- и С-методик дифференциального окрашивания. Для характеристики кариотипов мышей с точки зрения количества и характера распределения прицентромерного гетерохроматина (ГХ) использована схема, разработанная нами ранее (Korobitsyna et al., 1997; Якименко и др., 2000, 2002).

В Томске и Новосибирске добыты только длиннохвостые экземпляры (хвостовой индекс — 96% и 92%, соответственно). В Томске обнаружена кариоморфа Н (низкое содержание ГХ). В Новосибирске 1 экземпляр отнесен к кариоморфе СН (среднее содержание ГХ и неравномерное его распределение), а 4 мыши относятся к кариоморфе Н, гетерохроматин окрашивается тускло. 2—4 аутосомы в кариотипах мышей из этих городов практически полностью лишены гетерохроматина. Если в Восточной Европе живет номинальный подвид *M. m. musculus* и с ним ассоциируются кариоморфы В (высокое содержание ГХ) и СН, то в Западной Сибири обитает иной подвид группы *musculus*, который мы называем *M. musculus* ssp. 1. На Дальнем Востоке России (Якименко и др., 2000, 2002) это одна из фоновых форм.

В выборке из Иркутска присутствуют 4 особи с хвостом средней длины (хвостовой индекс 86—92%) и две короткохвостые (78% и 84%). Окраска мышей преимущественно сходна с таковой номинального подвида, но отмечены и особи со светло-серым брюхом и четкой боковой границей. Кариотипирование добытых в Иркутске мышей выявило как минимум две кариоморфы: Н (такой кариотип мы считаем типичным для *M. musculus* ssp. 1) и СН с присутствием неэкстремальных по размерам С-блоков маркерных хромосом 17 и 18. Такие короткохвостые белобрюхие мыши нередки в Восточной Сибири и Приамурье. До уточнения их подвидового названия мы называем их *M. musculus* ssp. 2. Чаще всего мы имеем дело с гибридами *M. musculus* ssp. 2 и *M. m. castaneus*, либо *M. m. domesticus*. Рассматривая в совокупности морфологические и цитогенетические особенности иркутских мышей, можно предположить, что в формировании городской фауны домовых мышей участвовали *M. musculus* ssp. 1 (привнесла кариоморфу Н) и *M. musculus* ssp. 2 (ее следы — неэкстремальные варианты маркерных аутосом 17 и 18, присутствие короткохвостых и белобрюхих особей). Анализ иркутской выборки не показал ожидаемого участия в ее формировании типичных *M. m. gansuensis* из Кяхты, в прошлом — важного транспортного узла Сибири.

В Кяхте доминирует кариоморфа Н, у всех особей присутствуют от 1 до 4 маркерных хромосом 17 и 18. Кариотип одной особи принадлежит к кариоморфе В. Интересно, что 4 мыши имеют хромосому 3 с большим С-блоком. Этот вариант не характерен для северокитайских домовых мышей (и для экземпляров

M. m. gansuensis из Читинской области и Бурятии) и мог проникнуть с юга Китая благодаря существованию в прошлом мощного торгового Великого чайного пути. Но нельзя исключить и его проникновение с запада, либо с крайнего востока России. У 4 мышей присутствует маркерная хромосома 19, у двух животных в гомозиготе, у двух — в гетерозиготе. Этот маркер неоднократно встречен нами в дальневосточных популяциях домовых мышей. Мыши Кяхты переменчивы и морфологически. У одной особи хвостовой индекс равен 92% при среднем значении для этой выборки 74%. Городская популяция Кяхты — результат поглотительной гибридизации *M. m. gansuensis* с иным подвидом группы *musculus*. Следует подчеркнуть, что основной формой, заселившей Кяхту, была *M. m. gansuensis*, аборигенная и (или) проникшая вместе с человеком из Монголии. Таким образом, наши данные не подтверждают предположение зоологов (Домовая мышь, 1994) о заселении Кяхты мышами, завозимыми из северных районов Сибири.

Итак, в городах Сибири мы обнаружили две кариоморфы среди длиннохвостых форм мышей и две — среди короткохвостых. Ранее мы показали что подвидовой мозаицизм и гибридное происхождение характерны для фауны домовых мышей Дальнего Востока России. Наши новые данные показали, что подобный характер носит и фауна *M. musculus* Сибири.

Секция
Эволюция поведения
устные сообщения

Эволюция игрового поведения

Вдовина Н.В.

Нижегородский государственный университет им. Н.И.Лобачевского,
Нижний Новгород 603000, Россия
e-mail: Nataliya.Vdovina@mail.ru

Интерпретация, структурирование, «сжатие» информации о поведении животных, анализ эволюции различных его форм — актуальные проблемы современного этапа развития биологии, а также гуманитарных и общественных наук, нуждающихся в научных знаниях о биологических основах поведения человека. В частности, многие вопросы, связанные с эволюцией игрового поведения животных, а также вопрос о его значении в эволюции и онтогенезе человека до настоящего времени является предметом дискуссий. Вместе с тем, предлагаемый нами подход к анализу и интерпретации известного фактического материала о внутренних и внешних компонентах различных форм поведения дает возможность найти ответы на некоторые вопросы, связанные с эволюцией и биологическим значением игрового поведения животных и человека.

Игровое поведение, как считается, специфично для онтогенеза некоторых видов птиц и млекопитающих. Его эволюция тесно связана с эволюцией исследовательского поведения, родительно-детских отношений, социальных взаимодействий животных, с эволюцией механизма эмоций и с характерными субъективными переживаниями. Считая причиной любой формы поведения потребность (по П.В.Симонову), которую мы предлагаем определять как физиологическое состояние при уменьшении вероятности самосохранения животного, можно предположить, что причиной игрового поведения, так же как и исследовательского, являются познавательная (когнитивная) потребность. Предполагается, что физиологической основой данной потребности является состояние организма либо в ситуации недостатка информации, необходимой для устранения других потребностей — метаболических, репродуктивных, выбора тактики поведения, либо нахождение в условиях «новизны». Исследовательское поведение, как правило, является этапом какой-либо другой формы поведения. Игровое поведение может наблюдаться при отсутствии потребности (высокой вероятности их устранения) и, напротив, в ситуации низкой вероятности устранения какой-либо потребности. На ранних этапах онтогенеза игровое поведение — это проявление «развивающейся деятельности». Оно, как считается, обеспечивает «становление» различных форм поведения.

Как и в других формах поведения, в игровом можно выявить врожденные, видоспецифичные и приобретенные компоненты, как индивидуальные, так и передающиеся из поколения в поколение данного сообщества в виде «культурных традиций». В игровом поведении, также как и в других формах поведения, проявляется врожденная способность к копированию действий сородичей и обучению путем подражания. В ходе игры животных мозг «апробирует» индивидуальные возможности организма к совершению различных движений и свойства предметов окружающей среды, в частности их способность к перемещению, в ходе реального взаимодействия со средой (всевозможными качествами её объектов), «соотносит» возможности организма со свойствами среды, «разрабатывает» способы использования свойств среды в «своих интересах». Можно предполагать, что с появлением игрового поведения связаны ранние этапы эволюции способности к рассудочной деятельности. Последующая «параллельная» эволюция различных форм поведения и рассудочной деятельности способствовала развитию способности к фантазии как специфичного человеку компонента мышления.

Эволюция игрового поведения тесно взаимосвязана с эволюцией эмоций и их развитием в онтогенезе. Несмотря на то, что в игровое поведение могут включаться субъективные компоненты отрицательной эмоции, например, страх, его особенностью является преобладание при организации и реализации положительной эмоции, сопровождаемой субъективными переживаниями интереса, любопытства, удовольствия. Возможно поэтому «гедонистическая» потребность, устраняется у многих животных игрой (а не другой формой поведения — агрессивным, сексуальным, пищевым поведением). Предполагается, что причиной этой потребности, возникающей при низкой вероятности (или наоборот, слишком высокой вероятности) удовлетворения различных потребностей, является состояние организма в условиях стойкой отрицательной эмоции (длительном отсутствии субъективных переживаний). Анализ особенностей игрового поведения животных позволяет получить информацию, значимую для разработки способов коррекции нежелательного поведения животных и людей в подобных ситуациях.

Терморегуляционное поведение беспозвоночных и позвоночных животных: эволюционные аспекты

Голованов В.К.

Институт биологии внутренних вод РАН,
Ярославская обл., Борок 152742, Россия
e-mail: golovan@ibiw.yaroslavl.ru

В процессе эволюционного развития у животных различных систематических групп выработались разнообразные адаптации к существованию в постоянно меняющихся условиях среды. Адаптации отмечены на всех уровнях организации, от молекулярного до популяционного, и включают изменения генетических, биохимических, морфо — физиологических, экологических и этологических показателей организма. Эколого-этологические приспособления обеспечивают достаточно быстрое (по времени) избегание стрессовых или выбор оптимальных средовых факторов.

Одним из важнейших факторов внешней среды, определяющих условия существования и эволюции живых организмов, является температура. В настоящее время известно несколько форм температурных адаптаций, среди которых наиболее изучены акклимация, поведенческая терморегуляция, адаптация к сублетальным температурам (у границ жизнедеятельности), анабиоз, зимняя и летняя «спячки». В отличие от других форм, терморегуляционное поведение (ТП) представляет собой не только приспособительные реакции организма вслед за изменением температуры окружающей среды, но и самопроизвольный выбор температур, наиболее адекватных как для пойкилотермных, так и для гомойотермных животных. При этом показано, что ТП зависит от времени суток, сезона года, периода онтогенеза, эколого-физиологического и иммуно-биохимического статуса животных, а также их расположения в ареале обитания конкретного вида.

Терморегуляционное поведение широко распространено среди животных различных типов и классов от беспозвоночных (простейшие, кишечнополостные, плоские черви, круглые и кольчатые черви, членистоногие, моллюски и иглокожие) до позвоночных (круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие). У низших животных ТП выражено в виде наиболее примитивных форм терморегуляции: ортокинеза (избегание термораздражителя), клинокинеза (направленных движений) и клинотаксии (поиск зоны температур). У высших животных, по мере развития нервной системы, механизм выбора зоны температурного предпочтения существенно усложняется. На примере рыб (водные пойкилотермные) показано, что в градиенте температур первоначально (минуты-часы) происходит простой выбор более низких или высоких температурных зон. Затем, в течение периода от нескольких суток до 1—2 недель, животные избирают зону конечного термопреферендума (КТП), соответствующую области их эколого-

физиологического оптимума. Наконец, под влиянием различных факторов (сезон года, время суток, возраст животного, наличие или отсутствие пищи, стадия зрелости, инфекции, другие факторы среды) происходит смещение т.н. температурного оптимума в ту или иную сторону.

Способы терморегуляционного поведения адаптаций у рыб, земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих, обитающих в водных, наземных или воздушных условиях, существенно различаются. При этом для пойкилотермных животных, не способных поддерживать постоянную температуру тела, ТП представляется более важным в сравнении с гомойотермами.

Существует мнение, что конечный термопреферендум беспозвоночных и позвоночных животных может отражать температурные условия происхождения конкретного вида (Golovanov, 2006). В то же время не наблюдается полного соответствия зон КТП (в эксперименте) и температур, в которых животные обитают в естественных условиях. Несомненный интерес представляет сравнение ТП животных (в пределах отдельных классов), которые занимают резко отличающиеся термальные ниши в диапазоне температур жизнедеятельности, например, у рыб, обитающих в диапазоне температур от 1–2°C до 40–45°C (антарктические виды, холодолюбивые лососевые и сиговые, теплолюбивые карповые и центрарховые, тропические виды и гамбузиевые). Особенности ТП у них, как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне, различны в силу обитания в разных температурных нишах.

В прикладном аспекте актуальны данные о возможности переживания инфекции посредством ухода из зоны эколого-физиологического оптимума (т.е. КТП) в более высокие ($\pm 2-5$ C) или низкие температуры среды, в результате чего процесс болезни замедляется, или животные выздоравливают полностью (Kluger, 1979; Голованов, 2004). Характерно, что данная реакция известна не только у водных животных, но также и в ряду от беспозвоночных до млекопитающих, что свидетельствует о вероятности приобретения данной формы адаптации в процессе эволюции.

Несмотря на определенное сходство процессов некоторых форм температурных адаптаций, прежде всего терморегуляционного поведения и акклимации, следует отметить, что между ними существует принципиальная разница, поскольку ТП животных — процесс самопроизвольный. В силу этого несомненно важен анализ взаимоотношений эволюции животных и системы их адаптаций (Lewontin, 1978), так как адаптации с одной стороны дополняют друг друга при функционировании животных в меняющихся условиях среды, а с другой — представляют собой совершенно «разные подходы» к освоению термальных ниш в процессе эволюции.

Элементарное мышление животных в трудах Н.Н. Ладыгиной-Котс и развитие ее взглядов в современных исследованиях

Зорина З.А.

Биологический факультет МГУ, кафедра ВНД, Москва 119992, Россия
e-mail: zorina_z.a@mail.ru

Н.Н. Ладыгина-Котс внесла неоценимый вклад в изучение когнитивных способностей животных, и ее труды продолжают оказывать заметное влияние на современную науку. Ее работы положили начало экспериментальному исследованию поведения и психики приматов еще в 10-е годы XX в. В своей первой монографии «Познавательная деятельность шимпанзе» (1923), которая не утратила своего значения и до настоящего времени, наряду с описанием особенностей восприятия, обучения и памяти у подростка шимпанзе Иони, она представила первое в мировой литературе свидетельство способности антропоидов к обобщению и абстрагированию. Тем самым было впервые экспериментально доказано наличие у животных зачатков мышления.

Данные, полученные благодаря работе с Иони об онтогенезе поведения и психики шимпанзе, послужили основой для детального сопоставления разных сторон познавательной деятельности детеныша антропоида и ребенка человека. Это сопоставление легло в основу монографии «Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях» (1935), которая занимает особое место в наследии Н.Н. Ладыгиной-Котс. Значение этой книги для сравнительной психологии общеизвестно. Нам хотелось бы привлечь внимание к приведенной в конце подробной таблице, где эти обширные сравнительные данные систематизированы в соответствии с четкой классификацией. Ладыгина-Котс проанализировала 51 «черту поведения» и разделила их на VIII категорий. В таблице имеется три столбца: «Черты поведения, свойственные исключительно или по преимуществу шимпанзе», «Сходные черты поведения у шимпанзе и у сверстника-человека», «Черты поведения специфично или преимущественно человеческие». Такая организация материала позволила автору провести его четкий сравнительный анализ, а в настоящее время может служить некой матрицей, на которую накладываются многочисленные новые данные по этому вопросу.

Плодотворность исследований Ладыгиной-Котс во многом обусловлена тонкостью и оригинальностью разработанных ею общих подходов и частных методик, занявших прочное место в современной науке. Так, созданный ею метод обучения «выбору на образец» в течение всего XX столетия использовался и продолжает использоваться во всем мире для исследования самых разнообразных аспектов познавательной деятельности животных. В частности, в докладе будет показано, как на основе этой методики удалось обнаружить способность врановых птиц к символизации и к одной из операций логического вывода — выявлению аналогий в структуре двухкомпонентных стимулов

(Смирнова, Зорина, 2005).

Опыт воспитания детенышей антропоидов в человеческих семьях также продолжает широко использоваться. Он был повторен рядом психологов (К. и К. Хейс, Л. и У. Келлог, Р. Йеркс) в 30-х — 50-е годы XX в., а особое развитие получил в 70-е годы в проектах по обучению обезьян простым незвуковым аналогам человеческой речи (языки-посредники). В этих работах были развиты и дополнены полученные ею данные об особенностях онтогенеза психики шимпанзе в сравнении с детьми. Благодаря длительности наблюдений (несколько десятилетий) и содержанию обезьян в более сложной и полноценной, чем в предыдущих проектах социальной среде (мать, сверстники, шимпанзе разных возрастов, а также многочисленные воспитатели-люди), удалось доказать способность антропоидов овладевать этими языками на уровне 2—2,5-летних детей. Авторы «языковых проектов» неизменно ссылаются на «Дитя шимпанзе ...» (даже до перевода книги на английский в 2001 г.), поскольку именно Ладыгина-Котс первой описала «язык» Иони и проанализировала вопрос о возможности коммуникации человека и антропоида.

Ладыгина-Котс не ограничивала сравнительный подход к развитию психики изучением антропоидов и других приматов. В начале 20-х годов она основала при Дарвиновском музее зоопсихологическую лабораторию и провела в ней ряд сравнительных исследований мышления (способность к «счету») у нескольких видов млекопитающих и птиц (собак, макаков, попугаев, воронов и др). В этой малоизвестной работе она впервые выявила превосходство врановых и попугаев над хищными млекопитающими в способности анализировать и обобщать признак «число». В 50-е годы Ладыгина-Котс исследовала орудийную и конструктивную деятельность приматов и показала, что ее следует относить к проявлениям мышления (Ладыгина-Котс, 1959).

В своих многочисленных книгах и статьях (1914, 1921, 1923, 1935, 1955, 1959, 1963, 1965) она последовательно доказывала наличие у животных разных форм элементарного мышления, которое считала возможным рассматривать как предпосылку человеческого мышления. Следует подчеркнуть, что Ладыгина-Котс употребляла именно слово «мышление». Так, в одной из работ (Ладыгина-Котс, 1923) она писала, что при рассмотрении высших когнитивных функций животных «...следует отбрасывать все обычно взаимно перемешиваемые понятия, такие как ум, разум, рассудок, и заменять их термином “мышление”, подразумевая под этим последним только логическое, самостоятельное мышление, сопровождающееся процессами абстрагирования, образованием понятий, суждений, умозаключений». В докладе будет показано, что именно эти операции мышления находятся в сфере внимания и интенсивного изучения с 70-х годов XX в. и по настоящее время. Свои представления об эволюции мышления Ладыгина-Котс обобщила в монографии «Предпосылки человеческого мышления» (1965).

Работа поддержана РФФИ, гранты 04-04-48445 и 07-04-01287.

Некоторые закономерности формирования социальных систем в процессе адаптивной радиации систематических групп птиц

Зубакин В.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия
e-mail: zubakin@rbcu.ru

Занимаясь изучением колониального гнездования и распространенности тех или иных типов социальной организации в различных систематических группах класса птиц (Aves), мы столкнулись с фактом повторяемости социодемографических систем в таксонах разного уровня. Выяснилось, что разнообразие социальных систем на уровне отряда или подотряда нередко практически полностью соответствует таковому на уровне семейства и даже рода, если объем последнего достаточно велик. Например, в подотряде чайковых (Lari) можно наблюдать весь спектр плотности гнездования от одиночно-территориального, при котором расстояние между гнездящимися парами составляет сотни метров и более, до облигатно-колониального, когда гнезда располагаются вплотную друг к другу. Подобное разнообразие плотности гнездования можно наблюдать во входящих в подотряд чайковых подсемействах чаек (Larinae) и крачек (Sterninae), а также на уровне рода *Larus* и даже подродов этого рода (например, *Hydrocoloeus*, *Larus*). Сходные примеры повторяемости типов социальной организации и репродуктивных стратегий (одиночно-территориальное гнездование, различные формы колониальности, разные типы взаимоотношений брачных партнеров и родительского поведения и др.) на различных таксономических уровнях нетрудно найти и в других систематических группах птиц.

В достаточно больших по числу видов систематических группах можно постоянно наблюдать виды с типом социальной организации, уклоняющимся от обычного для данной группы набора социальных систем. Так, несмотря на широчайшее распространение колониальности среди морских птиц и наилучшее соответствие колониального гнездования тем условиям, в которых обитают морские птицы, среди них есть и одиночно гнездящиеся виды, причем в большинстве случаев удовлетворительно объяснить подобный характер гнездования экологическими причинами не удастся. Небольшое количество одиночно гнездящихся видов можно встретить практически в каждом из отрядов морских птиц: это 2 вида пингвинов (*Megadyptes antipodes*, *Spheniscus mendiculus*) из 17 ныне живущих представителей отряда Sphenisciformes, северный гигантский буревестник (*Macronectes halli*) в отряде трубконосых (*Procellariiformes*), ряд видов бакланов в отряде веслоногих (*Pelecaniformes*), пыжики (*Brachyramphus marmoratus*, *B. perdix*, *B. brevirostris*) в подотряде чистиковых (Alcae) и др. Подобная постоянная встречаемость одиночного гнездования в таксонах, для которых в целом характерна колониальность,

позволяет предположить, что мы имеем дело не со случайными исключениями.

На наш взгляд, повторяемость типов социальной организации в таксонах разного уровня, равно как и существование во многих систематических группах различных уклоняющихся форм, социодемографические системы которых на фоне других видов этих групп нередко выглядят инадаптивными, есть следствие определенной эволюционной закономерности, проявляющейся во время формирования такой таксономической группы; эта закономерность в свое время была названа принципом первоначального разнообразия в эволюции социальных систем (Зубакин, 1990). Согласно этому принципу в период широкой адаптивной радиации таксона параллельно с активным освоением новых экологических ниш происходит быстрое формирование максимально возможных для данной систематической группы вариантов социальных систем, которые затем проходят тест естественного отбора и либо исчезают, если не соответствуют условиям существования вида, либо сохраняются, если они дают виду какие-либо адаптивные преимущества, либо нейтральны. Суть, таким образом, не в том, что упомянутые выше «уклоняющиеся» виды получили какие-то преимущества адаптивного характера, а в том, что они оказались поставленными в такое положение исторически и сумели выжить, несмотря на определенную инадаптивность своих социальных систем.

С этих позиций причину становления, например, колониального гнездования или каких-либо «экзотических» социальных систем надо искать не столько в комбинации тех или иных экологических характеристик вида и условий внешней среды, сколько в далеко еще не ясных процессах формирования разнообразия в ходе эволюционного процесса. Разнообразие форм обычно считается побочным продуктом приспособления к среде обитания. Однако не исключено, что формирование разнообразия является такой же «целью» эволюции как и адаптация к условиям среды, что, обеспечивая победу в конкурентной борьбе наиболее приспособленным формам (это ведет к определенному снижению разнообразия), эволюция одновременно «работает» в противоположном направлении, стремясь к увеличению разнообразия на всех уровнях (часто за счет некоторого снижения адаптивности). С этих позиций адаптация и формирование разнообразия — суть две стороны, две составляющих эволюционного процесса. Поскольку известно, что большое разнообразие видов в экосистеме, ее насыщенность видами оказывает тормозящее воздействие на эволюционные процессы и, в частности, на новое видообразование, эволюцию в определенной степени можно рассматривать как гомеостатический процесс, регулирующийся по принципу обратной связи.

Трансформация поведения птиц рода *Sylvia* как реакция на изменение структуры местообитаний и плотности населения

Матанцева М. В., Симонов С. А.

Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Петрозаводск 185610, Россия
e-mail: mariam@krc.karelia.ru

Одной из важнейших задач современной биологии является выяснение путей адаптаций животных к происходящим изменениям окружающей среды, в частности, к изменению структуры местообитаний. Уровень приспособленности высокоорганизованных животных в значительной мере определяется поведенческими адаптациями. Целью нашего исследования было детальное изучение различных аспектов поведения славок (черноголовой *Sylvia atricapilla*, садовой *S. borin*, серой *S. communis* и славки-завирушки *S. curruca*) в местообитаниях, отличающихся от типичных для этих видов. В связи с этим были изучены биотопические предпочтения славок, выявлены особенности их биотопического распределения, территориального и гнездового поведения в районе исследований.

Работа проводилась на Куршской косе Балтийского моря в 2003—2005 годы. Основной участок исследований, площадью около 7 га, представлял собой мозаику выделов, относящихся к разным типам биотопов: 1) ивняк, 2) лиственный лес с низкой влажностью (до 3 баллов по Курлавицкису, 1988), 3) сырой (4—5 баллов) лиственный лес с преобладанием ивы (*Salix sp.*), 4) заросли тростника (*Phragmites communis*), 5) сырой луг, 6) поляны, заросшие ежевикой (*Rubus caesius*), 7) культурные насаждения. Выделы каждого типа различались по составу, структуре растительности и микроклиматическим условиям. Часть исследований проводилась в крупных массивах смешанных лесов.

С мая по август проводились ежедневные наблюдения за птицами, мечеными индивидуальными наборами цветных пластиковых колец и номерными алюминиевыми кольцами. Все встречи и перемещения особей изучаемых видов картировались. Также мы изучали гнездовое поведение и успешность размножения славок. Всего было проведено более 2200 часов наблюдений, зафиксировано свыше 14000 регистраций территориальных перемещений. Найдено 89 гнезд и 270 набросов. Индивидуально помечено 538 особей, из них 149 птенцов.

На основе анализа опубликованных и собственных данных были определены наиболее типичные для славок биотопы. В таких местообитаниях славки всегда проявляли типичное для них территориальное поведение, выражающееся, прежде всего, в наличии обособленных друг от друга территорий, в песенном маркировании и охране их границ. Гнездовое поведение славок в таких местообитаниях было строго видоспецифичным. Детальный анализ структуры местообитаний на участке исследований

свидетельствует, что данный участок не соответствует предпочитаемым славками биотопам ни по составу, ни по структуре растительности. Кроме того, участок характеризовался следующими существенными для птиц особенностями: 1) островное положение и относительная изолированность от других пригодных для славок местообитаний; 2) высокая мозаичность; 3) дефицит мест, пригодных для гнездования. Данные особенности участка вынуждали славок использовать для размещения гнезд лишь небольшую его часть, в пределах которой плотность их гнездования была довольно высока (до $6,32 \pm 0,91$ пар/га у черноголовки), что приводило к повышенной социальной напряженности. В таких условиях поведение славок на участке по ряду показателей было отличным от типичного и характеризовалось следующими особенностями:

1. У всех изучаемых видов, кроме славки-завирушки, были отмечены разные варианты горизонтального перекрывания территорий у самцов-соседей одного вида. При этом во многих случаях наблюдалось разобщение территориальных пространств по вертикали.

2. Отмечались случаи мирного соседства самцов, находящихся как на разных, так и на одних и тех же стадиях гнездового цикла, даже при условии полного перекрывания их территорий.

3. Поведение самцов различалось по активности и срокам пения вплоть до полного отсутствия песенной активности у отдельных самцов даже при наличии у них пары и гнезда.

4. Наблюдалось большое разнообразие вариантов построения и расположения набросов, часто называемых в литературе «заготовками гнезд», что, по нашему мнению, не совсем верно (Матанцева, 2006). Славки строили набросы разных типов, очевидно выполняющие разные функции. Среди прочих было высказано предположение о роли набросов как маркеров территорий, что может иметь особое значение в условиях снижения или полного отсутствия песенной активности. Также было обнаружено, что для размещения набросов славками использовался более широкий видовой спектр растений, чем для размещения гнезд. В избыточности вариантов расположения набросов мы видим гарантию выбора наиболее удачного места для гнезда, и как следствие, успешного гнездования птиц в нестабильной среде.

5. Были выявлены различные варианты построения и расположения гнезд. Ввиду того, что биотопические условия участка не были типичными для изучаемых видов, наблюдалось отсутствие некоторых обычных для них элементов гнездового материала и/или замена его на нехарактерные компоненты. В некоторых случаях были зафиксированы нетипичные для славок варианты крепления гнезд к субстрату, обусловленные особенностями структуры растительности. Хотя подобное «отступление» от типичного варианта постройки было не всегда успешным (были случаи падения гнезд при «неправильном» креплении), такая лабильность поведения обеспечивала возможность гнездования в условиях измененной структуры растительности. Необходимо отметить и то, что при дефиците типичных мест гнездования славки оказались

способными размещать гнезда в иных местах.

В целом, наши наблюдения свидетельствуют, что в условиях измененной, нехарактерной для изучаемых видов среды, поведение славков значительно трансформировалось. Многообразие выявленных нами вариантов поведения, или этологическую гетерогенность изучаемого поселения птиц, мы рассматриваем как одно из проявлений общей гетерогенности популяции. Мы полагаем, что многообразие вариантов поведения является одновременно результатом эволюции славков в нестабильных условиях (экотоны) и необходимой предпосылкой возможности дальнейших адаптаций птиц этой группы к меняющейся среде.

Эволюционные аспекты интеллекта в ряду наземных млекопитающих

Никольская К.А., Еремина Л.В.

Биологический факультет МГУ, кафедра ВНД, Москва 119189, Россия
e-mail: nikol@neurobiology.ru

Идея четкой этапности в проявлении интеллектуальных способностей у позвоночных в строгом соответствии с уровнем сложности и типом морфо-функциональной организации мозга у многих исследователей сегодня не вызывает сомнения. Тем не менее, многие виды, отличающиеся по своей нервной организации, часто демонстрируют сопоставимые возможности при решении различных познавательных задач (Крушинский, 1977; Shettleworth, 2000; Smirnova et al., 2000, 2003; Зорина, Полетаева, 2001).

На примере таких групп наземных млекопитающих, как европейский еж (*Erinaceus europaeus*), серая крыса (*Rattus norvegicus*), черный хорь (*Mustela putorius*) и макака-резус (*Macaca mulatta*), в условиях свободного выбора была исследована возможность решения пищедобывательной задачи в многоальтернативном лабиринте, которая по своей семантической сложности представляла модельный вариант интеллектуальной деятельности человека: если после получения подкрепления в двух из четырех имеющихся в лабиринте кормушек самопроизвольно покинуть пищевую среду и вновь в нее зайти, то всегда можно будет получать подкрепление в тех же кормушках.

Использование традиционных количественных критериев — проб и времени обучения — фактически подтвердило идею о независимости интеллекта от морфо-функциональных особенностей мозга, в том числе и от уровня цефализации (Macphail, 1985, 1996). Мы не обнаружили обнадеживающих различий между группами по этим критериям, за исключением крайних групп. Тенденция увеличения эффективности обучения от ежей к обезьянам не была столь существенна из-за большой внутривидовой вариабельности значений. Обучение у всех животных начиналось с формирования «двигательного

алфавита», который был сходен по количеству элементов и семантическому значению, на основании которого строились более сложные ассоциации. Однако при выяснении содержательной стороны процесса обучения (как животные распознавали структуру задачи и формировали план поведения) мы получили убедительное экспериментальное подтверждение положительной корреляции между интеллектуальными возможностями и сложностью организации мозга. Имея изначально сходный объем «двигательного алфавита», интенсификация ассоциативного процесса была тем выше, чем выше был уровень цефализации и лучше были представлены ассоциативные системы мозга в ряду наземных млекопитающих. Это позволяло животному не только более быстро ориентироваться в лабиринтном пространстве, но и обуславливало уровень представления о его структуре. Чем выше был уровень цефализации, тем легче животное улавливало признаки симметрии в лабиринте, тем чаще оно прибегало к операции переноса информации при моделировании «карты» всего пространства.

Определенные различия были выявлены и в последовательности операций при решении задачи. Четко выраженная этапность при выяснении структуры задачи, зависимость эффективности решения от полноты знания среды давали основание предполагать, что обработка семантической и синтаксической информации у них происходила последовательно. В тоже время характер решения задачи у более высоко организованных животных — хорей и, еще в большей степени, у обезьян — свидетельствовал о возможности параллельной обработки информации. Важным, на наш взгляд, является тот факт, что переход от стохастического поведения к целенаправленному у хорей и обезьян приобретал все более скачкообразный характер.

С интенсификацией ассоциативного процесса улучшались и интегративные показатели в ряду наземных млекопитающих. Чем шире были представлены ассоциативные системы в ЦНС млекопитающего, тем меньше нужно было животному совершать ошибочных попыток (поисковых действий), чтобы распознать условие задачи. Этот факт можно рассматривать как свидетельство того, что определенные изменения происходили в оценочном аппарате, поскольку информационный вес ошибки возрастал в ряду млекопитающих. Несмотря на то, что исследованные группы наземных млекопитающих мало различались по числу затраченных проб, переход на когнитивно-обусловленные формы ответа происходил тем быстрее, чем выше на эволюционной лестнице находилось животное. Эта тенденция четко проявилась в показателе познавательных «затрат», потребовавшихся на формирование целенаправленного поведения. По мере усложнения организации переднего мозга все четче проявлялся феномен абстрагирования, когда роль подкрепления начинали выполнять не только физические ощущения от контакта с пищей, но и психические (сенсорная фиксация наличия пищи в кормушке). Увеличение числа таких проб в ряду наземных млекопитающих, особенно у обезьян, свидетельствовало о возрастающей роли психического

фактора.

Таким образом, проведенный нами сравнительный анализ процесса обучения позволяет высказать представление о том, что рассмотренные группы наземных млекопитающих могут быть *интеллектуально близки* в том смысле, что в каждой из них имеются особи, способные в сходных условиях и сходным образом решать предложенную достаточно сложную когнитивную задачу, несмотря на серьезные различия в организации мозга. В тоже время они могут быть *интеллектуально далеки* между собой относительно технологического обеспечения этого процесса (Уголев, 1983), которое прогрессирует в ряду наземных млекопитающих, но эти изменения, по нашему мнению, не выходят за рамки количественных различий, обусловленных усложнением мозга.

Роль социального обучения в эволюции поведения животных: обобщения, эксперименты и гипотезы

Резникова Ж.И.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирский
государственный университет, Новосибирск 6300901, Россия
e-mail: zhanna@reznikova.net

Социальное обучение основано на способности животных к приобретению опыта, связанного с взаимодействием с другими особями. Выделяют различные по сложности градации социального обучения — от таких простых как “социальное облегчение” (высвобождение определенных форм активности в присутствии конспецификов) до столь сложных как точная имитация действий демонстратора и “учительство”. Социальное обучение расширяет адаптивные возможности популяций в меняющейся среде, вовлекая «сигнальную наследственность» (Лобашев, 1961) в процессы освоения животными новых возможностей, которые могут быть связаны изменениями климата, ландшафтов, появлением незнакомых видов пищи и новых врагов. Эволюционные, экологические и когнитивные аспекты социального обучения привлекают все более пристальное внимание, о чем свидетельствуют регулярно собирающиеся специализированные международные конференции. В докладе анализируются современные данные о роли социального обучения в эволюции поведения животных, и обсуждается новая его форма, названная «распределенным социальным обучением».

Среди различных форм социального обучения наибольшее внимание привлекает феномен «культурных традиций», основанных на распространении и сохранении инноваций. Выявлены “локальные культуры” у нескольких видов обезьян (Whiten et al., 1999; Huffman, Nishie, 2001), птиц (Lefebvre et al., 1997) и китообразных (Rendell, Whitehead, 2001). При этом наметилась тенденция обнаруженным феноменам присваивать «высшие категории». Так, простой

способ мобилизации муравьев на источник пищи с помощью бега тандемом квалифицируется как «учительство у муравьев» (Franks, Richardson, 2006). Орудийная деятельность новокаледонских галок трактуется как феномен культуры (Hunt, Gray 2003), хотя роль врожденных компонент поведения до конца не выяснена. Следует, однако, отметить, что инновации распространяются в «вязкой» среде носителей видотипических стереотипов поведения. Остаются неизвестными механизмы устойчивого сохранения новых стереотипов поведения. Возникает предположение, что феномены «животной культуры» во многих случаях можно объяснить с привлечением более простых форм социального обучения, объединяя их с врожденной предрасположенностью к выполнению определенных комплексов фиксированных действий.

Представляется актуальной задача поиска универсальных форм социального обучения, включающих компоненты как инновационного, так и генетически обусловленного поведения. К таким формам можно отнести «распределенное социальное обучение», впервые выявленное при экспериментальном исследовании развития охотничьего поведения в онтогенезе муравьев (Резникова, Пантелеева, 2005). Наши эксперименты позволяют предположить, что для распространения в социальной группировке сложных поведенческих стереотипов достаточно присутствия немногочисленных носителей целостных комплексов фиксированных действий и некоторой доли носителей «спящих» поведенческих фрагментов. Эти фрагменты достраиваются до целостных стереотипов на основе реакций подражания и индивидуального опыта животных. Данное явление, возможно, является широко распространенным. В пользу этого предположения говорит, в частности, недавнее исследование онтогенетического развития орудийного поведения у новокаледонских галок. Было получено сходное с нашими результатами соотношение между количеством индивидуумов — носителей наследственно обусловленного сложного стереотипа поведения (применение орудий для добывания пищи) и числом особей, у которых достройка видотипического поведения основана на социальном обучении (Kenward et al., 2005). Наш подход позволяет объяснить поведение животных без привлечения феномена «орудийной культуры» у галок и тем более — «учительства» у муравьев. Если в сообществе присутствуют носители целостных поведенческих стереотипов, то у носителей «спящих» фрагментов этих стереотипов их достройка до целостной поведенческой модели может происходить за счет простых форм социального обучения.

**Системы распознавания «свой—чужой» во взаимодействующих
популяциях высоких рангов и ренессанс биологической
концепции вида**

Фридман В. С.

Биологический факультет МГУ, кафедра высших растений,
Москва 119992, Россия
e-mail: Wolf17@list.ru

Как известно, «вид определяется не различием, а обособленностью» (Э.Майр). Решение «проблемы вида» состоит в том, чтобы в основание концепции вида предложить критерии обособленности форм, позволяющие в самых разных таксонах и систематических группах организмов одинаковым образом оценить достижение или недостижение обособленности видового уровня («видовости» по Павлинову, 1992).

С точки зрения логики обособленность — это идеальное качество (акциденция) системы. Чтобы определить последнюю, необходимо отделить вид от подвида и форм надвидового уровня, в том числе указать ту субстанцию — биосистему определённого уровня, которая обладает «видовостью», и механизмы, с помощью которых система сохраняет обособленность от других аналогичных систем и эффективно поддерживает целостность внутри себя.

Неуспех исследовательских программ, связанных с биологической концепцией вида (Иваницкий, 1986; Панов, 1986), во многом обусловлен постулированием связи обособленности видового уровня именно и только с репродуктивной дискретностью форм. Но нескрещиваемость — лишь один из признаков, отражающий дивергенцию форм, с искомой обособленностью он в общем случае связан непрямо и косвенно.

Поскольку особи не могут реализовать свой репродуктивный потенциал в одиночку, а только в составе популяций и сообществ, то при достаточной степени дивергенции двух популяционных систем (или популяций высоких рангов, по Short, 1972), их гибридизация друг с другом в зоне контакта и даже плодовитость гибридов не фатальны для сохранения обособленности обеих форм. Хотя отбор и не совершенствует изолирующие механизмы (Панов, 1989, 1993; Назаренко, 2001), если системы распознавания «своих» и «чужих» уже достаточно дивергировали в период независимого существования форм, в условиях вторичного контакта и гибридизации их обособленность сохранится даже в отсутствие какой-либо ассортативности в выборе партнёров. Предпочтение «своих» и отвержение «чужих» в таком случае проявляется в меньшей вероятности «встраивания» гибридов и бэккроссов в популяционные группировки, образованные в гибридной зоне фенотипически «чистыми» особями.

Соответственно, гибридизируя, то есть, почти объединив генофонды, обе

формы оказываются разобшенными на уровне сохранения устойчивых различий в организации популяционных систем (вопреки потоку генов через гибридную зону) и устойчивых различий фенотипов и вообще морфологии за пределами гибридной зоны (вопреки постоянному потоку фенотипов от второй формы, вполне достаточных чтобы «сложиться» в гибридный фенотип на большей части ареала). Одновременно с этим наблюдается неустойчивость гибридного фенотипа во времени и пространстве даже в гибридной зоне, где все особи по происхождению оказываются гибридами, и неспособность гибридов к образованию собственной сети устойчивых поселений даже при численном доминировании.

Именно эта ситуация описана в группе серой *Corvus cornix* и чёрной *C. corone* ворон: генетическое расстояние между серой и чёрной формами практически равно нулю, разные поселения в гибридной зоне различаются также, как чёрные вороны из Владивостока и серые из Москвы (Крюков и др., 2001; Спиридонова, Крюков, 2004), в подробно изученной зоне гибридизации трёх форм дятлов надвида *Colaptes auratus* в Северной Америке (Short, 1965; Moore, 1987; Moore et al., 1991), и в ряде других случаев. Можно полагать, что переисследование динамики гибридных популяций в тех зонах вторичного контакта и гибридизации зонах близких форм, которые долговременно устойчивы, узки, имеют чёткие пространственные границы, но не показывают признаков отрицательной ассортативности скрещиваний или снижения репродуктивной способности гибридов, покажет эффективное действие механизмов распознавания «свой-чужой». По всей видимости, они обеспечивают дискретность взаимодействующих форм, «сортируя» особей разных фенотипов по группировкам, входящим в устойчивые сети популяционных систем первого и второго вида, и исключают особей гибридного фенотипа из обоих.

Сходный механизм достижения обособленности видов предполагается в гипотезе иммунологического тестирования партнёров (Марков, Куликов, 2005, 2006), сходной с нашими представлениями о роли механизмов распознавания «свой-чужой» в становлении и поддержании обособленности видового уровня. Однако А.В.Марков и А.М.Куликов полагают, что подобные механизмы возникают на основе систем иммунологического тестирования брачных партнёров и работают непосредственно при образовании пар.

По нашему представлению, системы распознавания «свой-чужой», поддерживающие обособленность взаимодействующих популяций, формируются как часть обычных механизмов внутривидовой коммуникации, обеспечивающих формирование скоплений особей, дифференциацию стратегий особей внутри скоплений (появление пространственной, социальной и пр. структуры) и направленный обмен особей между группировками, интегрирующий последние в системное целое — в популяцию. В этом случае «отторжение чужого» выступает как одно из побочных следствий «привлечения и удержания своего», а система распознавания в равной мере способна работать как на поддержание целостности вида, на восстановление нормальной

Эволюция поведения

популяционной структуры после разрывов ареала, так и на поддержание обособленности в зонах контакта и гибридизации.

Связав обособленность видового уровня с формированием и эффективной работой систем распознавания «свой-чужой» в ситуациях, когда эта обособленность естественным образом «подвергается испытаниям», мы получим концепцию одновременно универсальную, практичную (потребность в таком распознавании есть у всех организмов, а сигналы, по которым идёт распознавание, в каждой группе свои). Это «новое издание» биологической концепции вида лишено недостатков существующих концепций: оно не связано со степенью дивергенции по каким-то признакам, которые систематик по этой группе считает главными, как в случае морфологической концепции вида (Тимонин, 1997, Назаренко, 2001), и не связано с существующими представлениями об эволюции группы, о наборе филетических линий, о сценарии их расхождения в прошлом и пр., как филогенетическая и эволюционная концепции вида (Фридман 1996).

Таким «испытанием» будут: а) все случаи разрыва ареалов видов как в силу экологических или антропогенных причин, вызывающих долговременную депрессию и коллапс отдельных популяций, так и в силу исторических событий, вызвавших уже существующие долговременные дизъюнкции ареала, б) все ситуации вторичного контакта и гибридизации, особенно внутри т.н. кольцевых ареалов. Подобные ситуации рассматриваются нами как природный эксперимент, позволяющий оценить достижение обособленности видового уровня в сложных случаях группы форм неясного статуса, на которых «спотыкаются» все концепции вида. Установление прямой причинной связи между видовым уровнем дивергенции двух форм (популяционных систем) и сформированностью систем распознавания «свой-чужой», позволяющих поддерживать обособленность форм даже в ситуации, когда та направленно нарушается их естественной историей, позволяет на современном уровне знаний актуализировать биологическую концепцию вида.

Стендовые доклады

Обучение как решающий фактор эволюции функциональных систем

¹Анохин К.В., ²Бэйтсон П., ³Бурцев М.С.

¹Институт нормальной физиологии РАМН, Москва 103009, Россия

²Кембриджский Университет, Кембридж, Великобритания

³Институт прикладной математики РАН, Москва 125047, Россия

e-mail: k_anokhin@yahoo.com; mbur@ya.ru

Одной из наиболее острых проблем, стоящих перед современной эволюционной теорией, является вопрос об эволюционном возникновении новых форм поведения. Нейробиологические исследования последних лет показывают, что в основе эволюционно сформированного поведения лежит координированная активность миллионов нервных клеток, образование специфических связей между которыми требует участия сотен генов. С одной стороны, для возникновения такой новой интеграции кажется очевидной необходимость одновременного появления многих комплементарных генетических изменений, в противном случае функция не будет обеспечена и организм не получит адаптивного преимущества в естественном отборе. С другой стороны, вероятность синхронного совпадения такого большого числа благоприятных мутаций чрезвычайно мала. Данное противоречие составляет одну из главных проблем в теории эволюции поведения. Еще более глубоким является вопрос о механизмах эволюционного возникновения сложных поведенческих паттернов. Каким образом в филогенезе выстраиваются сцепленные последовательности поведенческих актов, где животное должно выполнить серию действий, каждое из которых недостаточно для адаптации, но своим удачным завершением запускает активацию следующего поведенческого этапа, ведущего к окончательному приспособительному результату?

В поисках ответов на данные вопросы мы исходим из теории системогенеза, разработанной в первоначальной форме П.К. Анохиным (1948, 1949). В ее основе лежит представление о функциональных системах — комплексах распределенных морфологических элементов, взаимодействующих получению целым организмом тех или иных адаптивных результатов. Теория системогенеза исследует механизмы возникновения таких физиологических интеграций — в эволюции, в индивидуальном развитии и при обучении в меняющихся условиях среды. В решении вопроса об эволюционном возникновении функциональных систем она опирается на эпигенетические сценарии, предложенные в конце XIX века Морганом, Болдуином и Осборном (1898) и получившие развитие в работах Шмальгаузена (1939) и Уоддингтона (1942). Согласно теории, эволюционно новые функциональные системы первоначально формируются в ходе процессов индивидуального обучения,

находящих и фиксирующих синхронные объединения элементов, содействующих получению адаптивных результатов. При повторении проблемной ситуации на протяжении многих поколений преимущество начинают получать те особи, генетические вариации индивидуального развития которых способствуют более эффективному обучению в данных условиях. Эти систематические накопления изменений развития, фиксируемые естественным отбором, постепенно ведут к возникновению процессов гетерохронного системогенеза — опережающего созревания элементов и связей, избирательно подготавливающих организм к соответствующей экологической задаче. Таким образом, в процессе эволюции внутри вида происходит постепенный переход адаптивных поведенческих актов из приобретенной формы в эволюционно стабилизированную, реализующуюся в развитии.

Насколько адаптивным является такой эволюционный сценарий? В последние 20 лет, начиная с известной работы Хинтона и Нолана (1988), гипотеза об активной роли поведения в эволюции исследуется с использованием методов компьютерного моделирования. Однако модель Хинтона и Нолана, обладая простотой, имеет трудности с биологической интерпретацией. Другие исследователи пытаются моделировать эволюционный эффект обучения как сглаживание долин между пиками на ландшафте приспособленности. Это предположение содержит допущение о том, что животное еще до начала обучения знает, где надо искать «пик» с необходимым поведением. Кроме этого, как показали последние исследования эволюционных ландшафтов Гаврильцом (1997), при высокой размерности пространства пики с высокой приспособленностью не являются изолированными, а соединены множеством проходов. Это значит, что для ускорения эволюции обучение должно помогать в выборе одной из огромного числа почти нейтральных альтернатив, а не в «перепрыгивании» от одного пика к другому через долину с низкой приспособленностью.

В нашей работе мы моделировали эволюцию популяции, в которой репродуктивный успех отдельного индивидуума определялся числом имеющихся у него функциональных систем, т.е. количеством достигаемых им адаптивных результатов. Предполагалось, что реализация каждой функции за исключением одной («базовой»), зависит от нескольких уже имеющихся систем и дополнительно некоторого множества специфичных для данной системы фенотипических элементов. Другими словами, функция 2 включала в себя функцию 1, а функция 3 функции и 1 и 2, и т.д. для функций с более высокими номерами. Наличие того или иного фенотипического элемента функциональной системы у конкретного индивидуума определялось аллелями его генных локусов. В процессе «обучения» каждому индивидууму давалось фиксированное число попыток найти недостающие элементы следующих функциональных систем. Репродуктивный успех оценивался после «обучения».

Результаты компьютерных экспериментов с моделью показали, что отключение функции «обучения» в модели значительно замедляло скорость

приобретения в процессе эволюции врожденных функциональных систем. При этом отставание нарастало при уменьшении интенсивности мутаций. Таким образом, наличие обучения действительно приводит к значительному ускорению эволюции в модели, что, на наш взгляд, должно обратить внимание теоретической и экспериментальной эволюционной биологии на обучение как один из основных факторов, влияющих на направление и скорость эволюционного процесса.

Работа поддержана грантом Royal Society 46501 и грантом РФФИ 07-01-00180

Дериваты образа жизни предковых популяций в современных особенностях экологии и поведения некоторых видов птиц

¹Банник М.В., ²Брезгунова О.А.

¹Украинский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации,
Харьков 61024, Украина

²НИИ биологии, Харьковский национальный университет,
Харьков 61077, Украина

e-mail: mbanik@operamail.com; o_bresgunova@mail.ru

Известно, что многие виды птиц способны очень быстро расселяться на значительные расстояния и колонизировать обширные пространства. В качестве примеров достаточно указать на экспансию ареала кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*), сирийского дятла (*Dendrocopos syriacus*), горихвостки-чернушки (*Phoenicurus ochruros*), черноголового чекана (*Saxicola torquata*) на территории Восточной Европы за последнее столетие. Такое расселение порой происходит за период времени, соизмеримый с продолжительностью жизни всего нескольких десятков поколений. Трудно ожидать, что за такой короткий срок возможна быстрая эволюция многих поведенческих признаков. И действительно, ряд наблюдаемых в настоящее время особенностей экологии и поведения отдельных видов, на наш взгляд, хорошо объясним как дериват таковых у предковых форм, в недалеком прошлом населявших совсем иные ландшафты и климатические зоны. Поэтому ошибочным представляется распространенное мнение о том, что любая наблюдаемая особенность экологии и поведения вида является отражением недавних адаптационных процессов, приспособления к тем условиям среды, в которых вид существует в настоящее время. Напротив, некоторые признаки оказываются весьма консервативными. Руководствуясь высказанными выше положениями и принимая во внимание вероятную эволюционную историю вида, можно объяснить многие не вполне понятные явления.

Примером могут служить результаты наших долговременных исследований лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов, а также

обыкновенной сороки (*Pica pica*), с применением индивидуального цветного мечения в Харьковской области (Украина). Целый ряд экологических и поведенческих признаков черноголового чекана, на наш взгляд, можно объяснить в связи с вероятным происхождением мигрирующих северных и восточных популяций вида от оседлых средиземноморских популяций. К таким признакам, оставшимся относительно неизменными со времени былого оседлого образа жизни, мы относим, прежде всего, размер территории. В Харьковской области гнездовые участки черноголового чекана достоверно больше, чем территории близкого вида, лугового чекана — в среднем 3,23 и 0,72 га, соответственно ($n_1=11$; $n_2=36$; тест Манна-Уитни: $U=31$, $p<0,01$). Значимость крупных территорий для обеспечения оседлых птиц кормовыми ресурсами в зимнее время хорошо известна. Данные других исследователей (Johnson, 1971) показывают, что у оседлых черноголовых чеканов площадь участков обитания максимальна (и превышает 3 га) в осенний и зимний периоды. Поэтому мы полагаем, что мигрирующие популяции черноголового чекана сохраняют повышенные требования к величине территории в качестве рудимента былой оседлости.

К другим характерным признакам черноголового чекана, отличающим его от лугового и предположительно оставшимся со времени оседлого образа жизни, можно отнести тенденцию к сохранению пары в течение длительного периода времени, в том числе, образование пар на зимовке и пролете (Gwinner et al., 1994; наши данные), длительную задержку взрослых птиц на гнездовых территориях уже после периода размножения до глубокой осени (в Харьковской области — до начала третьей декады октября), длительность сохранения семейных групп (в среднем, на 10—12 суток дольше, чем у лугового чекана) и продолжительность задержки молодых птиц в районе рождения.

Для сороки признаком предковых форм, существовавших в условиях более мягкого климата, мы считаем длительность сохранения внутрисемейных связей. По нашим данным многие молодые сороки не только остаются на гнездовом участке родителей на срок до 11 месяцев, но и могут в этом возрасте принимать участие в совместной защите родительской территории и формировании так называемых «живых изгородей».

Такое же явление отсроченной дисперсии характерно и для некоторых других видов врановых птиц, например, для представителя таежной фауны, кукушки (*Perisoreus infaustus*). У этого вида молодые птицы могут оставаться на территориях своих родителей, отказываясь от собственного размножения, на срок до трех лет (Eggers, 2002). Отсроченная дисперсия при определенных условиях может способствовать проявлению кооперативного размножения, то есть реализации стратегии помощничества, что наблюдали у американской (*P. canadensis*) (Wait, Strickland, 1977) и, предположительно, азиатской кукушки (*P. internigrans*) (Iu et al., 2006), хотя у кукушки в Европе такое поведение отмечено не было (Griesser, 2003). Помощничество, наблюдаемое иногда у некоторых видов палеарктических птиц, например, у золотистой шурки (*Merops apiaster*)

(Приклонский, 2005), длиннохвостой синицы (*Aegithalos caudatus*) (Hatchwell, 2006), также, несомненно, является остаточным проявлением признака, характерного для предковых форм из субтропических и тропических областей.

Мы предполагаем, что признаки «образа жизни» у птиц могут быть разделены на три категории в зависимости от скорости их возможного эволюционного преобразования. В группу консервативных признаков попадают размер территории, тип гнездовой постройки. К группе относительно консервативных признаков может быть отнесено количество кладок в году, длительность сохранения внутрисемейных связей, тип системы размножения. В группу лабильных признаков мы выделяем дальность и преобладающее направление дисперсии, оседлость/перелетность, направление и дальность перемещения на зимовку, формирование «образа гнездового биотопа». Для некоторых из этих признаков получены убедительные свидетельства быстрого изменения за короткие периоды времени (десятки лет; Berthold, 1996). При сравнении эволюции оседлости/перелетности хотелось бы обратить внимание на значимость продолжительности жизни как ключевого фактора (модератора), благодаря изменениям которого по необходимости изменяется и целый ряд других признаков. Уменьшение продолжительности жизни при переходе от оседлого образа жизни к перелетному может повлечь за собой ряд побочных явлений, например, увеличение численности как результат компенсаторной внутрипопуляционной регуляции, возникновение механизма, позволяющего распознавать слишком быстро сменяющихся соседей по гнездовой территории (усложнение песни, обогащение ее имитационными элементами) и т.п.

Моделирование эволюции стратегий кооперации из элементарных действий

Бурцев М.С.

Институт прикладной математики РАН, Москва 125047, Россия

e-mail: mbur@ya.ru

Объяснение эволюции кооперативного поведения является одной из актуальных задач современной биологии и социологии. Развитие теорий родственного отбора, взаимности, многоуровневого и отбора культурных групп приводит к появлению общих подходов к решению этой проблемы. Обычно в данной области исследований основным инструментом, используемым для проверки теоретических предсказаний, является теория игр, представленная аналитическими или мультиагентными компьютерными моделями. Теория игр дает четкие результаты, но, как правило, за это приходится платить простой структурой выигрышей и небольшим числом возможных стратегий. В данной работе мы предлагаем компьютерную модель, обладающую гораздо более широким спектром возможных стратегий, что позволяет подвергнуть теорию

эволюции кооперации более жесткому тесту. В нашей модели агенты имеют ограниченный набор рецепторов, связанных искусственной нейронной сетью с набором элементарных действий. Поведенческие стратегии агентов не заданы заранее, а возникают в процессе эволюции из элементарных действий. Численные эксперименты с моделью продемонстрировали эволюцию хорошо известных в теории игр стратегий — голубя, ястреба и буржуа, а также позволили обнаружить две новые ранее не исследовавшиеся стратегии — кооперативной атаки и обороны. Наши результаты показывают, что эволюция стратегий кооперации возможна даже при таком минимальном предположении, как возможность восприятия агентом наследуемого внешнего маркера другого агента.

Наша работа показывает, что в рамках искусственной эволюции возможно моделирование не только процесса смены одной поведенческой стратегии другой, но и само их возникновение из очень большого пространства потенциальных стратегий. В нашей модели выбор стратегий для агентов не был ограничен некоторым небольшим множеством заданных стратегий, вместо этого каждый агент имел набор возможных сенсорных входов и набор возможных действий. Отбор связей между воспринимаемой ситуацией и действиями происходил в процессе эволюции. Необходимо отметить, что эволюция в модели привела к возникновению многих стратегий, постулированных предыдущими исследователями. Так в отсутствие фенотипических маркеров в эволюции возникли три стратегии, соответствующие стратегиям голубя, ястреба и буржуа. Это показывает, что наши результаты не противоречат теории игр, а представляют ее дальнейшее развитие. При введении в модель маркеров эволюция привела к предсказуемым изменениям трёх базовых стратегий, а также к возникновению одной новой. Кооперирующиеся голуби избегали конкуренции за ресурс с членами своей группы, тогда как кооперативные ястребы — «вороны» не нападали на фенотипически похожих на них агентов. Новой стратегией оказалась стратегия «скворцов», которые жили группами и кооперативно защищали территорию от вторжений.

Работа поддержана РФФИ, грант 06-06-80504.

**Эволюция сигналов ухаживания у саранчовых группы
Chorthippus albomarginatus (Insecta, Orthoptera)**

¹Веденина В.Ю., ²Хельверсен О.

¹Институт проблем передачи информации РАН, Москва 127994, Россия

²Университет Эрланген-Нюрнберг, Институт биологии,

Эрланген 91058, Германия

e-mail: vedenin@iitp.ru

Многие близкородственные виды животных различаются только по брачным сигналам или сигналам ухаживания, таким, как химические (феромоны), акустические, визуальные (окраска и демонстрационные движения) и механические. Сигналы могут достигать высокой степени сложности и различаться у близкородственных видов по многим параметрам. Эти виды, не скрещивающиеся или очень редко гибридизирующие в природе, могут, тем не менее, успешно скрещиваться в лабораторных условиях в отсутствие выбора и давать плодовитое потомство. Кроме того, такие виды почти не различаются по молекулярным маркерам, которые принято использовать для исследования филогенетических отношений. Подобные примеры свидетельствуют о том, что прекопуляционные изолирующие барьеры могут устанавливаться быстрее посткопуляционных. Прекопуляционная изоляция возникает в результате избирательного спаривания, которое в данных случаях является следствием полового отбора, когда конкуренция за спаривание приводит к быстрой дивергенции брачных сигналов.

Каким образом могут быстро эволюционировать брачные сигналы? В решении этой фундаментальной проблемы большое внимание уделяется изучению характера наследования путем проведения количественного генетического анализа различных признаков сигналов.

Близкородственные виды саранчовых группы *Chorthippus albomarginatus* (Orthoptera, Gomphocerinae) демонстрируют чрезвычайно сложное поведение ухаживания, во время которого самцы не только подают сложные акустические сигналы, но и производят демонстрационные движения антеннами, задними голеньями и брюшком. Пять видов этой группы, описанные для Европы (*Ch. albomarginatus*, *Ch. oschei*, *Ch. karelini*, *Ch. lacustris* и *Ch. ferdinandi* sp.n.), хорошо различаются по сигналам ухаживания, тогда как их призывные сигналы сходны. Виды занимают разные ареалы, которые в некоторых случаях незначительно перекрываются. В контактной зоне между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* нами были ранее зафиксированы случаи гибридизации, что свидетельствует о не полностью установленных изолирующих барьерах между этими видами. В данной работе мы провели лабораторные скрещивания не только между указанными двумя видами, но и между другими видами группы *Ch. albomarginatus*. Были получены гибриды от скрещиваний четырех пар родительских видов, причем от скрещиваний *Ch. albomarginatus* x *Ch. oschei* и *Ch. oschei* x *Ch. karelini*

были получены реципрокные гибриды первого и второго поколений. В результате скрещиваний *Ch. albomarginatus* x *Ch. lacustris* и *Ch. albomarginatus* x *Ch. ferdinandi* были получены гибриды лишь в первом поколении и в одном направлении, что свидетельствует о наличии более сильных изолирующих барьеров между этими парами видов. Были записаны и проанализированы сигналы ухаживания 111 самцов родительских видов и 137 гибридных самцов, полученных от разных скрещиваний. Нами проводился сравнительный анализ не только акустических параметров сигнала, но и рисунка движений задних ног, в результате которых генерировался акустический сигнал, а также анализ демонстрационных взмахов задними голеньями. В сигналах родительских видов были выявлены гомологичные элементы, называемые нами «А», «В» и «С», которые различались по порядку чередования, числу, длительности, относительной амплитуде и несущей частоте звука, а также по частоте и степени сложности движений ног.

Генетический анализ показал моногенное наследование одного из признаков — демонстрационных взмахов голеньями. Самцы всех исследуемых видов, кроме *Ch. albomarginatus*, производили этот характерный взмах в начале генерации С-элемента. Анализ гибридных сигналов показал, что в тех скрещиваниях, где один из родителей был *Ch. albomarginatus*, гибриды первого поколения не демонстрировали взмаха голеньями, тогда как во втором поколении четверть гибридов между *Ch. albomarginatus* и *Ch. oschei* имели этот признак. Таким образом, отсутствие демонстрационного сигнала является доминантным признаком.

Сигналы ухаживания гибридов, независимо от комбинации родительских видов, имели ряд сходных признаков. Один элемент гибридной песни, С-элемент, имел большое сходство с призывным сигналом, который практически не различался у всех видов группы *Ch. albomarginatus*. У родительских видов, однако, ни один из элементов сигнала ухаживания не напоминал призывный сигнал. К сходным гибридным признакам можно также отнести характерный рисунок движения ног в процессе генерации трех базовых элементов песни (А, В и С). Для гибридов были характерны простые движения ног вверх-вниз равной амплитуды. Моделирование более сложных движений ног, зарегистрированных у родительских видов, показало, что такие движения могут быть результатом одновременного включения двух генераторов ритма. Можно предположить, что у гибридов генераторы ритма работают всегда последовательно, тогда как у родительских видов работа генераторов происходит то последовательно, то одновременно.

Сходство сигналов ухаживания гибридов, полученных в результате скрещиваний разных пар из пяти родительских видов, дает основание предположить, что сходные гибридные признаки могли быть признаками песни предкового вида группы. Доминирование признака того или иного родителя в гибридной песне может свидетельствовать о более древнем происхождении данного признака. Моделирование рисунка движений ног в процессе генерации

сигнала ухаживания предполагает относительно простой механизм усложнения этого рисунка, что свидетельствует о возможности быстрой дивергенции сигналов ухаживания у саранчовых.

Сравнительный анализ особенностей пищевого и оборонительного поведения леща, плотвы и их реципрокных гибридов

Герасимов Ю.В.

Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл.,
Борок 152742, Россия
e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

Известно, что в природной среде гибриды не достигают большой численности — в зонах интерградации двух видов их частота (F1) составляет, как правило, не более 4—6% (Berrebi et al., 1989; Dowling, Brown, 1989). Генофонд вида представляет собой коадаптированный к специфическим условиям среды комплекс, нарушения в нем при гибридизации приводят к снижению приспособленности гибрида относительно материнских видов. Очевидно, что одной из составляющих данного комплекса являются фиксированные видоспецифические стереотипы поведения. Имеющиеся немногие работы по изучению стереотипов поведения, проводившиеся на межвидовых гибридах, в основном касались репродуктивного поведения (Schroder, Haas, 1988; Falter, Charlier, 1989; Falter, Dufayt, 1991; и др.) и значительно меньше работ посвящено пищевому и оборонительному поведению (Боркин, Даревский, 1980). Это понятно, т.к., например, у рыб размножение происходит в узком диапазоне условий внешней среды при высокой степени «ритуализации», выражающейся в стереотипных специфических позах и движениях. Кормодобывание и оборонительные действия происходят в гораздо более широком диапазоне внешних факторов и ситуаций, что, очевидно, подразумевает большую роль приобретенных поведенческих навыков.

Цель работы состояла в выяснении роли фиксированных поведенческих стереотипов в пищевом и оборонительном поведении. Для этого сравнивалось пищевое поведение леща, плотвы и их реципрокных гибридов без хищника и в его присутствии. В экспериментах моделировалось питание организмами инфавны, когда рыбы добывают кормовые организмы из толщи донного субстрата. Данный тип питания свойственен в естественных условиях и лещу, и плотве (но в разной степени).

Материал для исследований был получен от искусственного скрещивания. В экспериментах использовалась молодь видов основателей и их реципрокных гибридов (F1) в возрасте 7 месяцев с момента выклева при средних размерах: вес $3,5 \pm 0,17$ г, длина 78 ± 6 мм. Эксперименты проводились в 4-х одинаковых аквариумах с площадью дна $1,5 \text{ м}^2$ и объемом $0,4 \text{ м}^3$. Лещи, плотва и их гибриды

находились в них группами по 5 особей, каждая группа в отдельном аквариуме. Кормом для них служили личинки хирономид, которые закапывались в песок на дне аквариума. В качестве хищников использовались окуни длиной 28 см.

Результаты экспериментов показали, что эффективность пищевого поведения гибрида лещ х плотва при питании инфауной выше, чем у плотвы, но ниже, чем у леща, а у гибрида плотва х лещ значительно ниже, чем у леща и гибрида лещ х плотва и не имеет достоверных отличий от плотвы. Эффективность оборонительного поведения была выше у материнских видов, но по типу реакции на хищника гибрид лещ х плотва был ближе к лещу, а гибрид плотва х лещ — к плотве.

Многомерные методы анализа подобия поведения леща, плотвы и их гибридов по девяти поведенческим признакам подтверждают наличие направленного доминирования материнских признаков. При парном сравнении методом главных компонент видов основателей и реципрокных гибридов их поля не перекрываются. При сравнении каждого вида-основателя с гибридом, где данный вид является материнским, наблюдалось значительное перекрытие полей, т.е. многомерный анализ поведенческих признаков показал, что гибриды, значительно отличаясь друг от друга, достаточно близки к материнским видам. Подобная асимметрия в наследовании поведенческих признаков при гибридизации описывалось и ранее (Carlson et al., 1985; Bakker, Theo, 1986; Falter, De Jaegere, 1989; Aspinwall et al., 1993; Gerassimov, 1995).

Лещ, в отличие от плотвы, имеет специфические морфологические приспособления для питания инфауной (Васнецов, 1948а, б). По имеющимся публикациям (Carlson et al., 1985; Aspinwall et al., 1993; Schluter, 1995; Erk'akan, 2005) и в нашем случае (Яковлев, Слынько, 1998) реципрокные гибриды леща и плотвы по морфологическим признакам имели промежуточное наследование. Точки, полученные по результатам анализа морфометрического подобия реципрокных гибридов (по 8 счетным признакам), в пространстве главных компонент образовали единое облако, равноудаленное от точек материнских видов (Яковлев, Слынько 1998).

Направленное доминирование материнских признаков указывает на то, что низкая эффективность пищевого и оборонительного поведения гибридов обусловлена нарушением при гибридизации фиксированных видоспецифических стереотипов поведения.

Видоспецифические поведенческие различия в рамках унаследованной нормы реакции разных видов являются одной из составляющих механизма регулирования межпопуляционных взаимодействий при выборе местообитаний. Давления отбора относительно характерных для материнских видов местообитаний, том числе и по поведенческим признакам, — главная причина низкой гибридной приспособленности и необходимое условие для постоянства вида и его устойчивой приуроченности к специфическому местообитанию.

Эволюция акустической коммуникации у листовых кузнечиков (Orthoptera, Phaneropteridae)

Корсуновская О.С., Жантиев Р.Д.

Биологический факультет МГУ, кафедра энтомологии,
Москва 119992, Россия
e-mail: korsuno@aport.ru, zhantiev@mail.ru

Phaneropteridae — самое крупное семейство кузнечиковых, включающее около 2000 видов из более чем 300 родов, наибольшего видового разнообразия достигает в тропиках. В Западной Палеарктике встречаются главным образом представители Odonturinae, а в других частях ареала — семейства Phaneropterinae. Листовые кузнечики населяют биотопы с обильной травянистой и кустарниково-древесной растительностью, где предпочитают открытые поляны и опушки, в тропическом поясе многие виды ведут древесный образ жизни. Все Phaneropteridae — фитофаги. У них хорошо развиты пассивные способы защиты от хищников: покровительственная окраска и затаивание, в редких случаях наблюдается автогеморрагия.

Эволюция звуковой коммуникации у листовых кузнечиков определяется действием нескольких факторов. Первым из них является необходимость снизить риск нападения хищников (летучих мышей) и паразитов (мух-тахин), находящих жертву по издаваемому ею звуку. Именно под влиянием этого фактора происходит развитие особого, так называемого «медленного», типа звуковой коммуникации (Жантиев, Корсуновская, 1986). Для большинства видов характерна сравнительно низкая акустическая активность, которая преимущественно выражается в больших паузах между аритмичными одиночными звуковыми посылками (до нескольких минут), длительность последних может, напротив, сокращаться. Такой характер сигнализации резко усложняет процесс локализации хищником источника звука, а также снижает энергетические затраты на стридуляцию. Вместе с тем, информативная емкость и помехоустойчивость сигнала снижаются. Для компенсации этих недостатков в процесс акустической коммуникации вовлекаются самки. У них возникает звуковой аппарат, с помощью которого они продуцируют ответные сигналы. Для установления устойчивого акустического контакта между потенциальными брачными партнерами ответ самки должен быть воспринят самцом в определенном видоспецифическом временном интервале после его собственного сигнала. В результате надежность связи существенно повышается. В семействе листовых кузнечиков некоторые виды (например, из родов *Polysarcus*, *Phonochorion*) издают длительные ритмические сигналы, но в этом случае демаскировка компенсируется дополнительными адаптациями: автогеморрагией, предупреждающей окраской и др. Несомненно, под давлением хищников в акустическом репертуаре многих Phaneropteridae появились сигналы протеста. Такие звуки регистрируются у многих насекомых, и было показано

(Masters, 1979), что стридулирующие особи гибнут реже, т.к. хищник часто выпускает издающую звуки жертву и не всегда нападает на нее вторично.

Вторым фактором эволюции акустической коммуникации листовых кузнечиков является совершенствование брачного поведения. Так, у некоторых родов (*Phaneroptera*, *Tylopsis*) происходит расширение акустического репертуара за счет появления прекопуляционных сигналов, а у австралийских и североамериканских *Phanopterinae* в рамках стратегии «акустического паразитизма» возникают «маскировочные» сигналы, с помощью которых самцы скрывают от самцов-сателлитов ответные звуки самки.

Наконец, еще один тип сигналов, очевидно, возникает при необходимости регулировать антагонистические взаимоотношения самцов в популяции. Не вполне ясно, какую роль в жизни кузнечиков-фитофагов играют эти звуки, но, по-видимому, они выполняют функцию территориальных или агрессивных сигналов.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные об акустической сигнализации листовых кузнечиков свидетельствуют о большей сложности временной организации сигналов американских и австралийских *Phanopterinae* по сравнению со звуками палеарктических представителей этого подсемейства. Кузнечики Нового света усложняют сигнал за счет включения дополнительных элементов, вызывающих различные поведенческие реакции, в результате чего издаваемые ими звуки становятся полифункциональными. У листовых кузнечиков Евразии также наблюдаются сходные процессы (возникают триггерные элементы, стимулирующие ответ самки), но они выражены значительно слабее и свойственны сигнализации преимущественно *Odonturinae*. Для *Phanopterinae* же Старого света, напротив, характерно сохранение ритмической структуры призывного сигнала, однако их акустический репертуар расширяется за счет появления сигналов, используемых в разных поведенческих ситуациях: в частности, прекопуляционных и территориальных (агрессии) звуков.

Социальное поведение тимелий и проблема происхождения славковых птиц

Квартальнов П.В.

Биологический ф-т МГУ, кафедра зоологии позвоночных,
Москва 119992, Россия
e-mail: cettia@yandex.ru

Славковые — одна из наиболее сложных и наименее таксономически разработанных групп воробьиных птиц мировой фауны. Современные исследования показали полифилитическое происхождение славковых, что отражено в разбиении их на ряд подсемейств и объединении с тимелиями в

обширное сем. Sylviidae (Sibley, Monroe, 1998). Славки (*p. Sylvia*) в новой системе включены в подсем. Timaliinae, большинство остальных славковых Палеарктики составляют подсем. Acrocephalinae. Происхождение пеночек (*p. Phylloscopus*), камышевок (*p. Acrocephalus*), сверчков (*p. Locustella*), широкохвосток (*p. Cettia*) и близких родов от общего предка представляется весьма вероятным (однако см.: Alström et al., 2006). Одним из основных центров разнообразия Acrocephalinae является Восточная Азия. Допустимо предположить наличие эволюционных связей между палеарктическими славковыми и азиатскими тимелиями.

Данные по славковым птицам получены в 1999–2005 годы в республике Калмыкия, Краснодарском крае и Приморском крае. Изучение биологии и социального поведения тимелий проводили с декабря 2005 по июнь 2006 года в листопадном равнинном лесу на юге Вьетнама (11° 25' с.ш. 107° 25' в.д.). Полученные сведения относятся к тимелиям *Macronous gularis* (MG), *Macronous kelleyi* (МК), *Malacopteron cinereum* (МС), *Pellorneum ruficeps* (PR), *Pellorneum tickelli* (PT), *Malacocincla abbotti* (МА), а также кустарницам *Garrulax leucolophus* (GL; подсем. Garrulacinae). Найдены 48 гнёзд указанных видов.

Размножение тимелий приурочено к сухому сезону (с января-февраля по июль). Птицы многих видов (MG, МК, МС и др.) до начала гнездования кочуют стайками (4–6 ос.), другие (PR, PT, МА) встречаются поодиночке или парами. Пары совместно выбирают участок, где самка либо оба партнёра строят гнездо. Самцы обозначают участки пением. Степень охраны участков и постоянства их границ различны у разных видов. В случае разорения гнезда птицы строят повторное (до трёх раз за сезон), известны попытки второго цикла гнездования (MG, МА). Между последующими циклами гнездования тимелии могут на несколько дней или недель покидать участок, куда потом возвращаются. Наблюдали и смену участков. Для всех видов характерна моногамия. Поведение, связанное с попытками внебрачных копуляций, отмечено только у МС.

Поддержанию контакта между партнёрами по размножению и родственными птицами, кочующими в составе стаи, способствует взаимная чистка оперения. Ей сопутствует особая поза «приглашения к аллопринингу», схожая у всех тимелий, но отличная у кустарниц (GL). Такую позу можно наблюдать у PR, однако реже, чем у стайных птиц. В репертуаре МА ритуализированное поведение аллопрининга исчезло, отчасти оно заменено ритуальным кормлением. Отказом от стайного образа жизни и утерей поведения аллопрининга МА схожа со славковыми. Ритуальное кормление у славковых известно для тростниковой камышевки (*A. scirpaceus*).

По внешнему облику, многим чертам поведения, устройству гнёзд, пигментам скорлупы яиц (редким для тимелий: Walters, 2006), опушению птенцов, участию партнёров в заботе о потомстве МА напоминает широкохвостку (*C. cetti*). Самцы обоих видов обозначают участки в течение всего периода размножения. Песни короткие, простые по структуре. У МА пение обращено преимущественно к соседям (известен один случай образования пары холостым территориальным самцом), у широкохвостки оно служит также для

привлечения самок.

Степень родства МА с широкохвосткой дискуссионна, однако, изучение биологии и социального поведения этого вида позволяет понять, как могла проходить начальная эволюция славковых. Переход к одиночному образу жизни у тимелий связан с особенностями трофического поведения. Стайные птицы кормятся в кронах кустарников (МС), бамбука (МГ) или деревьев (МК), где конкуренция между особями относительно невелика. Одиночные находят корм исключительно на земле (РР), в основаниях куртин бамбука (РТ), либо (МА) ловят крупную добычу в растущих спорадично куртинах ротанговых пальм. Помимо склонности к образованию стай, тимелии отличаются от славковых оседлым образом жизни. Славковые подсем. *Acrocephalinae* регулярно перелётны, самцы первыми появляются на местах гнездования, занимают участки, привлекают самок. Тем не менее, образование пар на пролёте и совместный выбор участков партнёрами известны у многих видов (*Phragmaticola aedon*, *Acrocephalus scirpaceus*, *A. agricola*, *Locustella luscinioides*, *Hippolais pallida* и др.: наши данные). Если предположить, что предок славковых был сходен с МА, то представители родов *Cettia*, *Horeites* и *Urosphena* сохранили простой тип песни и рекламирование участков на протяжении всего сезона размножения, отказавшись от строгой моногамности в пользу регулярной полигинии (хотя самцы сохраняют тесную связь с первой самкой, с которой они могут приступить ко второму циклу гнездования). Славковые других родов сохранили моногамность, хотя некоторые виды (например, в роде *Acrocephalus*: Leisler et al., 2002) также перешли к полигинии. Изначально моногамные славковые утратили простой тип песни. Их сложное рекламное пение, часто включающее имитации, обращено преимущественно к самкам и могло развиваться из подпесни, которая имеется у МА и других тимелий. По-прежнему схоже с подпесней рекламное пение *Phragmaticola aedon* и *Hippolais (Iduna) spp.*

Если наши представления верны, они могут прояснить таксономическое положение ряда видов. Так, большинство общих черт биологии *Cettia*, *Horeites* и *Urosphena* (см.: Квартальнов, 2006) оказываются плезиоморфными и не позволяют объединить эти три рода в один.

**Склонность к инбридингу при выборе брачного партнера
у *Drosophila melanogaster* зависит от генотипа и зараженности
внутриклеточной бактерией *Wolbachia***

¹Куликов А.М., ²Марков А.В.

¹Институт биологии развития РАН, Москва 117334, Россия

²Палеонтологический институт РАН, Москва 117647, Россия

e-mail: amkulikov1962@mail.ru, markov_a@inbox.ru

Избирательность при спаривании играет важную роль в микроэволюционных процессах. Изменения половых предпочтений, сопряженные с процессом экологической адаптации, могут иметь ключевое значение на начальных этапах видообразования, в том числе в условиях симпатрии (Shluter, 2001; Korol et al., 2000). В основе выбора брачного партнера может лежать как принцип «хороших генов», так и более общий принцип «подходящих генов» (Trivers, 1972; Mays, Hill, 2004). Алгоритмы выбора партнера часто ориентированы на снижение вероятности: 1) инбридинга; 2) слишком удаленных скрещиваний (включая межвидовую гибридизацию). Это требует наличия механизмов, позволяющих сравнивать данные о партнере с данными о себе и оценивать степень его генетической близости («родственник — не родственник», «свой — чужой»).

Согласно предложенной нами гипотезе (Марков, Куликов, 2006), тестирование потенциального партнера по принципу «свой — чужой», осуществляемое, в частности, при помощи хеморецепции с возможным использованием сигналов и рецепторов иммунологической природы (белки и пептиды главного комплекса гистосовместимости и др.), может играть важную роль в видообразовании. В общем случае предпочтение отдается партнерам с определенным оптимальным уровнем родства, причем положение оптимума может меняться в зависимости от условий. В благоприятных условиях целесообразно смещение оптимума в сторону более дальнего родства (с целью избежания инбридинга и повышения полиморфизма потомства), тогда как в стрессовых условиях адаптивным может оказаться выбор более близкой родни (чтобы ценные признаки и их комбинации, обеспечившие выживание родителей в критической ситуации, не «размылись» при скрещивании с чужаками).

Опыты по искусственному видообразованию у насекомых, проведенные рядом исследователей, позволяют предположить, что в стрессовой ситуации оптимум действительно может смещаться в сторону предпочтения «своих». В результате между линиями, подвергавшимися интенсивному разнонаправленному отбору, может быстро возникнуть частичная прекопуляционная изоляция (Thoday, Gibson, 1962; Kiliyas et al., 1980; Dodd, 1989; Wilkinson, Reillo, 1994), причем это происходит без участия механизма «усиления» (reinforcement)

(Dobzhansky, 1951; Butlin, 1989). По-видимому, в этой ситуации эндогамия зарождается автоматически в результате быстрых изменений генофонда популяции. У особей в измененной популяции может измениться индивидуальный запах или набор веществ, предъявляемых партнеру для тестирования по принципу «свой — чужой». Любые изменения такого рода могут автоматически приводить к тому, что представители данной популяции начнут воспринимать представителей других популяций своего вида как «чужих». Смещение брачных предпочтений в сторону выбора «своих» в условиях стресса должно способствовать обособлению такой популяции и сохранению сложившихся в ней полезных изменений.

Для экспериментальной проверки этих идей нами изучены брачные предпочтения в двух лабораторных линиях *D. melanogaster* в зависимости от их зараженности бактерией *Wolbachia* (которая не вызывает у исследованных линий эффекта цитоплазматической несовместимости). Предполагалось, что инфекция, меняя биохимический статус насекомого, может изменить и набор антигенов, тестируемых в процессе ухаживания. С другой стороны, инфекция, будучи стрессирующим фактором, может способствовать смещению брачных предпочтений в сторону выбора «своих». Оба эффекта опосредуются генотипом хозяина и поэтому могут различаться в разных линиях, причем линии, более близкие к дикому типу, предположительно должны быть менее склонны к выбору «своих». Эксперименты подтвердили эти предположения. В линии *Б, более далекой от дикого типа и сильнее отягощенной вредными мутациями, зараженность вольбахией повышает успешность и плодовитость самцов (это можно интерпретировать как проявление адаптивной стратегии вольбахии), но не влияет на эти показатели у самцов из второй линии (*К). В линии *Б наблюдается предпочтение «своих» по статусу зараженности; кроме того, зараженные самки *Б предпочитают «своих» также и по генотипу (чаще спариваются с самцами *Б и реже с *К по сравнению с незараженными самками *Б). В линии *К наблюдается предпочтение «чужих» по зараженности; незараженные самки *К предпочитают «чужих» также и по генотипу. Контрастные различия в ассортативности скрещиваний у двух линий не позволяют интерпретировать полученные результаты как проявление адаптивных стратегий хозяина или паразита. Однако эти результаты полностью соответствуют предположению о том, что стресс способствует смещению брачных предпочтений в сторону выбора «своих». В данном случае внутренними стрессирующими факторами являются зараженность вольбахией и принадлежность к линии *Б. В соответствии с этим у наиболее стрессированных мух (зараженных представителей *Б) максимально выражена тенденция к предпочтению «своих», а у наименее стрессированных (незараженных представителей *К) — к предпочтению «чужих».

«Между двух камней»*Натяганова А.В.*

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия

e-mail: avn@lin.irk.ru

Вся жизнь амфиподы *Hyalellopsis variabilis* Dor., 1930 (Crustacea, Amphipoda) проходит между двух камней. Этот эндемичный рак из озера Байкал представляет уникальный образец поведения не только среди ракообразных, но и вообще в животном мире. Рачок обитает в прибрежной полосе озера, на глубине 2—3 м. Лабораторные наблюдения показали, что характерной особенностью этого вида разноногих раков является постоянное и прочное удержание 4—7-й парами грудных конечностей двух камней по обеим сторонам своего тела. Перемещение рачка осуществляется за счёт 3-ей пары грудных конечностей и заднего отдела брюшка (уромы), с помощью которого он отталкивается от грунта, волооча по дну камни. Используемые камни бывают либо соизмеримы с размерами животного (5—6 мм), либо немного больше, однако, как правило, в 4—5 раз превышают его вес. Способ локомоции этого рачка похож на ходьбу человека, опирающегося на костыли или несущего груз под мышками, а след, который оставляет этот рачок на песчаном грунте, напоминает автомобильную колею. При утрате камней, рачок стремится отыскать новые, при этом передвигается неуверенно, рывками, то и дело заваливаясь на бок. У животного без камней 4—7-я пары грудных конечностей остаются в положении выдвинутых щипцов, не участвуя в движении. Поисками и удерживанием пищи заняты две пары первых грудных конечностей. Следует отметить, что с камнями рачок может перемещаться довольно активно (за минуту рачок может преодолеть 10—15 см), легко маневрируя, и вместе с ними забирается даже на другого рачка или камень.

Вопрос, который возникает первым при наблюдении этого странного байкальского эндемика, которого мы образно называли «сизифом», совершенно очевиден: зачем ему камни? Из нескольких тестируемых в наших наблюдениях предположений мы считаем более вероятным следующее: камни необходимы для сохранения правильной ориентации в пространстве, а именно, такого положения тела, которое необходимо для нормальной жизнедеятельности. Об этом красноречиво свидетельствует картина перемещения животного без камней: рачок передвигается с большим трудом, можно сказать, ковыляет, периодически опрокидываясь то на один бок, то на другой. После падения ему приходится совершать целую серию движений, чтобы принять правильное положение тела. Поэтому животное, лишившееся камней, целенаправленно разыскивает для себя новую ношу и, ухватив её, продолжает размеренно и уверенно двигаться. Причины, из-за которой этот рачок вынужден опираться на камни для сохранения равновесия, могут быть в несовершенстве систем:

сейсмосен-сорной, контроля нервной системы над локомоторной функцией и опорно-двигательной. У многих ракообразных, в том числе и некоторых видов амфипод, органом равновесия является статоцист с песчинками, расположенный в основании передних антенн. Кроме того, у ракообразных имеется система органов, которую, по аналогии с сейсмосенсорной системой низших позвоночных (рыб и некоторых земноводных), называют боковой линией. Изучение этой системы у байкальских амфипод с помощью электронной микроскопии выявило наличие в разных участках тела микроструктур, напоминающих гвоздики, и названных клавусами (Механикова, 1995). Полагают, что клавусы — это полифункциональные рецепторы, выполняющие одновременно механо-, хемо- и сейсмосенсорную функции. Микроструктуры боковой линии в этом исследовании не были найдены только у одного вида *H. variabilis* — нашего рачка-сизифа. Возможно, статоцист также отсутствует у этого вида, а удерживание камней обеспечивает рачку функцию этого органа. Для многих членистоногих, особенно для донных, почвенных и живущих в тканях других организмов, характерно стремление к наибольшей поверхности контакта с твёрдыми предметами — тигмотаксис (Бирштейн, 1968). Благодаря тесному контакту с субстратом осуществляется осязательная функция. Не исключено, что камни нашему рачку помогают и в этом. Как показывают экспериментальные данные по нейроконтролю у членистоногих (Верещагин, Лапицкий, 1982), общая координация движений нарушается при отсутствии связей с высшими локомоторными центрами в головных ганглиях и повреждении рецепторного аппарата. Однако, как было видно из картины наших наблюдений, рачок, утративший камни и завалившийся на бок, настойчиво и целенаправленно пытается обрести исходное положение (головой вниз), а затем найти и захватить камни. Это свидетельствует о том, что рачок без камней всё-таки ориентируется в пространстве, хотя и с трудом.

По классификации жизненных форм, этот вид амфиподы отнесён к группе вооруженных ходячих литофилов (Тахтеев, 2000), но, как оказалось, строение 4—7-ой конечностей, которые у активно перемещающихся видов участвуют в движении, у нашего рачка-сизифа мало приспособлены для этой функции. У рачка-сизифа последний членик 4—7-ой пар конечностей, дактилоподит, загнут почти под прямым углом по отношению к предшествующему членику. Такое строение ходильных ног свидетельствуют о невозможности хождения, но о возможности зацепляться за какие-либо объекты. Сравнение строения конечностей рачка-сизифа с другими видами амфипод, ведущих прикрепленный образ жизни, обнаружило следующее. Характерной морфологической особенностью паразитических амфипод, живущих на своих более крупных собратьях, является изогнутость последних члеников грудных конечностей, а также развитость когтей на них (Тахтеев, 2000). Положение захватывающих камни конечностей у рачка-сизифа сходно с последними 3-мя парами грудных конечностей у байкальской амфиподы *Dorogostaiskia parasitica* (Dybowsky, 1874), обитающей на поверхности байкальской губки. Перемещаясь

вне привычного субстрата, этот рачок, практически так же, как и рачок-сизиф не использует их для движения. Согласно современным таксономическим схемам (Тахтеев, 2000; Камалтынов, 2001), эти виды амфипод являются близкородственными. Возможно, особенность поведения байкальского эндемичного рачка-сизифа *H. variabilis* удерживать камни для адекватной ориентации в пространстве эволюционно происходит от образа жизни на другом организме.

Автором впервые получены фото- и видеоматериалы, подтверждающие вышеописанную поведенческую особенность *H. variabilis*.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 04-04-48945.

Аберрации звукового сигнала степного сурка (*Marmota bobak*)

Никольский А.А.

Экологический факультет РУДН, Москва 113093, Россия

e-mail: bobak@list.ru

В звуковом предупреждающем об опасности сигнале (далее — сигнал) степного сурка обнаружены аберрации — отклонения от нормальной для вида структуры спектра. Аберрации проявляются в двух формах: 1) аберрация частотной модуляции (А_ЧМ); 2) аберрация амплитудной модуляции (А_АМ). Сигнал (реакция сурков на присутствие человека) записан на магнитную ленту в полевых условиях. Общий объём материала составляют акустические реакции 349-ти особей. Материал собран в 6-ти локальных популяциях (в скобках приведены рабочие названия популяций): 1) Великобурлукский р-н Харьковской обл. (Харьков); 2) Меловский р-н Луганской обл. (Луганск); 3) Ульяновская обл. (Ульяновск); 4) Грачёвский (Грачёвка), 5) Кувандыкский (Кувандык) и 6) Светлинский (Светлый) р-ны Оренбургской обл. Всем видам сурков свойственна видовая специфика сигнала (Никольский, 1976; Blumstein, 2003). Сигнал степного сурка представляет собой последовательность звуков, состоящих из двух спектральных компонент, низко- и высокочастотного. В отличие от сигнала других видов сурков группы bobak (серого сурка, тарбагана и гималайского сурка), в сигнале степного сурка низко- и высокочастотный компоненты разделены относительно длительной паузой. Частотная модуляция высокочастотного компонента имеет иной, чем у других видов, характер асимметрии — глубина частотной модуляции в начале высокочастотного компонента меньше, чем в его завершающей стадии. Отсутствует периодическая амплитудная модуляция высокочастотного компонента. Но, как и у других видов сурков, частота этого компонента изменяется плавно. Аберрации проявляются в следующем. В случаях А_ЧМ в начале сигнала частота нарастает плавно, но в конце первой четверти высокочастотного компонента скорость увеличения частоты резко возрастает. В средней трети компонента частота

изменяется очень медленно. В начале последней четверти она стремительно падает, медленно затухая к концу сигнала. В случаях А_АМ последняя половина или последняя треть высокочастотного компонента подвержена глубокой периодической амплитудной модуляции, что, в соответствии с теорией колебаний (Баскаков, 2003), приводит к формированию боковых частот выше и ниже несущей частоты. [Недавно (Никольский 2007) была показана связь между амплитудной модуляцией и характером спектра сигнала у трёх видов сурков — тарбагана, красного сурка и сурка Мензбира]. В результате, характеристика частотной модуляции (сонограмма) изменённого абберацией сигнала мало отличается от типичного сигнала монгольского сурка (*M. sibirica*). Однако, несмотря на абберации, асимметрия высокочастотного компонента, свойственная сигналу данного вида, сохраняется так же, как и положение низкочастотного компонента относительно высокочастотного. Учитывая отсутствие абберации ритмической структуры сигнала и сохранение в случаях абберации обычных для нормального сигнала спектральных максимумов, можно предположить, что изменения, вносимые абберацией, мало влияют на выполнение сигналом его функции предупреждения об опасности. А_ЧМ встречаются значительно чаще, чем А_АМ. В общей выборке (349 особей) А_ЧМ обнаружена в 83 случаях, что составляет 24%. В то время как А_АМ обнаружена всего лишь в 4-х случаях, что составляет 1,1%. В разных локальных популяциях абберация сигнала встречается с разной частотой. Общая тенденция состоит в том, что частота абберации уменьшается в направлении от запада видового ареала к востоку. А_ЧМ распределяется между локальными популяциями с запада на восток: Харьков — 52,4%; Луганск — 17%; Ульяновск — 19%; Грачёвка — 16%; Кувандык — 9%; Светлый — 8%. Соответственно А_АМ: Харьков — 2,4%; Луганск — 1,2%; Ульяновск — 0%; Грачёвка — 0%; Кувандык — 3%; Светлый — 0%. Обращает на себя внимание высокая частота аббераций в сигнале сурков, населяющих Харьковскую область (популяция Харьков). Это относится как к А_ЧМ, так и к А_АМ. Частота акустической абберации, вероятно, зависит от изолированности популяции. Можно предположить, что в изолированных популяциях с большей вероятностью накапливаются генные мутации, ответственные за абберации сигнала. Поселения сурков, населяющие Великобурлукский район Харьковской области, где встречаемость аббераций особенно высока, в наибольшей степени длительно изолированы от основной части видового ареала. Главной причиной изоляции являются исторически сложившиеся антропогенные факторы. Непосредственной причиной акустических аббераций являются, видимо, изменения в соответствующих отделах мозга, ответственных за вокализацию, а не морфологических структур голосового тракта. В пользу этого говорит тот факт, что абберации сигнала не выходят за пределы частотно-временных параметров, обычных для сигнала сурков группы *bobak*, — наличие низкочастотного компонента, положение спектральных максимумов, диапазон частот и длительность сигнала соответствуют его «нормальному» типу. Предложенное сообщение я

рассматриваю как предварительное, имеющийся в нашем распоряжении материал позволит в будущем провести более детальный анализ межпопуляционных различий частоты и формы акустических аберраций сигнала не только степного, но и других видов сурков. В заключение, приношу глубокую благодарность моим коллегам, принимавшим участие в сборе полевого материала: [В.Н. Руди], Н.Л. Нестеровой, Е.Е. Рошиной, О.В. Сорока, М.В. Сухановой. А также директору Государственного Дарвиновского музея А.И. Клюкиной, благодаря содействию которой удалось оцифровать и таким образом сохранить уникальную коллекцию звуковых сигналов млекопитающих.

Пищевое поведение трехзубой миноги в морской период жизни

¹Орлов А.М., ²Винников А.В., ¹Пеленев Д.В.

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140, Россия

²Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Петропавловск-Камчатский 683602, Россия
e-mail: orlov@vniro.ru, vinnikov@kamniro.ru

Трехзубая минога является эндемичным для Северной Пацифики видом паразитических миног, широко распространенной в регионе от центральной части о. Хонсю (префектура Точиги, Япония) и Мексики (река Санто-Доминго) на юге до северной части Берингова моря на севере. В пресноводных и морских экосистемах бассейна северной части Тихого океана данный вид играет важную и многогранную роль. С одной стороны, трехзубая минога служит пищей огромному числу водных животных, начиная от речных раков и кончая рыбающими птицами и морскими млекопитающими. С другой стороны, она сама паразитирует на различных видах рыб и даже некоторых видах китов, нанося огромный вред запасам промысловых видов рыб, включая сельдь, хека, треску, минтаю, лососей, палтусов, морских окуней и др. Данный вид также представляет определенный интерес для промысла, который в ограниченных масштабах в настоящее время существует только в водах штата Орегон (США).

Обитая в реках, ее личинки-пескоройки питаются детритом и микроскопическими организмами. Речной период жизни трехзубой миноги изучен достаточно хорошо. О морском же периоде, когда она ведет паразитический образ жизни, имеются лишь отрывочные сведения (Новиков, 1963; Абакумов, 1965; Scott, Grossman, 1973; Beamish, 1980). Известно достаточно большое число видов рыб, на которых паразитирует данный вид. Но вопросы, связанные с селективностью трехзубой миноги по отношению к виду, размеру и полу жертвы, характер оставляемых ею ран (размеры и положение на теле) изучены крайне недостаточно.

В 2001—2004 годах в северо-западной Пацифике (тихоокеанские воды

северных Курильских о-вов и Камчатки, западная часть Берингова моря) собраны материалы по жертвам трехзубой миноги, позволяющие охарактеризовать селективность данного вида по отношению к виду, размеру и полу жертв, а также особенности наносимых им ран. Исследования проводили в соответствии с методикой, разработанной Орловым и Винниковым (2005). Рыб со следами атак миноги отбирали из уловов, измеряли длину и массу тела, определяли пол, число и тип ран, их расположение и размеры (диаметр и глубину). Деление поверхности тела жертвы на 6 секторов проводили по схеме Леннона (Lennon 1954) с небольшими изменениями в нумерации в соответствии с частотой встречаемости ран. Всего было проанализировано около 400 особей 12 видов рыб.

Анализ траловых уловов, в которых была отмечена минога, позволяет заключить, что она паразитирует на видах, имеющих определенные линейные размеры, форму тела, консистенцию мяса и привязанность к грунту. Так, жертвами миноги становятся, как правило, крупные (исключение — сельдь) рыбы с обычной рыбообразной формой тела (тресковые, морские окуни, угольная рыба) или уплощенной формой тела, но плавающие, как обычные рыбы (палтусы). В то же время, минога не нападает на скатов и камбал, ведущих донный образ жизни (исключение — бородавчатая камбала), мелких бычков и лисичек, рыб с угреобразной формой тела (ликоды, стихей) и рыб с сильно обводненным мясом (морские слизни и макрурусы).

Видовой состав жертв трехзубой миноги в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки существенно различался. В первом районе она чаще всего атаковала черного палтуса (37% общего числа жертв), минтая (28%), сельдь (15%) и американского стрелозубого палтуса (8%). Во втором районе ранения от миног наиболее часто обнаруживались на теле белокорого палтуса (52%), минтая (17%) и азиатского стрелозубого палтуса (13%).

Практически у всех жертв выявлена селективность атак миног по отношению к размеру, полу, стороне тела и различным участкам тела. Средние длины рыб-жертв миноги были существенно меньше, чем в уловах у минтая, азиатского стрелозубого палтуса и черного палтуса; практически равными у белокорого и американского стрелозубого палтусов; заметно больше у сельди и трески.

Самцы черного палтуса, минтая и трески подвергались атакам миног чаще, чем самки. В отношении сельди, белокорого и азиатского стрелозубого палтусов отмечена обратная картина. У палтусов подавляющее большинство ранений отмечено на слепой стороне тела, у минтая и сельди — с правой стороны, у трески — с левой. Минога наиболее часто атаковала участки брюха у черного палтуса, минтая, белокорого и стрелозубых палтусов, спину — у сельди и головной отдел — у трески.

Максимальные размеры и глубина ран отмечена на теле черного палтуса, трески и минтая. Чаще всего следы от присасывания, характеризующие процент неудачных атак, наблюдались на теле всех видов палтусов.

Сравнительный анализ моторики полового поведения лебедей (*Cygnus, Anseriformes*) мировой фауны

1Панов Е.Н., 2Павлова Е.Ю.

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

²Московский зоопарк, Москва 123242, Россия
e-mail: panoven@mail.ru

Степень филогенетической близости 6 видов лебедей мировой фауны варьирует в широком диапазоне. Для уточнения таксономического статуса и филогенетических связей лебедей в течение четырех весенних сезонов (март–июнь) 2002–2005 годов на прудах Московского зоопарка и питомника зоопарка под Волоколамском проводили инвентаризацию оптических и вокальных сигналов всех представителей группы Гусеобразных, фиксируя наблюдения на видеопленку.

Всю сложную последовательность поведения при спаривании можно подразделить на три стадии: предкопуляционные демонстрации, собственно копуляция и посткопуляционное взаимодействие. Попытка выделить элементы полового поведения, присущие всем шести видам, показывает, что число таких элементов невелико: это синхронные погружения в воду головы и шеи, удерживание самки за шею или голову во время садки, последовательное или синхронное приподнимание партнеров над водой со взмахами расправленными крыльями, посткопуляторные чистки и/или купания. Вообще, эти элементы поведения характерны не только для лебедей, но и для всех без исключения представителей отряда Гусеобразных.

Межвидовые различия сводятся к следующему. У кликуна, тундрового лебедя и трубача половое поведение подчиняется единой схеме, наиболее простой и экономичной по сравнению с другими видами. Предкопуляторные взаимодействия ограничиваются совместными ныряниями, которые прогрессивно синхронизируются. Перекрест шей наблюдается лишь в редких случаях и выглядит как случайное событие, зависящее лишь от взаимного расположения партнеров. Однако такое случайное соприкосновение явно стимулирует самца к началу садки. У всех трех видов взаимодействие завершается «вертикальной стойкой» с поворотом партнеров «лицом» друг к другу.

У черного лебедя, в отличие от всех прочих видов, каждый из партнеров совершает предкопуляционные «нырки», перекидывая шею через шею другого участника взаимодействия. При этом роли партнеров («верхний» — «нижний») периодически меняются при сохранении тесного тактильного контакта. Нырки обеих птиц зачастую совершаются строго одновременно («верхний» партнер тяжестью своего тела как бы подает сигнал «нижнему» для очередного погружения головы и шеи). По ходу взаимодействия шеи партнеров тесно

соприкасаются и перекрещиваются, так что самец налегает килем на основание шеи самки. Сделав садку, он начинает нащупывать клювом точку захвата шеи самки, чтобы удержать ее во время спаривания. С его окончанием обе птицы вытягивают шеи вертикально вверх, после чего, согнув их дугой (так, что клюв направлен вниз), плывут в противоположные стороны.

У шипуна предкопуляционные взаимодействия отличаются максимальной длительностью. Помимо элементов, общих для всех изученных видов, они включают в себя: 1) последовательность плавных поклонов с поворотами головы, выполняемых партнерами синхронно (при этом птицы иногда соприкасаются щеками); 2) периодические чистки или потирания бока клювом, явно нарушающими синхронность ныряний на начальных этапах взаимодействия. Эпизодическое «перекрещивание шей» наблюдается лишь в конечной стадии совместных нырков, причем, в отличие от черного лебедя, «верхнюю позицию» занимает, как правило, только самец. Соприкосновение партнеров основаниями шей служит, по-видимому, стимулом к началу садки. По окончании садки партнеры «топчутся», приподнимая туловище над водой, и поворачиваются «лицом» друг к другу. В этот момент они могут соприкасаться грудными отделами. Поза «шея дугой — клюв вниз», ярко выраженная у черного лебедя, выглядит редуцированной.

У черношейного лебедя синхронизация предкопуляционных ныряний также прогрессивно возрастает. На пике синхронизации, когда головы обоих партнеров находятся под водой, самец хватается самку за затылок, одновременно делая садку. На протяжении всей копуляции голова самца (а не только самки) остается под водой. Эти два обстоятельства принципиально отличают поведение данного вида от того, что наблюдается у всех прочих. Сразу по окончании спаривания оба партнера принимают характерную позу «шея дугой — клюв вниз», напоминающую таковую у черного лебедя.

Мы предполагаем, что черношейный лебедь представляет собой форму, эволюционно далекую от лебедей и лишь конвергентно сходную с ними. По особенностям поведения этот вид далек не только от лебедей, но и от гусей. Показано также, что кликун и малый лебедь по характеру моторики и вокализации несравненно ближе друг к другу, чем каждый из них по отношению к трубачу. Иными словами, кликун и трубач представляют собой самостоятельные виды, а не подвиды *C. c. cygnus* и *C. c. buccinator*, как полагают некоторые систематики.

Полученные материалы свидетельствуют о явном упрощении ритуала спаривания в молодой ветви таксона лебедей (северные виды) по сравнению с видами более древними (каковыми, на наш взгляд, являются черный лебедь и шипун). Этот вывод ставит под сомнение бытующие представления об имманентном усложнении сигнальных репертуаров в ходе их эволюции за счет процесса ритуализации.

Данное исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант 05-04-48171.

Эколого-этологические адаптивные реакции обыкновенного ремеза (*Remiz pendulinus*) в локальной популяции на севере ареала

Пятак Л.П.

Удмуртский государственный университет, Ижевск 426034, Россия
e-mail: lp@uni.udm.ru

При расширении ареалов животных краевые местообитания являются для микропопуляций основателей средой обитания нового качества, к которой у них формируются определенные адаптации. В последние годы идет активное расселение обыкновенного ремеза (*Remiz pendulinus* L., 1758) в северном направлении. В 1994 году вид появился на гнездовании в окрестностях г. Ижевска (Зубцовский и др., 1995).

В результате исследований в 1995—2006 годах в малочисленной (2—5 пар ежегодно) локальной популяции обыкновенного ремеза на северном пределе распространения (56° 48' с.ш. 53° 12' в.д.) выяснены эколого-этологические адаптивные реакции, позволяющие виду успешно закрепиться в новых экологических условиях. Структура поселения определялась наблюдением за размножением и социальными контактами индивидуально меченых птиц ($n = 84$). Под наблюдением было 69 гнездовых построек, 52 из них — жилые, остальные — т.н. «холостые» (Пятак, 2003).

Выяснены миграционные сроки взрослых и молодых ремезов в районе исследований. Прилет приходился на конец апреля, начало мая и зависел от характера весны (крайние даты — 20.04.2000, 15.05.1998). Отлет взрослых происходил с середины до конца июля, причем у самцов миграционная активность наступала раньше, чем у самок. Молодые оставались в районе рождения до конца первой декады сентября. Выявлена тесная связь слетков с гнездом, где они ночевали практически до отлета.

Регистрировались возвраты взрослых и молодых ремезов в район исследования. Отмечена довольно высокая филопатрия (7,7—12,5%), по-видимому, связанная с низкой плотностью в пограничной популяции и инсулярным эффектом (Пятак, Зубцовский, 2007). Дважды отмечены возвраты ремезов на места рождения через два года.

Выяснены особенности гнездования ремезов в исследуемой популяции: моноцикличность, высокий консерватизм в выборе мест гнездования, фиктивное насиживание в условиях высоких температур воздуха, увеличение сроков инкубации при экстремально низких температурах, компенсаторное гнездование после неудачи в первом цикле, стабильная успешность размножения при различных энергетических затратах — 5.0—6.1 птенцов на самку, уязвимость популяции от критических погодных условий и другие (Пятак, 1999, 2001, 2003, 2005, 2007; Пятак, Григорьев, 1999; Пятак, Черных, 2001; Пятак, Габдрахманова, 2005).

Выявлены поведенческие модификации для достижения репродуктивного

успеха в парцеллярном поселении, связанные с численным преобладанием самцов: отсутствие явного территориального поведения, устойчивые внутривидовые контакты, кооперация холостых самцов с генеративной парой, регулярные полиандрийные альянсы, «рокировка» структуры поселения после массовой неудачи в гнездовании вследствие погодного эффекта, смена рангового статуса у самцов, клептогамия и другие (Пятак, 2003, 2005, 2006; Пятак, Габдрахманова, 2005; Пятак, Зубцовский, 2007).

В исследуемой популяции обыкновенного ремеза в условиях ограниченности социальных контактов с конспецифичными особями не было активного саморекламирования самцов и охраны большой территории. Птицы контролировали лишь крону дерева с гнездом и то, в основном, в начале гнездового цикла.

При минимальном количестве одновидовых соседей отношения были персонализированы. В период гнездостроения регулярно наблюдались взаимные визиты самцов и реже самок, как холостых, так и семейных. Поначалу происходило немедленное изгнание визитеров хозяевами за пределы гнездового дерева. Эпизоды агрессии самок к чужакам мы наблюдали чаще, чем у самцов и на протяжении всего репродуктивного цикла. Но, по-видимому, агрессия самок была избирательной, либо мнимой, так как давала шансы другим самцам регулярно появляться у гнезда, иногда вносить свой вклад в гнездостроительство и даже спариваться с самкой, хотя осуществлялось это, как правило, в отсутствие самца-хозяина. В дальнейшем такой «гость» мог стать субдоминантом в сложившемся союзе. Самцы-доминанты позднее вполне терпимо относились к примкнувшим к паре субдоминантам, позволяя часто быть им более активными и в достраивании гнезда, и в выкармливании птенцов. Иногда субдоминантный самец становился доминантом в повторном гнездовом цикле самки. Зарегистрирован случай, когда первое гнездо пары, к которой примкнул самец-субдоминант, было разорено серой вороной. Исходная пара распалась. Самец-субдоминант из данного альянса уже в роли доминанта с этой самкой переместились на соседний участок и начали строить новое гнездо. А доминантный самец из того распавшегося союза сразу примкнул в качестве субдоминанта к другой сложившейся паре, у которой строительство гнезда и откладка яиц завершались. И здесь поведение самца-хозяина к чужаку было лояльным, так как его самка должна была приступить к насиживанию, и этот самец все больше времени отсутствовал у своего гнезда. Его самого в это время и чуть позже мы наблюдали у другого, более позднего, чем его собственное, строящегося гнезда, где он демонстрировал себя в качестве субдоминанта.

В среднем при двукратном численном преобладании самцов в локальном поселении ремезы использовали различные способы максимальной реализации репродуктивного потенциала. В результате «адаптивного» поведения самок холостые и субдоминантные самцы, по-видимому, имели реальные шансы оставить свои гены в потомстве в полигамных группах и поэтому смирились с ролью субдоминантов, хотя и стремились к абсолютному личному вкладу в

репродуктивный результат в моногамном объединении. В один из сезонов зафиксирован случай стимуляции распада пары путем «разорения» их гнезда холостым самцом — начальная кладка из двух яиц была им наклонута. В итоге пара распалась, и самка стала вакантной, что, вероятно, и было нужно холостому самцу при значительном дефиците самок.

Значение акустической коммуникации и полового поведения в формировании сообществ саранчовых (Orthoptera, Acridoidea)

Савицкий В.Ю.

Биологический факультет МГУ, кафедра энтомологии,
Москва 119992, Россия
e-mail: svy@gcnet.ru

Видоспецифические особенности акустического и полового поведения саранчовых, обеспечивающие репродуктивную изоляцию видов, имели большое значение в процессе формирования сообществ этих насекомых. При этом таксономический состав сообществ саранчовых отчасти был предопределен и морфо-физиологическими особенностями механизмов звукоизлучения разных Acridoidea. Самым совершенным, феморо-тегминальным механизмом издавания звуков и, соответственно, наилучшей системой акустической связи среди саранчовых обладают виды подсемейства Gomphocerinae. Их сигналы имеют наиболее сложную и разнообразную амплитудно-временную структуру. Благодаря высоковидоспецифичным и помехоустойчивым призывным сигналам этих насекомых возможны сосуществование многих видов в едином акустическом пространстве и надежная встреча полов только на основе фонотаксиса (гомфоцероидный тип стратегии полового поведения). Поэтому именно эти саранчовые сформировали многовидовые сообщества в биотопах лугового и степного типов с густым злаковым травостоем, где использование зрительных стимулов неэффективно.

Подобные местообитания освоили и некоторые виды подсемейств Acridinae (Phlaeobini) и Oedipodinae (Parapleurini) и семейства Catantopidae (многие Oxyini и Tropidopolini), имеющие разные типы стратегий полового поведения. Однако акустические системы связи этих саранчовых менее совершенны, поскольку на основе тегмино-феморального, тиббио-тегминального и ряда других механизмов звукоизлучения оказалось невозможным сформировать большое разнообразие высоковидоспецифичных и помехоустойчивых призывных сигналов. Многие виды Oedipodinae, Acridinae, Pamphagidae и Catantopidae издают призывные сигналы довольно разнообразной амплитудно-временной структуры с помощью крыльев. При этом самцы и самки находят друг друга благодаря сочетанию акустического и демонстрационного поведения (эдиподиоидный тип стратегии полового поведения). Но встречу полов таких саранчовых обеспечивают не

только акустические, а и зрительные стимулы. Поэтому представители этих групп Acridoidea не смогли сформировать в биотопах с густым растительным покровом многовидовые сообщества, в которых была бы обеспечена надежная встреча полов и репродуктивная изоляция большого числа видов.

Вместе с тем саранчовые с эдиподиоидным типом стратегии полового поведения совместно с Gomphocerinae сформировали многовидовые сообщества в местообитаниях с разреженным растительным покровом, где эффективно использование не только звуковых, но и зрительных стимулов. Кроме того, именно такие саранчовые образуют многовидовые сообщества в биотопах с наиболее редким травостоем и самыми жесткими микроклиматическими условиями, где Gomphocerinae практически не встречаются.

Наиболее вероятным нам представляется следующий сценарий заселения саранчовыми ландшафтов разных типов. Важнейшей синапоморфией надсемейства Acridoidea является наличие слуховых (тимпанальных) органов. Их формирование у предков саранчовых скорее всего было связано с постепенным переходом к использованию в половом поведении акустических стимулов. По-видимому, первые Acridoidea подобно Eumastacoidea были тамнобионтами, населяли опушки лесов и редколесья и имели эдиподиоидный тип стратегии полового поведения. Впоследствии такие саранчовые широко расселились и в ландшафтах с разреженным растительным покровом. На этом этапе эволюции саранчовых, вероятно, и возникли все их крупнейшие семейства (Pamphagidae, Pyrgomorphidae, Catantopidae и Acrididae). Отдельные представители Pyrgomorphidae, Catantopidae, Acridinae и Oedipodinae со временем освоили и интразональные луговые сообщества по берегам водоемов. Но только с появлением подсемейства Gomphocerinae, наиболее молодой группы Acridoidea, в таких биотопах сформировались по-настоящему многовидовые сообщества саранчовых. Подобные сообщества Gomphocerinae сформировали позднее в появившихся в конце палеогена степных ландшафтах. Возникшие примерно в это же время полупустыни Gomphocerinae успешно заселили совместно с саранчовыми, имеющими эдиподиоидный тип стратегии полового поведения. В этой связи уместно отметить, что среди Stenobothrini, самой молодой трибы подсемейства Gomphocerinae, преобладают виды, связанные со стациями степного типа, а среди более широко распространенных триб Gomphocerini и Chrysochraontini — виды, приуроченные к биотопам лугового типа.

Однако эволюция саранчовых шла не только в направлении совершенствования систем их акустической связи. Во всех крупных филетических линиях Acridoidea, кроме Oedipodinae и Gomphocerinae, много «немых» или акустически малоактивных видов, имеющих подисмоидный тип стратегии полового поведения (при этом среди Pyrgomorphidae и Catantopidae такие виды преобладают). Самцы и самки этих саранчовых находят друг друга, главным образом, благодаря зрению, для ряда видов доказано важное значение феромонной коммуникации, характерно также образование скоплений особей

в определенных участках биотопа. По-видимому, уже на ранних этапах эволюции Acridoidea многие группы саранчовых перешли к подобной стратегии полового поведения. В большинстве случаев это сопровождалось сильным укорочением крыльев или полным исчезновением как крыльев, так и тимпанальных органов. Такие саранчовые богато представлены во всех горных системах, где, как правило, связаны с широколиственным лесом. А в тропических лесах, где практически отсутствуют акустически активные саранчовые, они сформировали богатейшую дендрофильную фауну.

Разнообразие вариантов поведения молодых славков (*Sylvia*) как адаптация к поддержанию генетического разнообразия популяций

Симонов С.А.

Институт биологии КарНЦ РАН, лаборатория зоологии,
Петрозаводск 185610, Россия
e-mail: ms@krc.karelia.ru

Мы изучали послегнездовые перемещения молодых садовых (*Sylvia borin*) и черноголовых (*S. atricapilla*) славков. Исследования проводились в 2003 и 2004 годах на базе орнитологической станции ЗИН РАН на Куршской косе Балтийского моря. Основными задачами исследований было изучение динамики двигательной активности птиц во время послегнездовых перемещений, выявление биотопических предпочтений молодых особей, анализ влияния погодных факторов, изучение особенностей послегнездовых перемещений разных особей из одного выводка.

Молодых птиц метили в семидневном возрасте стандартными алюминиевыми и цветными пластиковыми кольцами. До момента достижения слетками 30-дневного возраста за ними велись визуальные наблюдения. Птиц, достигших тридцатидневного возраста, метили радиопередатчиками, что позволяло регистрировать их перемещения методом радиотелеметрии. За два года исследований в пределах стационара было найдено 44 гнезда птиц изучаемых видов, окольцовано 68 птенцов, произведено более 4000 регистраций местонахождения птиц с использованием метода радиотелеметрии.

Выявлено, что перемещения молодых садовых и черноголовых славков строго индивидуальны. Для части особей ($n = 4$) наблюдалось постепенное снижение активности дневных перемещений в течение периода наблюдений (в среднем 10 дней), тогда как для других птиц в это время было отмечено увеличение ($n = 14$); кроме того, были выявлены особи, активность дневных перемещений которых постоянно изменялась в течение всего периода наблюдений ($n = 3$). Средняя суточная активность за весь период наблюдений у большинства наблюдаемых птиц ($n = 19$) была высокой в первые 6 часов после восхода солнца, а затем постепенно снижалась. Две птицы показали обратную

картину. После рассвета их активность была достаточно низкой, а в течение дня — повышалась. Величина среднедневной активности перемещений в течение всего периода наблюдений была строго индивидуальна для каждой особи.

Во время послегнездовых перемещений славки придерживались тех же биотопов, что и в гнездовой период. Отсутствие отличий в выборе биотопов может свидетельствовать о том, что все особи стремятся запечатлеть именно пригодный для гнездования участок.

Не было выявлено достоверной зависимости изменения активности перемещений от погодных условий ($p > 0,05$ для всех анализируемых погодных факторов). Однако полностью отвергать влияние погоды на активность послегнездовых перемещений молодых птиц, по-видимому, не следует. Отсутствие статистически достоверной связи между изменением активности послегнездовых перемещений и погодными условиями может объясняться тем, что в периоды наблюдений не отмечалось резких перемен погоды, способных оказать значительное влияние на изменение активности птиц.

Особь из одного выводка проявляли различную склонность к перемещениям (различия в активности перемещений могли достигать двадцатикратных значений). Возможно, эти различия были обусловлены половой принадлежностью. Однако на данном этапе проверить это предположение не удалось.

Возможно, рано покидающие район рождения особи могут активно участвовать в дисперсии, в то время как для остальных птиц может быть свойственна сравнительно низкая пространственная активность. В нашей работе лишь немногие молодые особи оставались в районе рождения после достижения 30-дневного возраста, причем остальные молодые птицы покидали территорию стационара еще в выводках или вскоре после их распада. При этом лишь 47% особей от общего числа вылетевших из гнезд птенцов было отловлено при достижении 30-дневного возраста и помечено передатчиками. Судьбу остальных, рано покинувших район рождения, птенцов и характер их послегнездовых перемещений, к сожалению, проследить не представлялось возможным. Таким образом, нами прослежены перемещения лишь части молодых птиц участка исследований.

В ходе работы было выявлено широкое разнообразие вариантов поведения молодых славков на этапе послегнездовых перемещений, что отмечалось и другими исследователями (Greenwood, Harvey, 1982). Изучение послегнездовых перемещений молодых хищных птиц с использованием радиотелеметрической и спутниковой аппаратуры также показало индивидуальность в выборе направления и расстояния перемещений (Newton, Rothery, 2000; Wyllie, 1985). Отсутствие общих закономерностей в пространственной активности молодых птиц обеспечивает их независимое рассредоточение по различным территориям, которые они запечатлевают, и на которые, вероятно, вернутся для гнездования. Это снижает вероятность встречи родственных особей во время гнездования. Таким образом, разнообразие вариантов поведения при послегнездовых

перемещения особей в конечном итоге препятствует инбридингу и, следовательно, имеет большое значение в поддержании генетической стабильности популяций.

Особенности морфологии и поведения разных экологических групп плотвы *Rutilus rutilus* (L.)

Столбунов И.А.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Ярославская область, Борок 152742, Россия
e-mail: sia@ibiw.yaroslavl.ru

Изучение механизмов формирования внутривидовых экологических групп у рыб является важным направлением исследований в рамках фундаментальной проблемы сохранения биологического разнообразия. С этим направлением исследований тесно связана проблема факторов и механизмов поддержания разнообразия, включающая такие вопросы, как генетические основы разнообразия популяций, экологическая и эволюционная роль полиморфизма, факторы и закономерности адаптивной радиации и процессов сегрегации экологических ниш.

В настоящее время структура популяции плотвы Рыбинского водохранилища включает две экологические группы: прибрежную (со смешанным спектром питания) и пойменно-придонную (преимущественно моллюскоядную). Остаются слабо изученными механизмы дифференциации особей на внутривидовые экологические группы и их морфологические и поведенческие отличия, связанные с разным уровнем адаптации организмов к обитанию в различных условиях.

Цель настоящего исследования: изучение особенностей морфологии и поведения разных экологических групп плотвы. В задачи работы входила отработка методики прижизненной идентификации различных экологических групп плотвы. Сбор материала проведен в период открытой воды с 1996 по 2006 годы.

Морфологические исследования молоди плотвы на ранних этапах развития показали, что уже в это время отмечается дифференциация плотвы на два морфотипа, пространственное распределение которых совпадает с основными прибрежными биотопами водохранилища: открытой литоральной зоной и защищенным побережьем, располагающимся в заливах, эстуариях рек и под прикрытием островов. Открытое мелководье представлено биотопами с песчаными, песчано-каменистыми грунтами и редкими зарослями макрофитов, незащищенными от ветрового воздействия, защищенное — биотопами с песчано-илистым грунтом, хорошо развитыми зарослями высшей водной растительности. Основными маркерными морфологическими признаками,

выделенными для молоди плотвы на ранних этапах развития, были размер ротового отверстия и форма тела. На протяжении всего периода исследований на одних и тех же участках открытой литорали молодь плотвы отличалась большеротостью и прогонистой формой тела, в защищенной литорали она была представлена малоротой формой и менее прогонистым телом. Данные группировки молоди рыб устойчиво различались и по ряду других пластических признаков. Плотва в открытой литорали водохранилища отличалась от молоди в защищенных биотопах более высокими значениями длины основания спинного плавника, анте- и постдорсального расстояний, а также относительно меньшими размерами диаметра глаза, длины грудных и брюшных плавников. Следует отметить, что формирование определенного морфотипа у молоди в открытых прибрежных биотопах происходит на более ранних этапах онтогенеза, чем в защищенных биотопах (Столбунов, 2005).

В результате проведенных экспериментальных исследований было выявлено, что молодь плотвы, обитающая в открытой литоральной зоне водохранилища, обладала лучшей плавательной способностью и оборонительной реакцией по сравнению с молодью защищенных биотопов (Stolbunov, Pavlov, 2006). Экспериментальные данные подтверждают то, что наблюдаемые признаки молоди плотвы в открытой литорали (большеротость и прогонистая форма тела) являются адаптивными, так как способствуют выживанию молоди в условиях большего размера пищевых организмов зоопланктона, сильного пресса хищников-угонщиков и значительных гидродинамических нагрузок (Столбунов, 2005, 2006).

Данные исследований указывают, что из большеротой молоди плотвы открытой литорали формируется придонно-пойменная моллюскоядная форма, которая с возрастом переходит в основном на питание моллюском *Dreissena polymorpha*, покидает открытую литораль, перемещаясь на места обитания дрейссены (участки дна между изобатами 3–8 метров). Малоротая плотва остается на прежних местообитаниях, приуроченных к эстуариям рек, большим заливам и заостровным пространствам, образуя прибрежную форму. С возрастом у придонно-пойменной и прибрежной плотвы различия по размеру ротового отверстия сохраняются, однако у первой он достоверно выше. В возрасте 3+ — 4+ придонно-пойменная плотва становится менее прогонистой, чем прибрежная форма. Это связано с ее переходом на питание моллюском *D. polymorpha*, при этом наблюдается увеличение темпа роста плотвы, ее упитанности и плодовитости (Поддубный, 1966). С увеличением упитанности изменяются и пропорции тела плотвы. Величина ротового отверстия и в этом возрасте является адаптивным признаком, поскольку моллюск *D. polymorpha* достигает значительных размеров, а плотва употребляет в пищу особей до 20 мм (Shcherbina, Buckler, 2006). Прогонистая форма тела уже не дает очевидных преимуществ, так как в этом возрасте плотва выходит из под пресса наиболее массовых видов хищников, а глубины, на которых она обитает, в меньшей степени подвержены воздействию волнения и ветровых течений (Герасимов,

Поддубный 1999).

Таким образом, пространственно-временная устойчивость распределения рыб по основным маркерным признакам свидетельствует о том, что дифференциация плотвы на прибрежную и придонно-пойменную экологические группы происходит уже на ранних этапах развития. Ряд морфологических параметров плотвы (величину ротового отверстия, показатель формы корпуса) можно использовать в качестве маркерных для определения хорологической и полиморфной структуры популяций рыб.

Генезис и судьба гибридных поселений млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*)

Титов С.В.

Пензенский государственный педагогический университет
им. В. Г. Белинского, Пенза 440602, Россия
e-mail: titov@penza.com.ru

Исследования гибридных зон животных свидетельствуют, что подавляющее большинство совместных поселений возникает в результате расселения одного из гибридизирующих видов (Панов, 1989; Крюков, 2000). Для изучения механизмов формирования смешанных и гибридных поселений симпатрических видов млекопитающих хорошей моделью являются гибридные зоны сусликов рода *Spermophilus*. Данная работа посвящена изучению закономерностей формирования контактных поселений симпатрических видов как уникальных природных популяций, в которых наиболее ярко проявляется специфика жизненных стратегий видов и их трансформация в условиях симбиотопии. Материалом работы послужили результаты многолетнего (1997—2006 гг.) слежения за 3 контактными поселениями большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Gyl.) (с. Смышляевка, Кузоватовский р-н и пос. Клино-Николаевский р-н, Ульяновская обл., г. Цивильск, Чувашия) и 1 гибридным поселением большого и желтого (*S. fulvus* Licht.) (пос. Усатово, Красно-кутский р-н, Саратовская обл.) сусликов.

В результате наших исследований определено, что образование смешанных поселений происходит двумя основными путями: в результате вселения одного из симпатрических видов в поселение аборигенного и в результате слияния двух разобщенных до определенного времени соседствующих популяций симпатрических видов. Дальнейшее развитие ситуации в основном зависит от состояния популяций контактирующих видов.

В процессе формирования смешанных поселений в результате вселения одного из видов складывается неопределенная популяционная ситуация, развитие которой идет по одному из двух направлений. В первом случае при стабильном поселении аборигенного вида и постоянном притоке вселенцев

наблюдается разобщение симпатрических видов и, как следствие этого, надежная их изоляция. В таких поселениях наблюдается обострение как внутри-, так и межвидовой конкуренции за пространство, что стимулирует территориальную экспансию со стороны вселяющегося симпатрического вида. Несмотря на это, высокая численность аборигенного вида обеспечивает поддержание конспецифических связей и устойчивость видовой пространственной структуры. В результате формируется своеобразная пространственная структура смешанного поселения, которая при первом приближении представляет собой «наложение» пространственных структур типичных поселений симпатрических видов. Такую популяционную ситуацию мы наблюдали в 2 смешанных поселениях большого и крапчатого суслика (пос. Клин и с. Смышляевка). При этом устойчивость изоляции видов в таких поселениях зависит от действия целого комплекса факторов (синхронность динамики численности, падение численности или ослабление притока вселенцев). Депрессия численности от действия одного из этих факторов или избыточная перенаселенность приводят к разрушению структуры поселения и нарушению связей между конспецификами. В итоге в поселении складывается ситуация половой депривации, ведущая к спорадической межвидовой гибридизации, зарегистрированной в этих поселениях в 2004 и 2005 годах. Во втором случае, как при постоянном, так и при однократном и непродолжительном вселении симпатрического вида в депрессивную популяцию аборигенного вида изолирующие механизмы оказываются неэффективными, что приводит к установлению интрогрессивной межвидовой гибридизации. Такую популяционную ситуацию мы наблюдали в двух гибридных поселениях: большого и крапчатого (г. Цивильск) и большого и желтого (с. Усатово) сусликов. В гибридном поселении большого и желтого сусликов отмечается высокая доля гибридов (63%) и интрогрессия в сторону большого суслика. Анализ потока видоспецифических генов (*Mm*, *Mf*) из родительских субпопуляций в гибридную свидетельствует о большем вкладе со стороны субпопуляции большого суслика (*Mm* — 0,73) (Титов и др., 2006). Это поселение образовалось в результате вселения больших сусликов в депрессивное поселение желтого суслика и характеризуется постоянным притоком *S. major*. Гибридное поселение большого и крапчатого сусликов (доля гибридов 71 %), обнаруженное в Чувашии (г. Цивильск), является примером интрогрессивной межвидовой гибридизации этих видов. Она характеризуется большим генным потоком (*M* — 0,63) со стороны крапчатого суслика (Титов и др., 2005). Это поселение образовалось в результате однократного вселения особей *S. major* (преимущественно самцов) в депрессивное поселение *S. suslicus*.

Таким образом, состояние популяции одного или обоих из симпатрических видов, а также масштаб и характер вселения другого вида являются определяющими факторами формирования смешанных поселений. Разобщенность конспецифичных особей в пространстве и во взаимодействиях (депрессия численности) приводит к состоянию половой депривации и

появлению межвидовых гибридов. Высокая же контактность конспецифичных особей (оптимальная численность) способствует поддержанию видоспецифических пространственных структур. Дальнейшая судьба гибридных поселений определяется продолжительностью нестабильной ситуации в нем. При любых процессах стабилизации субпопуляций родительских видов, действие изолирующих факторов нарастает, гибридизация становится спорадической, а поселения переходят в ранг смешанных с устойчивой изоляцией симпатрических видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 06-04-48957.

Репродуктивная стратегия как фактор межвидовой гибридизации и изоляции симпатрических видов сусликов

¹Титов С.В., ¹Кузьмин А.А., ²Шмыров А.А.

¹Пензенский государственный педагогический университет
им. В. Г. Белинского, Пенза 440602, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия
e-mail: titov@penza.com.ru

Репродуктивная стратегия вида представляет собой реализующуюся в пространстве и времени систему взаимоотношений разнополых особей. Её биологическое значение заключается в обеспечении успешных репродуктивных контактов разнополых конспецификов, а также в поддержании половой изоляции между особями разных видов в условиях симпатрии. Исходя из этих функций можно предположить, что репродуктивная стратегия конкретного вида должна быть если не консервативной, то, по крайней мере, устойчивой. Однако имеющиеся факты гибридизации млекопитающих свидетельствует об определенной пластичности репродуктивной стратегии вида.

Целью предлагаемой работы было изучение возможной трансформации видоспецифических репродуктивных стратегий гибридизирующих в Поволжье 4 видов сусликов: большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Gyl.), большого (*S. major* Pall.) и желтого (*S. fulvus* Licht.) в их смешанных поселениях. Материалом работы послужили результаты стационарных исследований (1997—2006 гг.) в 3 чистовидовых поселениях (*S. major*: с. Заречное, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл., пос. Клин, Николаевский р-н, Ульяновская обл.; *S. suslicus*: с. Баевка, Николаевский р-н, Ульяновская обл., пос. Николаевка, Ульяновская обл.), и 3 смешанных поселениях (*S. major/suslicus*: с. Смышляевка, Кузоватовский р-н Ульяновской обл. и г. Цивильск, Чувашия; *S. major/fulvus*: пос. Усатово, Красно-кутский р-н, Саратовская обл.). Для установления типа репродуктивной стратегии выяснялись общепопуляционные показатели, численное соотношение разнополых особей в

локальных пространственных группировках, степень подвижности разнополых особей и их территориальность.

Соотношение разнополых особей в локальных пространственных группировках большого суслика в период размножения отражает полигинный тип репродуктивных отношений. Особенности поведения самцов и пространственная структура поселения в период гона указывают на территориальный характер полигинии у этого вида (Титов, 2001, 2004). Самцы активно «патрулируют» свои значительные по площади индивидуальные участки, как правило, поглощающие несколько мелких участков самок. Компактное обитание самок *S. major*, как одно из необходимых условий реализации полигинной стратегии, определяется их филопатричностью (Титов, 2003). Самцы-резиденты инспектируют самок в пределах своего участка с целью охраны потенциальных партнеров, а при условии готовности самки к спариванию, вступают с ней в репродуктивный контакт. По нашим данным, в условиях повышенной плотности и дестабилизации пространственной структуры поселения у большого суслика наряду с погинными возможно проявление и промискуитетных репродуктивных отношений.

Половой состав группировок в поселении крапчатого суслика и особенности поведения особей в период размножения свидетельствуют о промискуитетном типе репродукции. Самцы *S. suslicus* образуют нестабильные группы гонного ожидания, в которых между ними отмечаются конкурентные взаимодействия с погонями и драками (Титов, 2004). Самки обитают одиночно и достаточно хорошо пространственно разобщены. При этом какой-либо избирательности в репродуктивных контактах самцов не отмечается. С повышением плотности поселения беспорядочность репродуктивных контактов возрастает, а репродуктивная конкуренция самцов ожесточается.

Для желтого суслика в поселениях с высокой плотностью характерны полигинные сексуальные отношения, основанные на защите самок и доминировании (по данным А.В. Чабовского с коллегами — устн. сообщение). В тоже время в разреженных поселениях *S. fulvus*, по нашим данным, для этого вида более характерен промискуитет.

Таким образом, в репродуктивных стратегиях всех изученных видов сусликов присутствует промискуитетный компонент, особенно ярко проявляющийся в условиях дестабилизации пространственной структуры поселения (как в результате повышения плотности, так и при депрессии численности). Смешанные, а в особенности гибридные поселения этих видов характеризуются нарушением видоспецифического характера пространственных структур, функциональных связей между конспецификами, что ведет к трансформации репродуктивных стратегий. В таких условиях наблюдается промискуитетный тип репродукции, выступающий в качестве адаптации к размножению в условиях дефицита конспецификов. При этом такая высокая пластичность репродуктивных стратегий сусликов, по-видимому, имеет и экологические причины. Для видов с ярко выраженной сезонностью

активности, которая часто зависит от погодных условий (например, растянутость сроков выхода из спячки) промискуитетные отношения остаются практически единственным способом выполнения особью репродуктивной функции в популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 06-04-48957.

Эволюция индивидуально приобретенной памяти эукариот

Тушмалова Н.А.

Биологический факультет МГУ, кафедра ВНД, Москва 119992, Россия
e-mail: nadinvnd@yandex.ru

Теоретической основой представленной работы служат труды академика Л.А. Орбели, представление о том, что в процессе развития функций старые функциональные отношения не уничтожаются, а лишь затормаживаются новыми. Развитие этого направления нашло отражение в трудах профессора Л.Г. Воронина с сотрудниками на кафедре Высшей нервной деятельности МГУ.

Память как феномен накопления, сохранения и воспроизведения информации относится к общебиологическим феноменам. Приобретенная память служит одним из поведенческих критериев адаптации, регулируя отношения между отдельными особями в популяциях. Исследование эволюционного «возраста» приобретенной памяти имеет существенное значение при определении удельного веса поведения в микроэволюционных процессах. Именно поэтому принципиальное общебиологическое значение приобретают такие вопросы, как эволюционное «зарождение» способности к формированию индивидуального опыта — реагированию на сигналы окружающей среды в зависимости от «вклада» их в критерии выживания.

Эволюционная физиология, как наука интегративная, изучает феномены на уровне целостного организма, т.е. то, что реально происходит в живых системах. Успех в развитии этих исследований определяется сочетанием лабораторных экспериментов с полевыми работами. Представленные результаты — итог комплексных исследований, проведенных в лаборатории «Эволюция механизмов памяти» на кафедре высшей нервной деятельности совместно с институтом физико-химической биологии им. А.Н.Белозерского и лабораторией электронной микроскопии МГУ. Опыты в естественных условиях были проведены на Рыбинском водохранилище (биостанция «Борок»), озере Байкал (биостанция Иркутского университета) и озере Иссык-Куль (экспедиция).

Опыты по изучению функциональных механизмов памяти были проведены на инфузориях, амебах, гидрах, планариях (включая эндемиков озера Байкал), моллюсках, пчелах, муравьях, крысах и кроликах. Критерием выбора объектов исследования служили отличия в организации нервной системы на уровне

ароморфозов: донервный уровень, уровень с примитивной нервной системой, с примитивным мозгом, с развитой нервной системой.

В работе использовано три группы методических приемов: общепринятые в физиологии высшей нервной деятельности, специально разработанные нами для опытов с беспозвоночными, общеизвестные методы из арсенала цитологии и молекулярной биологии, впервые использованные нами для изучения механизмов памяти.

Полученные в работе данные позволяют судить об эволюционной «лестнице» появления отдельных видов индивидуально приобретенной памяти. Показано, что краткосрочная (привыкание) и долгосрочная (условно-рефлекторная) память могут существовать как два самостоятельных вида. Опыты на планариях показали, что необходимым условием формирования в эволюции долговременной памяти служит цефализация хотя бы в зачаточных формах.

Сочетание функциональных, ультраструктурных и молекулярно-биологических подходов к изучению эволюционных закономерностей формирования памяти позволило выявить два эволюционно обусловленных компонента механизмов памяти: специфический, определяемый структурной организацией нервной системы животных и универсальный, отражающий однонаправленность внутриклеточных макромолекулярных перестроек.

Итогом результатов многолетних (начиная с 1965 г.) комплексных исследований служит вывод о том, что специфика памяти животных разных уровней филогенеза не определяется особенностью молекулярных механизмов, сформированных у простейших эукариот, не имеющих нервной системы. Таким образом, развитие (становление — усложнение) памяти эукариот в эволюции — отражение структурной организации их нервной системы.

Основные выводы заключаются в следующем: 1. Использование сравнительно-физиологического принципа как инструмента эволюционной физиологии позволило выявить специфические особенности памяти животных в соответствии с уровнем организации их нервной системы. 2. На основании детального изучения привыкания (как элементарной, неассоциативной памяти) у донервных организмов (простейшие) выделен химический уровень эволюции памяти. 3. У животных с примитивной нервной системой (кишечнополостные) обнаружено эволюционно новое по сравнению с одноклеточными свойство привыкания — тренированность (ускорение обучения от опыта к опыту). 4. Для животных с зачатками цефализации (планарии, включая эндемиков озера Байкал) выявлена возникшая впервые в эволюции способность к формированию ассоциативной памяти (примитивные условные рефлексы). 5. Обнаружено участие рибонуклеиновой кислоты в фиксации и воспроизведении памяти у изученных животных независимо от конкретных физиологических механизмов памяти. 6. Продемонстрирована однонаправленность внутриклеточных ультраструктурных сдвигов, сопровождающих элементарную неассоциативную память (привыкание) и более сложную ассоциативную

условнорефлекторную память. 7. В опытах на крысах по изучению ДНК мозга в процессе формирования условнорефлекторной памяти выявлены два механизма, определяющие «реакции» генома на накопление новой информации: суперметилование ДНК мозга и избирательная (средние повторы ДНК) индукция синтеза ДНК мозга крыс.

Секция
Эволюция сообществ
устные сообщения

**Принцип оптимального разнообразия: возможные следствия
для эволюции биосистем**

¹Букварева Е.Н., ²Алещенко Г.М.

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119171, Россия

²Географический факультет МГУ, кафедра физической географии и
ландшафтоведения, Москва 119992, Россия
e-mail: bukvareva@mail.ru

Принцип оптимального разнообразия биосистем рассматривает иерархическую структуру, существующую в случайной среде. Иерархия включает чередующиеся уровни статистических и структурных систем (термины, предложенные А.А. Ляпуновым). Системы статистического типа состоят из функционально однотипных, взаимозаменяемых элементов, обладающих небольшими случайными отличиями друг от друга. Системы структурного типа состоят из функционально различных элементов. В экологическом диапазоне эти системы интерпретируются как популяции и экологические сообщества. Подразумевается, что внутреннее разнообразие (сложность) биосистем связано с их некими фундаментальными характеристиками таким образом, что жизнеспособность любой биосистемы максимальна при некотором оптимальном уровне разнообразия. Отклонения разнообразия от этого уровня как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения ведут к снижению жизнеспособности системы. Оптимальные значения разнообразия зависят от характеристик самой биосистемы и от характеристик среды, в частности, — от степени ее стабильности.

Исследование математической модели иерархической двухуровневой биосистемы показало, что при изменении степени стабильности среды оптимальный уровень разнообразия в системах двух типов меняется противоположным образом. При дестабилизации среды в статистических системах внутреннее разнообразие возрастает (диапазон признаков и реакций на воздействие среды расширяется), а структурные системы упрощаются. При стабилизации среды внутреннее разнообразие статистических систем снижается (сужается диапазон признаков и реакций), а структурные системы усложняются.

В периоды стабилизации среды возможны следующие варианты поведения систем: статистические системы стремятся сократить внутреннее разнообразие признаков и реакций — происходит их специализация или дифференциация;

структурные системы стремятся увеличить внутреннее разнообразие (сложность).

В периоды дестабилизации среды возможны следующие варианты поведения систем: статистические системы стремятся расширить внутреннее разнообразие признаков и реакций — может происходить деспециализация, вымирание «специалистов» или расширение диапазона адекватного ответа на колебания условий среды за счет интеграции «специалистов» в новую структурную систему высшего уровня или внутрисистемной дифференцировки; структурные системы стремятся упростить свою формальную структуру.

Возможности интеграции «специализированных» статистических систем в новую структурную систему высшего уровня или их внутрисистемной дифференцировки являются ключевым моментом. И в том, и в другом случае системы достигают своих целей: формальные показатели сложности структурных систем (число элементов на данном иерархическом уровне) снижаются или остаются прежними (при том, что появляется новый иерархический уровень); показатели внутреннего разнообразия статистических систем растут (расширяется диапазон признаков и реакций).

В случае с интеграцией «специалистов» в новую систему это очевидно. При внутрисистемной дифференцировке статистических систем следует ожидать снижения затрат ресурсов при сохранении диапазона адекватной реакции системы, что при постановке задачи оптимизации идентично расширению диапазона ответной реакции при сохранении объема использованных ресурсов.

В случайной среде биосистемы постоянно стремятся «подогнать» свое внутреннее разнообразие к оптимальному уровню, поэтому при чередовании периодов стабильности и нестабильности уровни разнообразия на соседних иерархических уровнях колеблются в противофазе.

Таким образом, можно предположить, что в периоды дестабилизации среды происходит структурное усложнение биосистем, которое представляет собой один из путей оптимизации внутреннего разнообразия иерархии биосистем.

Дополнительная информация по теме представлена на сайте <http://biosystems.narod.ru/general.html>.

Генезис фитоценосистем водоемов Русской равнины

Ершов И.Ю.

Институт биологии внутренних вод РАН,
Ярославская обл., Борок 152742, Россия
e-mail: ershov@ibiw.yaroslavl.ru

Гидрофитобиота Русской равнины представляет уникальное естественно-историческое образование. Главным фактором эволюции фитоценосистем водоемов явилась смена океанических фитоградиентов на континентальные под

влиянием изоляции Полярного бассейна и бореализации климата. Она сформировалась на основе предшествующей теплолюбивой миоцен-плиоценовой флоры обогащенной субтропическими включениями и окончательную перестройку претерпела в конце плиоцена перед событиями плейстоцена. Связь с более теплолюбивой предшествующей флорой территории подчеркивают виды р. *Trapa* L., *Salvinia natans*, *Nymphaea alba*. К термофильным элементам относятся *Salvinia natans* (L.) All., *Marsilea aegyptiaca* Willd., *M. quadrifolia* L., *M. strigosa* Willd., *Pilularia globulifera* L., *Brasenia schreberi* J. F. Gmel., *Nymphaea alba* L., *N. colchica* (Woronov ex Grosch.) Kem. — Nath., *Butomus junceus* Turcz., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *B. popovii* Egor., *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *C. martii* (Roem. et Schult.) K. Richt., *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze, *N. coreana* (Levl.) Hara, *Aldrovanda vesiculosa* L., *Nelumbo nucifera* Gaertn., *N. caspica* (DC.) Fisch., *Euriale ferox* Salisb., *Montia minor* C.C. Gmel., *Luronium natans* (L.) Rafin., *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Creniformis* (D. Don) Makino, *Sagittaria trifolia* L., *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjegg., *Utricularia bremii* Heer, *Hydrocharis dubia* (Blume) Backer, *Otella alismoides* (L.) Pers., *Vallisneria asiatica* Miki, *V. spiralis* L., *Potamogeton sarmaticus* Maemets, *Tillaea vaillantii* Willd., *Ludwigia palustris* (L.) Ell., *Trapa sinensis* Oliv., *Acorus calamus* L., *Phragmites japonicus* Sted., *P. altissimus* (Benth.) Nabile, *Typha elephantina* Roxb. и немногие другие. Эти виды представляют реликтовое термофильное ядро гидрофильного компонента флоры, имевшего более широкий и сплошной ареал, протянувшийся от Восточной Европы до Тихого океана. События плейстоцена сдвинули в низкие широты многие макротермные формы. Некоторые виды сильно сократили ареал — *Brasenia*, *Euriale*, *Aldrovanda*, *Nelumbo*. Виды этих родов были представлены в межледниковых фитоценосистемах. В голоцене географическое распределение микро и мезо-макротермных элементов изменилось. Так, наблюдается чересполосица в распространении *Nymphaea alba* L. и бореализированного *N. candida*, хотя приуроченность первого к лесостепным и степным районам Восточной Европы проявляется четко. Подобное распространение объясняется чередованием ледниковых и межледниковых эпох и изменениями климата в голоцене. Реликтовые, не очень распространенные *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjegg., *C. affine* Z. Troitz., *C. oryzetorum* Kom., *C. penthacanthum* Haynald, *C. kossinskyi* Kuzen., *C. komarovii* Kuzen сменяются в северных районах широкоареальными эвритопными *C. demersum* L., *C. submersum* L. «Низкорослые» рогазы — *Typha caspica* Pobed., *T. grossheimii* Pobed., *T. minima* Funk, *T. schuttleworthii* Koch et Sond., *T. turcomanica* Pobed. представляют мезо-макротермные формы. В лесных районах замещаются широкоареальными эвритопными *T. latifolia* L., *T. angustifolia* L.

Эволюция совершается на уровне флороценогенетических комплексов (ФК) — групп видов, объединенных историческими связями. В них осуществляются видообразование, элементарные явления флорогенеза и фитоценогенеза, происходит эволюционная отработка ценотических стратегий. Гидрофильный ФК Русской равнины представляет бореальный вариант

исходного палеокомплекса, в котором доминируют многочисленные виды р. *Potamogeton* L. Комплекс довольно архаичный, ареагенетически гетерогенный, хотя его основу составляют широкоареальные виды. Гигрофильный ФК в сравнении с предыдущим представляет более модернизированное образование и развивался с ним синхронно через активный обмен популяционным материалом. Вследствие обширности зоны жизни экобиоморфологически комплекс гетерогенный. Эволюция этих двух комплексов часто протекала параллельно, хотя и разными темпами. Псаммогидрогигрофильный ФК, физиономически не всегда четко выраженный, развивался с перерывами. Он представлял самую модернизированную форму в эволюции растительного покрова Восточной Европы и включал виды, связанные с отмелями. Наибольшего развития достигал в четвертичном периоде в эпохи таяния льдов. Псаммогидрогигрофильный ФК представлял гетерогенное образование и его развитие в отдельные периоды угасало.

Эволюция гидрофитов обусловлена «давлением жизни» на самой ранней стадии геологической истории покрытосеменных. Гидрофильная линия развития отражена в следующих моделях: 1) Медленные и неуклонные адаптации растений к длительным или постоянно обводненным почвогрунтам (*Typha*, *Scirpus*, *Sparganium* и др.). Результатом явилось преобладание в современной структуре гидрофильной флоры воздушно-водных растений. Генеративная и большая часть их вегетативной сферы не связаны с водной средой, т.е. растения этой группы принципиально не отличаются от наземных растений — мезофитов, ксерофитов. 2) Вторая модель — растения с плавающими на поверхности воды листьями и редуцированными подводными (*Nuphar*, *Nymphaea* и др.). Исходно представляют травянистые формы тропических дождевых лесов, освоившие впоследствии неглубокие водоемы. 3) Третья модель — полностью погруженные формы (большинство *Potamogetonaceae*, *Najadaceae* и др.). Представляют крайнюю степень адаптации покрытосемянных к водной среде. 4) Четвертая модель — неотенические формы гидрофитов (*Lemnaceae*). С гидрофилией прямо не связаны, по-видимому, изначально ампельные растения.

Гидрофильная флора бореальной Евразии сформировалась *in situ* путем переработки макротермных форм в мезо-макротермные, причем связи эти просматриваются довольно четко. У одних видов процесс бореализации зашел далеко (*Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L. и др.), другие сохранили былую связь с теплолюбивой флорой и, сократив ареалы, мигрировали на юг.

Современный период развития гидрофитоценосистем Русской равнины характеризуется нарастанием антропогенного пресса, сопровождающимся выпадением стенотопных видов, смещением границ ареалов.

Эволюция пелагического сообщества обрастания в Мировом океане

Ильин И.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 117071, Россия
e-mail: iljin@sevin.ru

До 70-х годов 20 в. изучение пелагического обрастания в Мировом океане (ПО), основная часть которого несколько видов 3-х родов усоногих ракообразных *Lepadidae*, велось весьма односторонне и фрагментарно. Закономерности формирования и развития биоценозов и сообщества ПО в целом оставались неизвестными и считалось, что оно незначительно и в основном (или даже исключительно) сосредоточено в прибрежье (Зенкевич, 1956; Савилов, 1956; Зевина, 1971). В последующие годы удалось выявить и исследовать многие важнейшие особенности ПО. Его сравнительная несложность, олигомикстность, занимаемое им уникально большое пространство (почти вся безледная часть океана), немногочисленность лимитирующих его факторов среды, значительная обособленность биоценозов, большая продуктивность и скорость роста, быстрая смена поколений обрастателей представляют прекрасные возможности для эволюционных исследований.

Согласно А.Н. Северцову (1934), биологический прогресс группы животных прежде всего характеризуется увеличением численности ее особей, расширением ареала, распадением ее на подчиненные ей систематические группы. Последнее прекрасно согласуется с активно продолжающимся видообразованием и обособлением новых видов *Lepadidae*, что, в частности, проявляется в трудностях определения их видовой принадлежности, выявлении все новых и новых видов. Напомним, кстати, что род *Lepas* появился значительно раньше рода *Conchoderma* (Тарасов, Зевина, 1957; Зевина, 1982 и др.). Для *Lepadidae* эволюционно весьма важным оказалось выделение из рода *Lepas* рода *Dosima* с видом *D. fascicularis*, ставшим почти независимым от субстрата. Кстати говоря, имеющиеся в настоящее время сведения, частично рассмотренные в этом сообщении, не позволяют согласиться с мнением И.И. Шмальгаузена (1946) о том, что «никаких перспектив прогрессивной эволюции они (усонogie ракообразные), очевидно, не имеют»

Lepadidae с их особенностями, обуславливающими высокую скорость распространения, имея пелагические стадии, часть из которых долгоживущие (недели), обитают (включая области стерильного выселения) почти во всей безледной части океана. Их вертикальные инвазии определяются, надо полагать, двумя основными причинами: возможностью миграций оседающих циприсовидных стадий до 900 м глубины (Conway et al., 1990), что уникально для планктеров, и наличием достаточного количества пищи, что определяет для

них положение верхней границы термоклина (Ильин, 1983). Эти миграции — блестящий пример сложнейшего механизма действия эволюционного компромисса (Angel, 1985; Kerfoot, 1985), выработанного рассматриваемыми организмами под действием противоположно направленных факторов: опасностей пребывания в поверхностных слоях океана и необходимости оседания на имеющиеся там субстраты в течение непродолжительного времени.

В плиocene виды *Lepas* занимают самые поверхностные слои воды с плавающей древесиной — основным тогда субстратом для их поселения. Появившаяся позже *Conchoderma* вынуждена осваивать более широкую экологическую нишу — глубины до 125 м и ниже (Schäfer, 1977; Ильин, 1983). Именно наличие подходящего субстрата, обуславливающего трофические потребности обрастателей, определяет возможности существования и дальнейшую эволюцию отдельных видов и всего пелагического сообщества *Lepadidae*. В прошлом веке, особенно в последние десятилетия, резко возрастает количество разнообразных субстратов, вносимых в океан человеком. Считается, что оно увеличилось в тысячи, десятки тысяч раз и более в зависимости от района (Ельфинов и др., 1995). Так, по весьма приблизительным подсчетам площадь плавника (в основном антропогенного происхождения) в 70-е годы соответствовала прибрежной (200 м) полосе Мирового океана. Основные его типы, на которых отмечено обрастание (от 20% до 90%) — древесина, нефтяные агрегаты, синтетические материалы (Синицин, Резниченко, 1981 и др.). Например, масса нефтяных агрегатов в Северной Атлантике достигала 17,5 тонн (Симонов, 1982). Напомним также о значительном увеличении возможностей поселения *Lepadidae* ниже поверхности воды: крупные суда, платформы, аппаратура и др. Все это привело к резкому увеличению численности и биомассы ПО, перераспределению его видового состава, появлению новых для него, стимулирующих эволюцию, факторов среды. Так, например, поселение *L. anatifera* на нефтяных агрегатах обусловило заметное изменение их морфогенеза (Салехова, Брайко, 1979).

В заключение отметим, что эволюционные изменения ПО, по-видимому, в большой степени увеличили его значение, прежде всего трофическое, для многих видов и сообществ Мирового океана.

Гиперболический рост разнообразия морской биоты в течение фанерозоя объясняется ростом сложности и устойчивости морских сообществ

¹Марков А.В., ²Коротаев А.В.

¹Палеонтологический институт РАН, Москва 117647, Россия

²Российский государственный гуманитарный университет,
Москва 125993, Россия

e-mail: markov_a@inbox.ru, korotayev@yahoo.com

Математическое моделирование динамики биоразнообразия помогает понять крупномасштабные закономерности и механизмы эволюции. Для описания динамики разнообразия фанерозойской морской биоты (ФМБ) традиционно используются экспоненциальные и логистические модели, заимствованные из теории динамики популяций. Экспоненциальная модель ($dN/dt = kN$) предполагает простую положительную обратную связь между разнообразием (N , число родов) и скоростью его роста (по принципу «больше родителей — больше потомков») — взаимодействие между родами в этом случае не учитывается. Логистическая модель ($dN/dt = k(N_{\max} - N)N$) добавляет к этому отрицательную обратную связь, основанную на ограниченности доступного экологического пространства — взаимодействие между родами сводится к конкуренции за ниши. Корреляция этих моделей с палеонтологическими данными невысока. Нами было показано, что эмпирические данные (использовалась сводка Дж. Сепкоски <http://strata.ummplsa.umich.edu/jack/>) лучше описываются гиперболической моделью ($dN/dt = kN^2$), которая предполагает существование кооперативных взаимодействий между таксонами (Марков, Коротаев, 2007; Markov, Korotayev 2007).

Для интерпретации гиперболического роста разнообразия ФМБ целесообразно вначале рассмотреть другую сложную систему, для которой характерен гиперболический рост, а именно человечество. Гиперболический рост населения Земли в 1–1958 гг. н.э. был открыт фон Ферстером и его коллегами (von Foerster et al., 1960). В дальнейшем было показано, что гиперболический рост населения прослеживается и в течение многих тысяч лет до н.э. (Капица, 1992, 1999; Kremer, 1993). Был предложен ряд математических моделей, объясняющих гиперболический рост населения Земли (Коротаев и др., 2005; Kremer, 1993; Cohen, 1995; Подлазов, 2002; Podlazov, 2004; Tsirel, 2004; Korotayev et al., 2006 и др.). Показано, что гиперболический рост является следствием нелинейной положительной связи второго порядка между демографическим и технологическим ростом (больше людей — больше потенциальных изобретателей — ускорение технологического роста — ускорение роста несущей способности Земли — ускорение роста населения — больше людей — больше потенциальных изобретателей и т.д.).

Мы предполагаем, что гиперболический рост разнообразия ФМБ также объясняется нелинейной положительной обратной связью второго порядка между числом родов и структурой морских сообществ (больше родов — выше альфа-разнообразие — сообщества становятся более устойчивыми — растет средняя продолжительность существования родов, снижается скорость вымирания — разнообразие растет быстрее — больше родов — выше альфа-разнообразие и т.д.). Рост разнообразия ФМБ происходил преимущественно за счет роста средней продолжительности существования родов (Марков, 2001, 2002). В истории ФМБ было три крупнейших переломных этапа (ордовикская радиация и вымирания на рубежах перми/триаса и мела/палеогена), сопряженных со ступенчатым ростом альфа-разнообразия и устойчивости морских сообществ, а также с усложнением нишевой структуры (Bambach, 1977; Sepkoski, 1988; Bambach et al., 2002; Bush, Bambach 2004). Рост сложности и устойчивости сообществ способствует снижению вероятности вымирания входящих в их состав таксонов. Кроме того, прогрессивное развитие морских сообществ способствует также и росту вероятности появления новых таксонов. Об этом свидетельствуют результаты анализа динамики количественного распределения видового обилия в морских сообществах в течение фанерозоя (Wagner et al., 2006). Эти результаты говорят о том, что в мезо-кайнозойских сообществах по сравнению с палеозойскими появление новых видов, по-видимому, приводило к более существенному расширению доступного экологического пространства и повышало вероятность внедрения в сообщество дополнительных видов (Wagner et al., 2006; Solé et al., 2002; Laland et al., 1999). В этом случае сходство механизмов, ответственных за гиперболический рост разнообразия ФМБ и населения мира, становится еще более полным, поскольку суммарное экологическое пространство ФМБ аналогично несущей способности Земли в демографии. Если виды способны расширять доступное экологическое пространство сообщества, создавая новые ниши, то их можно уподобить «изобретателям» из демографических моделей, чьи изобретения увеличивают несущую способность Земли.

Гиперболический рост биоразнообразия свидетельствует о том, что важную роль в эволюции могут играть не только конкурентные, но и кооперативные взаимоотношения между эволюционирующими кладами. Макроэволюционная кооперация может проявляться как в повышении устойчивости сообществ, так и в том, что возникновение новых видов способствует появлению ниш, которые могут быть заполнены следующим «поколением» новых видов. Эволюция биоразнообразия, таким образом, может рассматриваться как самоускоряющийся, эскалационный процесс.

Работа поддержана Программой 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», Фондом содействия отечественной науке и РФФИ, грант 06-05-64641.

О месте позднеантропогенного экологического кризиса среди биотических кризисов фанерозоя

Жегалло В.И., Шаповалов А.В.

Государственный Дарвиновский музей, Москва 117292, Россия
e-mail: guido-reni@mail.ru

Анализ накопленных к концу XX века палеонтологических данных дает возможность судить о характере эволюции биосферы на протяжении значительной части ее истории, в том числе фиксировать кризисные периоды ее развития. На протяжении фанерозоя выделяется до десятка хронологических интервалов, для которых выявлены масштабные экосистемные перестройки, сопровождающиеся резким падением таксономического разнообразия биоты как за счет вымирания, так и за счет уменьшения скорости появления новых таксонов. Для объяснения природы таких крупных ценотических кризисов была предложена эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты, согласно которой кризис рассматривается как закономерный этап развития сообщества, определена кризисная симптоматика (идеи В.В. Жерихина, Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана). Кризисы при этом понимаются как внутрисистемные, а природа кризисов — как эндогенная. С этой точки зрения текущий экологический кризис отличается от биотических кризисов прошлого. В его основе лежит не внутрисистемный, а межсистемный конфликт — между биосферой и антропосферой, где антропосфера определяется как самостоятельная и равноценная по отношению к другим земная оболочка (геосистема).

Рассматривая биосферу и антропосферу как конкурентные геосистемы, необходимо учитывать их системно-структурное различие, определяемое системными параметрами основной структурной единицы антропосферы — человека и сходство, восходящее к единству их происхождения.

Характеризуя различие, следует прежде все всего упомянуть трофическую и морфологическую универсальность (амбивалентность) — свойства, присущие единственному биологическому виду — человеку. Под трофической универсальностью понимают способность вида включаться в пирамиду вещества (массы) — энергии на любом уровне и на любой стадии сукцессии в качестве конечного члена ряда консументов, замыкая, таким образом, на себя поток ресурсов. Морфологическая универсальность отражает способность осуществления видом морфологического прогресса за счет создания искусственных органов, расширяющих спектр потенциальных способностей человека, ведущих к реструктурированию пространства ресурсов под потребности собственного вида («квазиорганы, создаваемые путем органопроекции» по П.А. Флоренскому; «экстрасоматические органы или системы органов» по В.В. Жерихину). Именно вышеназванные свойства позволяют виду *Homo sapiens* использовать все типы ресурсов, существующие в

биосфере, «перехватывая» ресурс ее экогенеза. Сама схема «перехвата» ресурсов реализуется через фактор морфологической универсальности, позволяющей человеку опосредованно выполнять функции других видов, создавая аналоги их экологических подсистем (блоков экосистем), собирая из этих блоков свою антропогенную систему перераспределения ресурсов биосферы — антропосферу.

Потенциальная возможность такого перераспределения ресурсов определяется единой природой системообразующих факторов биосферы и антропосферы. Становясь ключевым элементом новой геосистемы, человек не перестает быть биологическим видом. Благодаря этому биосфера и антропосфера в значительной степени подобны друг другу. Пространства обитания (пребывания) природной и антропогенной геосистем — это одно физическое пространство. Обе геосистемы используют одни и те же ресурсы. Обе имеют сходные подсистемы: продуцентов, консументов и редуцентов, хотя пищевые цепи биосферы и антропосферы никогда не разделены полностью. И если подсистемам продуцентов и консументов биосферы в антропосфере соответствуют относительно самостоятельные подсистемы, то система редуцентов обеих геосистем остается принципиально единой. Все это — предпосылки неизбежных конкурентных отношений, в итоге выходящих на глобальный, «геосферный» уровень, определяющие сущность текущего экологического кризиса, антропогенового по времени и антропогенного по природе. Особенность протекания кризиса заключается в различии скоростей процессов, протекающих в двух геосистемах (процессы в биосфере протекают в эволюционном (естественно-историческом), а в антропосфере — в историческом (социо-историческом) времени), что не позволяет биосфере (а именно, ее эукариотной части) своевременно и эффективно отвечать на постоянно усиливающиеся антропогенные нарушения.

Стендовые доклады

Молекулярно-филогенетический подход к исследованию донных сообществ Байкала

Кравцова Л.С., Шербаков Д.Ю.

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск 664033, Россия

e-mail: lk@lin.irk.ru, sherb@lin.irk.ru

Исследован состав и структура сообществ макробеспозвоночных южной провинции Байкала. По принципу доминирования видов по биомассе выявлено 31 сообщество макробеспозвоночных, характеризующихся сложной структурой (показатель Шеннона отдельных сообществ достигает 4,2 бит.). Наиболее разнообразен состав сообществ на мелководных террасах и в верхней части подводных склонов, где также высоки и количественные показатели макрозообентоса. Наименее разнообразен состав сообществ и низки количественные показатели макрозообентоса в гидродинамически напряженных условиях среды обитания — в субаквальной части пляжей.

Жесткие пространственно-временные границы у сообществ макробеспозвоночных отсутствуют или «размыты», не всегда совпадают с условными границами донных подводных комплексов, и можно выделить лишь характерные или краевые зоны их обитания. Число сообществ в разных местностях (бухта Большие Коты западного округа и район р. Утулик — р. Хара-Мурин восточного округа) колеблется от 16 до 19. Сообщества сравниваемых районов представлены разными видами из одних и тех же систематических групп — олигохет, моллюсков, амфипод. Амфиботические насекомые образуют сообщества с доминированием ручейников у западного борта и хирономид — у восточного. Более подробно исследована структура и пространственное распределение сообществ макробеспозвоночных животных в мелководной зоне (глубины 0—20 м) Южного Байкала в бухте Большие Коты. Здесь выявлены 16 сообществ, характеризующихся высоким видовым разнообразием (2,9—4,8 бит.), среди них 10 сообществ с доминированием моллюсков, 3 — олигохет, 2 — амфипод, 1 — ручейников. В составе комплексов субдоминантов разных сообществ отмечено 67 таксонов из 244.

Сообщества макробеспозвоночных животных в исследуемом районе характеризуются сложной видовой структурой, их α -разнообразие по информационному показателю Шеннона колеблется в пределах 2,9—4,8 бит. Общее число видов в разных сообществах варьирует от 41 до 133, в комплексах субдоминантов — от 5 до 17 видов. На долю доминанта в сообществах приходится небольшой процент от общей биомассы. В связи с этим концентрация доминирования в сообществах невысока. У большинства из них она едва достигает 0,30, а выровненность составляет более 0,50 за счет большого

числа редких видов. Фаунистическое сходство сообществ, распространенных в сходных экологических условиях, высоко. Сложность видовой структуры и высокое разнообразие сообществ исследуемого мелководья сопоставимы с таковыми у сообществ макробеспозвоночных, распространенных у восточного борта южной котловины Байкала (Кравцова, 1991; Кожова, Кравцова, 1995), а также в морских экосистемах, в частности, Черного моря. В составе морских сообществ отмечено от 13 до 140 видов, видовое разнообразие по индексу Шеннона у некоторых сообществ достигает 2,7 бит. (Киселева, 1981).

Специфика автогенетических сукцессий в степных заповедниках Украины

Лысенко Г.Н.

Нежинский государственный университет, Черниговская обл.,
Нежин 16600, Украина
e-mail: lysenko_gena@yahoo.com

Степная зона на всех континентах, особенно в Евразии, представляет собой наиболее трансформированную в результате деятельности человека природную зону. Существенные изменения затронули все без исключения блоки степных экосистем. Значительные территории (в некоторых регионах Украины до 90%) распаханы и в настоящее время активно используются в качестве сельхозугодий. Многие типично степные виды флоры и фауны находятся под угрозой исчезновения вследствие значительного сокращения площадей, занимаемых степными стациями.

В тоже время, как это не парадоксально, создание сети особо охраняемых природных территорий в полной мере не обеспечивает длительное функционирование и воспроизводство степных фитоцено-структур с присущими им блоками консументов и редуцентов. Причин этому несколько: 1) Достаточно малые площади (от 200 до 1500 га) степных резерватов в Украине, характеризующиеся бедностью экотопов и почвенных вариаций. 2) Значительная фрагментарность самой степной заповедной сети, выражающаяся в выпадении из заповедания целых типологических вариантов степей. 3) Отсутствие действенных экологических коридоров для обмена диаспор степных видов в пределах метапопуляций. 4) Отсутствие целых групп консументов, принимающих непосредственное участие в биоценотической регуляции автотрофного блока степных экосистем. 5) Несоответствие ныне действующих заповедных режимов тем специфическим чертам организации и способам функционирования, присущим природным степным экосистемам.

Практически все ныне существующие степные заповедники Украины в дозаповедный период активно эксплуатировались как пастбища. Поэтому снятие чрезмерных пастбищных нагрузок и внедрение режима абсолютной

заповедности на первых этапах демутиации растительного покрова положительно отразились на воспроизводстве степной биоты. Однако впоследствии абсолютно заповедный режим привел к существенным векторизованным изменениям величин ряда экологических факторов, что в свою очередь привело к кардинальным трансформациям биотической составляющей степных экосистем, вплоть до исчезновения габитуальных признаков травянистого типа растительности.

В настоящее время смену одних многовидовых сообществ другими во всех степных заповедниках Украины можно характеризовать как автогенетическую сукцессию. Одной из наиболее ярких специфических черт современного этапа процессов саморазвития степной растительности является значительное увеличение квоты лигнозных экобиоморф в резерватных фитоценозах, причем “залесение” травянистых фитоцено-структур осуществляется довольно быстрыми темпами не только в лесостепной, но и в степной зонах Украины. Убедительным примером является современный растительный покров абсолютно заповедных участков луговой степи “Михайловская целина” (Сумская область) и гигрофитного варианта разнотравно-типчачово-ковыльной степи “Стрельцовская степь” (Луганская область).

Сегодня одним из наиболее распространенных регуляционных методов остается сенокос, призванный в какой-то мере замещать выпас диких копытных, ибо и в первом, и во втором случаях происходит отчуждение вегетативной массы. Более того, из экосистемы (во всяком случае, надземной ее части) извлекается избыток ресурса (солнечной энергии, трансформированной в энергию органических соединений), что делает “антропоустепь” более устойчивой системой.

При абсолютно заповедном же режиме происходит накопление ресурса (как в почве, так и в наземной среде), что в свою очередь приводит в действие сукцессионный механизм, а именно, “избыток” органики (энергии) начинает аккумулироваться в длительно живущих организмах, что в определенной степени замедляет темпы автогенеза.

На фоне увеличения гумидности климата в обозримом будущем не приходится ожидать реверса автогенетических сукцессий резерватных степных сообществ. Даже при условии отмирания деревьев и степных кустарников их полная деструкция будет столь длительной, что сделает невозможным быстрый возврат к прежней норме организации и способу функционирования.

Поэтому мы предлагаем рассматривать процессы саморазвития (автогенеза) степей как проявление филоценогенеза, характерная черта которого — невозможность возврата к прежней норме организации системы. Вне всякого сомнения, пределы изменения степного типа растительности определяется климатическими факторами, прежде всего величинами термобаланса и влагообеспеченности. Однако, при наличии адаптированных к экстремумам температур и недостатку влаги экобиоморф, биомы с доминированием трав, особенно без коадаптивных растительностных, всегда будут эволюционировать

в направлении многовидовых сообществ с эдификаторной ролью лигнозных экобиоморф как более стабильной во времени системы.

Концепция филогеногенеза в контексте глобальных изменений климата

Малышев Ю.С.

Институт географии СО РАН, Иркутск 664033, Россия
e-mail: vyrkin@irigs.irk.ru

В условиях глобальных изменений климата особую важность приобретает прогноз ожидаемых изменений растительного покрова. Данная ситуация является своего рода крупномасштабным экспериментом, позволяющим внести коррективы в существующие представления о закономерностях филогеногенеза. К настоящему времени уже опубликовано значительное число работ, рассматривающих сценарии грядущей динамики растительного покрова бореальной зоны. Однако они не покрывают всего спектра системной организованности растительного покрова, что ограничивает аналитическое и интерпретационное поле прогнозных построений. Инновационные, вызванные климатическими изменениями, трансформации растительного покрова накладываются на постоянно идущие процессы сукцессионной динамики растительных сообществ. Направленность таких изменений будет существенно зависеть от характера спонтанной динамики фитоценозов. В связи с этим неотъемлемой составляющей прогнозно-ориентированного анализа долговременной динамики растительного покрова бореальной зоны Евразии в условиях глобальных климатических изменений выступают сукцессионно-системные построения в русле представлений С.М. Разумовского (1981), И.Б. Кучерова (1995) и В.В. Жерихина (1997, 2003). Вскрытие предыстории формирования растительных сообществ, их динамической и ценогенетической связности обеспечивает более глубокое понимание современной ситуации и дает основания для более уверенного прогноза развития растительного покрова.

Возможности получения прямых доказательств реальности тенденций развития растительного покрова на больших временных интервалах весьма ограничены. Поэтому важно использовать разнообразные способы вскрытия такого рода закономерностей («алгоритмов развития»), причин и сценариев экосистемных перестроек. Кроме непосредственных наблюдений, изучения опубликованных материалов и обобщений, для решения поставленной задачи весьма продуктивно может быть использован метод ситуационных аналогий и процессуальных реконструкций с использованием семиотического подхода. Неизбежно также укрупнение территориальных рамок элементарных объектов анализа с выходом на использование более крупных единиц растительности, чем это принято в изучении современной динамики растительности.

Характеристики растительных сообществ должны быть огрубленными, показывающими по крупным этапам изменения «образов» растительности и ведущих факторов ее развития. Одним из основных источников информации в решении проблем воссоздания долговременных трендов развития становится изучение экологических рядов. Причем особую роль играют пространственное положение, соседство, территориальная выраженность различных типов растительных сообществ, их состояний, условий формирования и даже пространственная конфигурация.

Применительно к зонам с широким распространением многолетней мерзлоты (ММ) сукцессионно-системные построения требуют существенного развития. При этом особую важность имеет выбор модельных территорий. Наиболее полную картину можно выявить, изучая эти вопросы в зонах, где наряду со сплошной ММ широко представлены зоны островной, «вялой» мерзлоты. Именно широкий спектр пограничных состояний дает богатую пищу для динамических построений, позволяющих более глубоко понять долговременные тенденции развития растительного покрова и механизмы их возможной трансформации в случае глобального потепления климата.

В целях предварительной проработки и иллюстрации методов выявления сукцессионных систем в условиях широкого распространения многолетней мерзлоты в качестве модельной территории была взята Верхнеангарская котловина (Северное Забайкалье), для дна которой, представляющего собой своеобразный «перевернутый» вариант плакора, характеризующегося широким набором экотопических условий, построена общая схема сукцессионного развития растительных сообществ.

Основными факторами долговременной динамики растительного покрова дна Верхнеангарской котловины являются взаимоотношения древесного полога, мохового покрова и многолетней мерзлоты. Переход эдификаторной роли к мхам ведет к усилению средообразующей роли многолетней мерзлоты, что приводит к смене лиственничников субоптимального развития, ельников, смешанных, а отчасти и сосновых лесов лиственничниками ограниченного и редуцированного развития, которые по истечении достаточно длительных промежутков времени переходят в мари. Последние являются «узловыми» сообществами (своего рода суперклимаксом).

Сформулированы представления о парциальных и совокупных сукцессионных системах. Выявлена неполнота в относительно устоявшихся схемах экологических сукцессий и необходимость внесения в них корректив с геосистемных позиций.

Сценарии филоценогенетических перестроек в условиях грядущего потепления климата прорисовать гораздо сложнее, нежели похолодания. Перенесение сведений о специфике современного растительного покрова в климатических условиях, близких к прогнозируемым, вряд ли обеспечит адекватную основу для прогностических построений. Гораздо больше оснований имеется для прогноза эволюции сукцессионных систем в рамках сценария

похолодания климата, поскольку это будет сопряжено с усилением наблюдаемых тенденций к конвергентному развитию сообществ. В этом случае будет происходить «усечение» (В.В. Жерихин, 2003) «корневой системы» совокупного сукцессионно-системного аттрактора, сжатие времени прохождения определенных промежуточных стадий, выпадение некоторых из них, циклы развития сообществ будут укорачиваться. Это путь к гиперзональности структуры наземных сообществ, стиранию зональных и секторных границ. Схема «прессуемого» похолоданием сукцессионного развития растительных сообществ, если использовать аналогию со строением корневой системы растений, постепенно должна преобразовываться из «мочковатого» типа в «стержневой», причем с укорочением основного ряда. Возможно введение понятия «вырожденная сукцессионная система», которая в крайнем выражении будет сведена к одному относительно короткому ряду с одним эквифинальным состоянием и сжатием характерного времени прохождения всего цикла развития. Тенденция к вырожденности может быть признана характерной чертой эволюции сукцессионных систем.

На биоценоотическом уровне имеет место феномен естественного отбора. Во всяком случае, «попустительство отбора» (Мейен, 1987) имеет вполне явное выражение в формировании сукцессионных систем. Это приводит в благоприятных условиях к расширению спектра исходных и промежуточных растительных сообществ, а также к появлению узловых сообществ, часто выходящих за классификационные рамки типологической системы подчиненных сообществ. Свидетельством относительной филогенетической молодости подобных сообществ, кроме их комплексности, отсутствия специфических фаунистических сообществ и уязвимости к антропогенным воздействиям, может быть и то, что именуют ценопассионарностью. Такие сообщества проявляют повышенную агрессивность в процессе завоевания новых или возврата ранее занятых ими территорий после антропогенных нарушений. Это характерно для лиственничников редуцированного развития, марей, ерников и т.д. Есть основания полагать, что первичны именно креоды (русла) развития биоценозов. В анализе феномена сукцессий имеет место явная недооценка степени организованности биогеоценоотического уровня интеграции природных систем.

Эволюция палеоэкосистемы пермского вулканического плато Средней Сибири

Садовников Г.Н.

Российский государственный геолого-разведочный университет,
Москва 117997, Россия

Считается, что на рубеже перми и триаса произошло катастрофическое вымирание биоты, одной из важнейших причин которого был трапповый вулканизм в Сибири.

Формирование вулканического плато Средней Сибири началось в конце гагарьеостровского времени конца северодвинского века, продолжалось в вятском веке (тутончанское — лебедевское время) и завершилось в таймырском веке конца татарской эпохи перми. Высота плато сейчас около 1700 м. При затухании вулканической деятельности на плато формировались туфогенно-осадочные и вулканомиктовые породы, сохранившие разнообразные остатки организмов, что позволяет восстановить историю биоты в эпицентре вулканизма.

Непроточные бассейны в гагарьеостровское время на плато неизвестны, вне плато их населяют конхостраки *Bipemphigus gennisi*. В вятском веке вне плато доминируют *Bipemphigus gennisi*, реже *Limnadia glabra*, на плато — *Limnadia glabra* или *Megasitum volgaense*. В хунгтукуновское время таймырского века вне плато доминируют *Bipemphigus gennisi*, на плато *Bipemphigus gennisi* или *Limnadia glabra*, иногда *Echinolimnadia mattoxi*, *Falsisca turaica*, кодоминируют *Mimoleaia mitchelli*. В пutorанское время таймырского века вне плато доминируют *Limnadia glabra*, реже *Bipemphigus gennisi*, *Limnadia hovorkilica*, *Falsisca kanandaensis*, иногда *Lioestheria evenkiensis*, на плато — *Bipemphigus gennisi*, *Limnadia glabra*, *Falsisca turaica*, *Tripemphigus sibirica*.

Проточные бассейны населяют в гагарьеостровское время двустворки *Abiella subovata*, двустворки-реофилы *Palaeonodonta subcastor*, остракоды *Suchonella stelmachovi*. В вятском веке сообщества двустворок такие же, среди остракод преобладают *Darwinula innae*, *D. spizharskyi*. В хунгтукуновское время вне плато часты двустворки *Palaeonodonta subcastor*, *P. biltchanica*, *Suchonella stelmachovi*, остракоды *Darwinula mera*. На плато доминируют двустворки *Abiella elliptica* и *Palaeonodonta subcastor*, остракоды *Darwinula parallela* и *D. radczenkoi*. В пutorанское время вне плато преобладают остракоды *Gerdalia clara*, *Darwinula triassiana*, *Suchonella wologodskiella* или рыбы *Evenkia eunotoptera*, редко двустворки *Myoconcha* (?) *nidymensis*, *Anoplophora*, *Palaeomutela rectodonta*. На плато доминируют *Darwinula mera*.

Рипарийные ассоциации известны только вне плато в вятском веке. В них доминируют *Pursongia beloussovae*. Вероятно, водными являются *Rhipidopsis*.

В низинных ассоциациях прибрежной суши вне плато всегда доминируют *Equisetum triassicum*, в пutorанское время изредка также плаунообразные *Takhta-*

janodoxa mirabilis или *Tomiostrobus belozerovii*. На плато в вятском веке доминируют *Neokoretrophyllites*, в хунгтукунское время выраженных доминант нет, в пutorанское время доминируют *Equisetum triassicum*.

В травяном покрове склонов в гагарьеостровское время на плато и за его пределами преобладают палеофитные папоротники *Prynadaeopteris*. В вятском веке на плато и вне его доминируют папоротниковидные голосеменные *Madygenia borealis*, вне плато — наряду с ними также папоротники *Cladophlebis kirjamkensis* или *Lazaripteris tunguskanus*. В хунгтукунское время на плато и вне его доминируют *Cladophlebis kaoiana* или *C. lobifera*. В пutorанское время травянистые ассоциации почти всегда только папоротниковые. Вне плато доминируют *Acrostichides srebrodolskiae*, *Cladophlebis haiburnensis*, *Mertensides concinnus*, *M. lingulatus*, *Todites korvunchanica*, *Taeniopteris prynadae*, встречаются голосеменные *Lepidopteris*, на плато — *Cladophlebis kaoiana*, иногда *C. kirjamkensis*, *C. lobifera*, *Lobatopteris multinervis*, *Pecopteris crenata*.

Древесный ярус склонов и водоразделов в гагарьеостровское время за пределами плато образуют мелколистные густонервные сульцивные кордаиты. На плато он не известен. В вятском веке в древесном ярусе вне плато — несколько видов хвойных с лиственной типа *Voltzia*. На плато доминируют хвойные *Elatocladus linearis*, в одном местонахождении установлены хвойные *Quadrocladus*. В хунгтукунское время вне плато обычно доминируют *Quadrocladus sibiricum*, на плато — *Quadrocladus sibiricum* или *Voltzia (?) avamica*. В пutorанское время в древесном ярусе вне плато доминируют *Quadrocladus sibiricum*, на плато — *Elatocladus linearis*, реже *Quadrocladus sibiricum*.

Таким образом, вулканическое плато при его формировании не было безжизненным. Момент одновременного катастрофического изменения биоты нет. Экосистемы непроточных бассейнов существенно меняются на вятско-таймырском и хунгтукунско-пutorанском рубежах, растительность склонов — на гагарьеостровско-вятском рубеже. Растительность низин остается почти неизменной.

Лишайники и проблемы флорогенеза на Приволжской возвышенности

Шустов М. В.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003, Россия
e-mail: mishashustov@yandex.ru

Растительный мир Приволжской возвышенности привлекал внимание многих отечественных ботаников: Д.И. Литвинова, В.И. Талиева, С.И. Коржинского, В.Н. Сукачева, Е.М. Лавренко, И.И. Спрыгина, Ю.Д. Клеопова, Е.В. Вульфа, П.Л. Горчаковского, М.В. Клокова, Г.Э. Гроссета, В.В. Благовещенского, А.Л. Тахтаджяна, Р.В. Камелина, и др. в связи с тем, что данная

территория покрывалась Днепровским оледенением лишь в западной части. Возможность сохранения элементов третичной флоры и растительности на Приволжской возвышенности имеет принципиальное значение для понимания исторических процессов становления флоры и растительности Русской равнины. Следует отметить, что анализ ареалов реликтов флоры высших сосудистых растений Приволжской возвышенности оставляет возможность для неоднозначных (порою прямо противоположных) оценок.

Отечественные лихенологи А.Н. Окснер, М.Ф. Макаревич, Н.С. Голуб-кова указывали на биологические особенности лишайников, благодаря которым в пределах любой современной территориальной флоры имеется больше реликтовых элементов среди представителей лишайников, чем среди высших растений. Именно поэтому привлечение их в качестве объектов флористического анализа является крайне необходимым.

С 80-х годов XX века нами было предпринято планомерное изучение лихенофлоры Приволжской возвышенности. В настоящее время лихенофлора исследуемой территории насчитывает 500 видов и 56 внутривидовых таксонов лишайников. Проведен флористический анализ, в т.ч. выявлены особенности систематической структуры лихенофлоры региона, установлен её гетерогенный характер, выяснены основные закономерности распределения лишайников по Приволжской возвышенности, проведен географический анализ выявленной флоры лишайников.

Состав географических элементов лихенофлоры Приволжской возвышенности в известной степени не соответствует современным природным условиям региона. Приволжская возвышенность расположена на Русской равнине в границах Европейской широколиственной и Евразийской степной областей, современные абсолютные высоты региона не превышают 380 метров над уровнем моря. В связи с этим следует отметить, что ведущим по числу видов (причем значительно превосходящим остальные элементы) является бореальный географический элемент. Также заслуживает внимания значительное представительство гипоарктомонтанного и монтанного, а также наличие в исследуемой лихенофлоре арктовысокогорного и высокогорного географических элементов. Ареалогический анализ выявляет ряд видов, произрастание которых на Приволжской возвышенности требует самого пристального рассмотрения. К их числу следует отнести неморальные лишайники, современные ареалы которых связаны с рефугиумами третичной теплоумеренной листопадной флоры, аридные средиземноморские (в широком понимании) виды, а также виды, обладающие восточноевропейско-азиатскими и восточноевропейско-азиатско-американскими ареалами, произрастающие в Восточной Европе исключительно на Приволжской возвышенности.

Указанные выше определенные несоответствия современного состава географических элементов лихенофлоры Приволжской возвышенности современным природным условиям региона свидетельствуют о длительной и сложной истории формирования флоры и растительности Приволжской

возвышенности, происходившего с конца палеогена и не прерывавшегося четвертичными оледенениями.

Особенности ареалов ряда видов, закономерности их распределения по Приволжской возвышенности показывают, что современная лишенофлора региона содержит климатические реликты раннего-среднего миоцена, позднего миоцена, раннего-среднего плиоцена, позднего плиоцена, эоплейстоцена, раннего-среднего плейстоцена, позднего плейстоцена, голоцена, что свидетельствует о непрерывном развитии флоры и растительности региона, начиная с миоцена.

Таким образом, лишенофлора Приволжской возвышенности непрерывно развивалась, начиная с позднего палеогена. Флора лишайников региона развивалась на основе третичной лесной мезофильной лишенофлоры при заметном влиянии ксерофильной пустынно-степной, а также южно-уральской горной (в широком понимании) и европейской бореальной лишенофлор. Основными факторами, определявшими процессы исторического развития флоры и растительности региона, являлись географическое положение Приволжской возвышенности в системе природных зон, смещение их границ в результате изменений климата, тектонические и денудационные процессы, плейстоценовые оледенения, а также миграции различных групп видов. Плейстоценовые оледенения не прерывали процессов развития лишенофлоры региона, хотя и оказали определенное воздействие на её состав. В голоцене лишенофлора Приволжской возвышенности приобрела современный облик.

В историческом процессе формирования лишенофлоры региона можно выделить ранний-средний миоцен, поздний миоцен, ранний-средний плиоцен, поздний плиоцен, эоплейстоцен, ранний-средний плейстоцен, поздний плейстоцен, голоцен. Имеющиеся палеоботанические данные по истории формирования флоры и растительности Приволжской возвышенности (а также сопредельных территорий) показывают, что каждый из указанных выше этапов подразделялся на ряд периодов, в течение которых происходили определенные изменения климата, а также соотношений различных типов фитоценозов в растительном покрове.

Согласно расчетам Э.Г. Коломыца, ко второй половине XXI века, в результате потепления климата, в Волжском бассейне возможно значительное смещение природных зон к северу. В настоящее время непосредственное хозяйственное воздействие на природные фитоценозы и их компоненты, в том числе лишайники, является основным фактором их деградации, приводящей к общему обеднению и упрощению лишенофлоры. Можно предполагать, что дальнейшая эволюция флоры лишайников Приволжской возвышенности будет происходить по пути развития пустынно-степных и сокращения лесных мезофильных элементов на фоне ее общей деградации, обеднения и упрощения.

Секция
Эволюционная теория: история и современность
устные сообщения

**Гомологическая изменчивость морфологических структур черепа
и эпигенетическая дивергенция грызунов**

Васильева И.А.

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург 620144, Россия
e-mail: via@ipae.uran.ru

Анализ внутривидовой изменчивости дискретных качественных морфологических признаков у близких видов позволяет судить о поливариантности процессов индивидуального развития и его параллелизме у разных таксонов. У грызунов к признакам, проявляющим гомологическую, параллельную изменчивость, традиционно относят особенности строения зубной системы (Воронцов, 1966, 1967; Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980). Второй категорией признаков, подверженных гомологической изменчивости, являются так называемые неметрические вариации в строении скелета и черепа, первоначально выявленные при исследовании линейных мышей (Deol, 1955), а в дальнейшем обнаруженные в природных популяциях домовых мыши (Betty, 1963, 1964) и у других видов грызунов (Betty, Searle, 1963; и др.). Количественный анализ частот этих вариаций, получивших название фенов, стал эффективным инструментом популяционных исследований (Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1996, 2004; и др.). Представляется, однако, что при рассмотрении фенов как состояний гомологичных признаков у разных видов, они могут стать не менее эффективным инструментом феногенетического анализа при сравнении близких видов и выявлении степени эпигенетической дивергенции форм на разных уровнях таксономической иерархии. Теоретической базой для этого служат положения эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина (1988), закон гомологических рядов Н.И. Вавилова, дополняющее его правило родственных отклонений Н.П. Кренке и представления о транзитивном полиморфизме и рефренах С.В. Мейена. Вслед за Н.И. Вавиловым (1922) мы также различаем условно константную часть фенотипа, или «радикал», и его изменчивую, полиморфную часть, представленную определенным набором фенов неметрических признаков (разным в каждом конкретном случае именно из-за перехода части признаков в константное, фиксированное состояние, т.е. в радикал). При этом подходе полиморфное состояние признака у одних таксонов оказывается гомологичным их мономорфному состоянию у других (в случае фиксации одного из фенов), это означает, что в операциональный набор признаков вовлекается часть свойств радикалов видов, играющих в этом случае

роль своеобразных таксономических (малоизменчивых) признаков. Гомологизация фенов как проявлений специальной гомологии позволяет сравнивать таксоны разного ранга по частотам их встречаемости и тем самым оценивать дивергенцию между ними.

В результате гомологизации фенов у разных видов грызунов составлен их общий каталог. Распределение фенов по таксонам оказалось упорядоченным. Выявленная закономерность качественного фенетического разнообразия изученного множества таксонов наглядно иллюстрирует гомологические ряды изменчивости изученной системы признаков в понимании Н.И. Вавилова и указывает на перспективность их применения для оценки уровней эпигенетической дивергенции таксонов разного ранга уже с применением количественных оценок, основанных на частотах встречаемости фенов.

Для оценки эпигенетической дивергенции разработана технология многомерного анализа индивидуальных фенетических композиций, позволяющая визуализировать эпигенетическую изменчивость (эпигенетический ландшафт) естественных групп особей. Составлены дискриминантные ключи для индивидуальной диагностики ряда видов и форм спорного таксономического ранга. С использованием многомерного анализа индивидуальных фенетических композиций проведена успешная дискриминация видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* и выявлена общая картина филогеографических взаимосвязей в подродах *Aschizomys* и *Neodon*. На основе гомологизации 107 фенов неметрических признаков черепа оценены уровни эпигенетической дивергенции между 48 видами и внутривидовыми формами грызунов в подсемействах *Arvicolinae* и *Cricetinae*. Показано, что иерархия сходственных отношений изученных таксонов, полученная на основе сравнительного анализа частот фенов, в большой степени соответствует их системе, построенной на основе классических морфологических и палеонтологических данных. Многомерный анализ частот гомологичных фенов у таксонов с разной экологической специализацией (обитанием в высоких широтах, горных ландшафтах, увлажненных местообитаниях) указывает на существование параллельных адаптивных изменений комплексов гомологичных морфологических структур у таксонов со сходными экологическими нишами, обусловленных общими эволюционно-экологическими факторами.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 07-04-00161.

Эволюция межвидовых адаптаций паразитов и насекомых*Глунов В.В., Евсиков В.И.*

Институт Систематики и Экологии Животных,
Новосибирск 630091, Россия
e-mail: skif@eco.nsc.ru

Возникновение внешнего скелета у членистоногих, в том числе насекомых, сказалось на механизмах формирования иммунного ответа последних. В первую очередь существенную роль в защите насекомых от паразитов начинает играть профенолоксидазный каскад, представляющий собой комплекс ферментов, активация которых приводит к запуску синтеза меланина (меланогенез). Данный полимер входит в состав кутикулы и непосредственно в различные капсулы и гранулы, которые образуются вокруг проникших чужеродных агентов. При меланогенезе образуется большое количество активированных кислородных метаболитов (АКМ), в том числе полухиноновых радикалов, обладающих высокой реакционной способностью. В свою очередь взаимодействие полухиноновых радикалов с молекулярным кислородом приводит к образованию супероксиданионов и перекиси водорода. Меланин, как и ряд промежуточных продуктов меланогенеза, может выступать в качестве ловушки для высокореакционных соединений, образующихся как в организме насекомых, так и токсичных метаболитов паразитов. У насекомых выработался также целый комплекс механизмов, способных контролировать активность профенолоксидазного каскада и нейтрализовать АКМ, что приводит к локализации образования высокореакционных соединений вокруг паразита. В свою очередь, у паразитов формируются следующие механизмы защиты: 1 — покровы, устойчивые к действию АКМ; 2 — молекулярная мимикрия (предотвращение иммунного распознавания и активации профенолоксидазного каскада); 3 — супрессия, или разрушение определенных звеньев иммунитета. Нередко на различных стадиях своего развития паразиты используют разные механизмы защиты, что способствует их проникновению в организм насекомых и успешному развитию, а в ряде случаев и предотвращению вторичного заражения. В результате могут возникать паразит-хозяинные системы, для которых характерно своеобразное динамическое равновесие во время их совместного сосуществования. Тем самым понимание конкретных эколого-физиологических механизмов становления паразит-хозяинных отношений, анализ индивидуальной и групповой устойчивости хозяев к паразитам и путей преодоления негативных последствий, а в ряде случаев и получение преимуществ, открывает новые возможности познания паразитизма и межвидовой адаптации.

Конгруэнции и видовые адаптации — основа биологической эволюции

Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А.

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск 630091, Россия
e-mail: ev@eco.nsc.ru

К «видовым адаптациям» К.М. Завадский (1967) отнес класс таких приспособлений, которые повышают адаптивную ценность не отдельных индивидуумов, а их совокупностей, относящихся к одному виду, т.е. — биологических систем надорганизменного (популяционно-видового) уровня организации. Минимальной единицей этого уровня является семейная триада — пара размножающихся особей и их потомство. Благодаря эволюционно-апробированному и экологически-оправданному взаимодействию каждого из представителей семейной триады (она—он—потомки) осуществляется присущая всем живым системам «космическая» функция Жизни — преемственность поколений (Потапов, Евсиков, 2000). В соответствии с представлениями, сформулированными С.А. Северцовым (1951), проявлением интеграции живого на надорганизменном уровне являются «конгруэнции» — соответствия в морфологическом строении, физиологии, поведении и т.п. у представителей одного вида: самцов и самок, матери и потомков, членов колоний и стад и т.д. С одной стороны, конгруэнции отражают предыдущую эволюционную историю вида, а с другой — составляют основу дальнейших преобразований, производимых на надорганизменном уровне, благодаря которым достигается соответствие между особями, популяциями и условиями среды.

В силу чрезвычайно высокой интеграции физиологических систем матери и потомков морфофизиологические и поведенческие признаки млекопитающих подвержены сильному влиянию условий материнской среды в период эмбрионального и раннего постнатального развития, благодаря чему осуществляется «преадаптация» животных следующего поколения к изменяющимся экологическим условиям. Яйцеклетки млекопитающих не содержат запасных питательных веществ, поэтому успешность эмбрионального и постнатального развития зависит, прежде всего, от энергетического статуса и генотипа материнского организма и генотипа развивающихся эмбрионов. Важным поведенческим механизмом поддержания генетической гетерогенности и жизнеспособности популяций млекопитающих является неслучайный, селективный выбор брачного партнера.

Результаты наших исследований, выполненных на природных и лабораторных популяциях грызунов, показали, что индивидуальная приспособленность особей и жизнеспособность популяций определяются комплексом генетико-физиологических и этологических механизмов, реализующихся в семейных триадах при взаимодействии брачных партнеров,

родителей и потомков:

1) Поддержание плодовитости в ряду поколений в эволюционно-оправданных пределах осуществляется благодаря наличию положительной связи между массой тела матери и ее плодовитостью и отрицательной связи между плодовитостью матери и массой тела дочерей (Евсиков и др., 1973).

2) Успех беременности, фактическая плодовитость и постнатальный рост детенышей зависят от взаимодействия генотипа матери и потомков в период беременности. Результаты гомо- и гетерогенных скрещиваний разных линий мышей, межлинейной трансплантации эмбрионов и перекрестного воспитания показали, что рост потомков до и после рождения зависит от линейной принадлежности матери (Евсиков, 1987) и генетических отличий матери и потомков (Евсиков и др., 1977, 1978, 1998; Потапов, Евсиков, 2000).

3) В ходе исследований водяной полевки показано, что от физического состояния самок, отражающего эффективность взаимодействия особей с биотическим и абиотическим окружением, зависит реализация плодовитости, половой состав, жизнеспособность и репродуктивный успех потомков (Назарова, Евсиков, 2000, 2004).

4) Наиболее полной реализации репродуктивного потенциала, микроэволюционным и демографическим процессам способствует селективный выбор брачного партнера, основанный на предпочтении самками неродственных самцов, особей с высокой социальной конкурентоспособностью или проявляющих заботу о потомстве (Евсиков и др., 2001, 2006а). Критерии выбора брачного партнера зависят от системы спаривания (Евсиков и др., 2006б).

Таким образом, семья представляет собой единую целостную систему, интегральные показатели жизнеспособности которой подпадают под действие естественного отбора. Направление и скорость фенотипических преобразований в смежных поколениях зависят от эффективности взаимодействий между членами семейной триады.

Механизм направленности эволюции

Попов И.Ю.

Государственный научно-исследовательский институт озёрного
и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург 199053, Россия
e-mail: igorioshapopov@mail.ru

Под «направленностью» в настоящей работе подразумевается формирование определённых направлений в эволюции, которое необъяснимо в рамках теории естественного отбора. Вопрос о направленности в этом смысле ставился в ходе анализа следующих фактов:

1. *Существование неадаптивных признаков.* Например, у растений разные

варианты типов симметрии цветков, характера расположения и жилкования листьев и т.п. трудно объяснить адаптацией. Однако подобные признаки разграничивают крупные таксоны растений, а значит, указывают на главные направления эволюции. Если они происходят вне зависимости от адаптации, то какие-то другие силы движут эволюцией.

2. *Конвергенции и/или параллелизмы* — черты сходства между организмами, принадлежащими к разным таксонам. Подобные случаи далеко не всегда удается объяснить родством или приспособлением к одинаковым условиям. К примеру, моллюски и фораминиферы демонстрируют большое сходство строения раковин, хотя различаются и по происхождению, и по образу жизни.

3. *Ограничения изменчивости*. Реальное число вариантов изменчивости меньше теоретически ожидаемого. В этой связи обычно приводились факты невозможности получить какую-либо породу домашних животных или сорт растений. Например, в отличие от куриц, гуси не могут варьировать так, чтобы можно было вывести гусей с большими хвостами, гусей с хохлами, шпорами и т.п. Наиболее известный пример из современных исследований — отсутствие голубоглазых дрозофил.

4. *Существование направлений эволюции, которые ведут к вымиранию, и инерция в эволюции*. В ряде случаев группы эволюционируют в определенном направлении, даже если направление нерационально. Например, в эволюции нескольких групп мшанок отмечена общая черта: количество кальция увеличивается, стенки скелета каждой особи колонии становятся все толще и толще, пространство для внутренних органов уменьшается, жизнь мшанок делается невыносимой, и они вымирают. Как будто они сами себе строят могилу, будучи неспособными эволюционировать как-то иначе или не эволюционировать вовсе.

5. *Новообразования в эволюции*. Отбор и адаптация объясняют эволюцию уже существующих органов, а появление новых органов данными процессами не объяснить. Значит, нужно искать какие-то иные объяснения главных движущих сил эволюции. В связи с этим нередко обращалось внимание на явления предварения признаков — на ранних этапах эволюции какой-либо группы появляются органы или их зачатки, которые исчезают на следующих стадиях эволюции, но затем возникают снова либо как адаптация, либо как выход на новый этап эволюционного развития. Нечто сходное с «предварением» представляет собой появление «аристогенов» — органов, которые бесполезны сами по себе, но создают предпосылку для развития «полезных» органов у далеких потомков их обладателей. В отличие от «предваряющих» особенностей, они не исчезают у ближайших потомков, а продолжают развиваться, но долгое время в этом процессе не наблюдается приспособительного значения. Так, например, рога считаются полезной особенностью, в то время как у предков рогатых животных вместо рогов были только небольшие бугорки, которые не приносили никакой пользы, но, тем не менее, эволюционировали.

Все эти факты послужили основанием для формулировки концепций

направленной эволюции, противопоставленных дарвинизму. На данный момент их создано не менее тридцати (гетерогенез, батмогенез, ортогенез, номогенез, аллелогенез, апогенез, ологенез и др.). Обычно они отвергались «большинством голосов», главным образом, под тем предлогом, что в них неясно сформулирован механизм направленности эволюции, и поэтому они оставляют впечатление чего-то мистического. Однако в настоящее время представляется возможным охарактеризовать механизм направленности эволюции в абсолютно немистических терминах: живые организмы неизбежно стремятся произвести копии самих себя, однако они не могут производить абсолютно точные копии. Значит, изменение вида происходит неизбежно на протяжении смены поколений, даже если он достиг адаптивного состояния и даже если дальнейшее направление его эволюции нерационально. Эта неизбежная трансформация происходит в определённых направлениях из-за ограничений, которые, в конечном счёте, сводятся к химическим и физическим процессам. Роль естественного отбора в этом случае может быть незначительной, потому что, с одной стороны, ограничения могут привести к тому, что для него нет богатого материала, а с другой стороны, спонтанное изменение может привести к тому, что отбор не успеет ничего сделать. Выражаясь современным языком, пресс изменчивости и воздействие ограничений могут преобладать над результатами давления отбора. В эволюции участвуют все или большая часть представителей вида, а не «элита», которая вытесняет своих собратьев.

Корреляции в макро- и микроэволюции

Ростова Н.С.

Санкт-Петербургский госуниверситет, Санкт-Петербург 199034, Россия
e-mail: ns-rostova@yandex.ru

Проблема согласованности между особенностями частей и органов живых организмов впервые научно сформулированная Ж. Кювье, была подробно рассмотрена уже с позиций эволюционного формирования адаптаций Чарльзом Дарвином. Развитие генетики на некоторый период привело к представлениям о «мозаичности», а исследования в области биологии развития — о «целостности» организмов.

Развитие математического аппарата корреляционного анализа позволило количественно оценить согласованность изменчивости. Существенное влияние на развитие этого направления оказали, с одной стороны, идеи И.И. Шмальгаузена, с другой — выдвинутые в 1929 году и подробно обоснованные в 1959—60 годах П.В. Терентьевым методы анализа системы связей (корреляционные плеяды). В зарубежных исследованиях аналогом идеи корреляционных плеяд стали представления о «морфологической интеграции» изложенные в одноименной монографии (E. Olsen, R. Miller, 1958).

В дальнейшем происходило накопление фактического материала и внедрение в биологические исследования наряду с корреляционным — факторного и компонентного анализа. Применение многомерного анализа в свою очередь позволило: а) технически упростить выявление структуры связей; б) перейти от констатации отдельных зависимостей к выделению возможных «общих факторов». Наиболее часто исследователи обращались к анализу корреляций в индивидуальной изменчивости и лишь весьма немногочисленные работы были посвящены согласованности изменчивости в пределах организма («метамерная» изменчивость) и ценоза (межвидовые связи). В то же время в большинстве публикаций, посвященных анализу связей в индивидуальной изменчивости, авторы не разделяют фенотипические и генетические корреляции. Это тем более удивительно, что еще в 1927 году Ю.А. Филипченко убедительно указал на возможные различия между индивидуальными и межгрупповыми связями не только по их силе, но даже по направленности (положительные и отрицательные).

Последний этап развития исследований корреляций характеризуется переходом к сравнению полных корреляционных матриц и, соответственно, разработке методов выявления и количественной оценки их сходства/различия. Здесь следует отметить многочисленные работы зарубежных (Atchley W., Cheverud J., Leamy L., Roff D., Shaw R., Zelditch M. и др. — с 80-х годов) и российских (Андреев В.Л., Шмидт В.М., Животовский Л.А., 60—80-е годы) исследователей, предложивших разные подходы к проблеме. Соответственно, и выводы отдельных исследователей, в том числе применяющих эти методы, сильно различаются. В исследованиях Cheverud J. (1979—95), например, приходит к отрицанию существенности обнаруживаемых различий между матрицами корреляции в фенотипической и генетической изменчивости. Основываясь на таких оценках, Lande R. (1979, 1980) даже предложил теорию многомерной эволюции, основанную на предположении о константности матриц ковариации.

Разработка и применение эвристического подхода к сравнению множества корреляционных матриц (Ростова, 1980—2002) позволили оценить степень пластичности структуры как всей системы связей, так и корреляций отдельных признаков и их групп. Изменения силы (уровня) связей в большинстве случаев, как и следовало ожидать, определяются размахом варьирования, хотя и здесь проявляется специфика признаков разной природы.

К сожалению, в исследованиях, включающих макроэволюционный уровень и выполняемых систематиками и морфологами, согласованность наблюдаемых изменений описывается, как правило, без количественной ее оценки. В то же время уже сопоставление силы и структуры связей в фенотипической и генетической, индивидуальной и межпопуляционной изменчивости (в том числе у близких видов) показывает наличие существенных различий между ними. При этом, например, у разных видов р. *Leucanthemum*, *Dianthus*, *Odontites* и др. обнаружены различия в степени пластичности структуры связей.

Возможно, эти различия связаны с таковыми по степени эврибионтности сравниваемых таксонов. Это предположение подтверждается при сравнении пластичности структуры корреляций у сортов культурных растений (яровая пшеница, подсолнечник и др.), различающихся по уровню селекции.

Эволюционная теория в работах С.А. Северцова (по материалам рукописного наследия)

Шишкин В.С.

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

О значении вклада С.А. Северцова в развитие эволюционной теории, особенно в области эволюционной экологии, писали неоднократно различные авторы (Клейненберг, 1948, 1951; Крисаченко, 1988; Мирзоян, 1990, 1992; Чернов, 1996; и др.). Многие отмечали важность изучения рукописного наследия ученого. Из задуманного двухтомника неопубликованных ранее работ был издан только первый том (Северцов, 1951). В библиографии С.А. Северцова (Клейненберг, 1948) среди более 30 рукописей указана, видимо, целая книга «О борьбе за существование и эволюции вида как целостного сообщества» (300 с.), датированная 1947 годом — годом смерти Сергея Александровича. В Архиве РАН в фонде академика А.Н. Северцова (фонд 467) по описи 9 значатся более 100 дел, относящихся к сыну — С.А. Северцову. Дело 63 содержит рукопись с указанным выше названием (192 листа машинописи с рукописной правкой и вставками). Выделено 7 глав.

Наибольший интерес для публикации, по нашему мнению, представляют следующие главы. Глава 1 (Дарвин о борьбе за существование), где в т.ч. рассмотрены взгляды на борьбу за существование (БЗС) Шмальгаузена, Парамонова и др. дарвинистов. Глава 2 (Определение степени приспособленности вида), где адаптациогенез связывается с БЗС и ее формами — прямой и косвенной (конкуренцией). Здесь же дается определение адаптации. Приспособленность (адаптивность) оценивается в т.ч. по показателям уменьшения относительной смертности, редукции относительной плодовитости и увеличения продолжительности жизни. Автор подчеркивает дифференциацию этих показателей для разных полов и возрастных групп у конкретных видов, важность определения типа динамики численности для оценки биотического потенциала и адаптивности вида. Глава 3 (Вид как живое, размножающееся сообщество и как основная таксономическая единица), где автор рассматривает взгляды морфологов, систематиков (в т.ч. Э. Майра), зоогеографов, генетиков, экологов на проблему вида и дает свое определение вида, «представляющего собой не только размножающуюся половым и бесполом путем популяцию или совокупность популяций, заселяющих ареал вида, но именно сообщество, в

котором особи, различные по полу и возрасту, связаны между собой особыми внутривидовыми отношениями и составляют некоторой целостное единство. Вид в целом представляет особую жизненную форму и занимает особую экологическую нишу. Он отлично от других видов реагирует на воздействие внешних условий и отлично от других видов воздействует на внешнюю среду» (с. 100). Главы 4—7 посвящены различным аспектам контргруэнций. Возможно, рукопись не была закончена, или конец ее (около 100 с.) пока не найден. По мнению С.А. Северцова, «с точки зрения дарвиниста, экология занимается именно проблемой борьбы за существование». Сергей Алексеевич пишет также: «Нужна большая работа по накоплению фактов, но может быть попытка сделать некоторые обобщения, не всегда в желательной мере обоснованные и доказанные по недостатку данных, послужит рабочей гипотезой и позволит более правильно ставить дальнейшие исследования, а это будет полезно для науки». Мы разделяем такую точку зрения.

Стендовые доклады

Развитие биологической концепции вида в трудах Э. Майра

Баклушинская И.Ю.

Институт биологии развития РАН, Москва 119334, Россия

e-mail: cytogen-idb@yandex.ru

Эрнст Майр оказал огромное влияние на развитие теории биологической эволюции и формирование её ключевых концепций, в первую очередь, биологической концепции вида. Благодаря большому количеству книг и статей, опубликованных им, популярность этой концепции очень велика, в кратком обзоре невозможно рассмотреть все, поэтому мы остановимся на отдельных, наиболее важных и интересных с нашей точки зрения, работах этого великого ученого. Одна из таких статей — «Онтологический статус вида: научный прогресс и философская терминология» (Mayr, 1987). В этой работе Э. Майр показывает, что двойственность природы вида ведет к необходимости различения вида как категории («определение вида») и вида как таксона («определение границ вида»). Вид как таксон, несомненно, существует в природе, и при этом выявляется систематиками. Категория вида — это некоторый уровень, разряд, который придается виду как таксону. Несомненно, львиная доля дискуссий о проблеме вида обусловлена именно смешением вопросов «Что есть вид?» и «Как можно определить границы вида на практике?», а также недостаточным осмыслением проблемы философией науки. Э. Майр отмечает, что исследователи, предлагая очередное определение вида, зачастую не отдают себе отчета в том, что при этом они должны решить две разные проблемы. В результате вместо концепции мы можем получить инструкцию по проведению демаркационной линии, примером такого подхода является филогенетическая концепция вида (Mayr, 2000). Онтологической составляющей биологической концепции вида является положение о генетической интегрированности вида вследствие того, что все особи вида имеют общую генетическую программу, сложившуюся в ходе эволюции (Mayr, 1963). Несмотря на столь четко сформулированную сущность концепции, ее довольно часто сводят к одному положению — необходимости репродуктивной изоляции для признания видового статуса рассматриваемых форм. Очевидно, что этот критерий имеет отношение к определению границ вида, но не отражает сущность вида как категории. Э. Колчинский (2006) отмечает, что идея значимости репродуктивной изоляции была воспринята Э. Майром в период его ученичества благодаря трудам его учителя и коллеги Э. Штреземанна. Э. Майр (Mayr, 1996) рассматривая историю формирования биологической концепции, пишет, что идея репродуктивной изоляции развивалась Бюффоном и, скорее всего, в работах более ранних исследователей при внимательном

прочтении также можно обнаружить сходные концепции. Биологическая концепция вида вобрала в себя многие положения, разработанные генетиками в первой половине XX века. Понятие о том, что вид есть свободно скрещивающееся сообщество, сформулированное С.С. Четвериковым в 1925—26 годы, непосредственно вошло в эту концепцию. Ф. Добржанский в книге 1937 года (Dobzhansky, 1937) формулирует положение о том, что развитие репродуктивных изоляционных механизмов ведет к формированию видов. Интересно, что в его определении вида отмечалось, что скрещивание может быть действительным или потенциальным, это уточнение содержалось также и в определении вида Э. Майра 1940 года (Mayr, 1940), но позже (Mayr, 1942) было изъято. К 1948 году Э. Майр вносит важное уточнение: «Поскольку отношения популяций могут быть протестированы, только если они находятся в контакте в пространстве и времени, понятие вида строго приложимо только к синхронным и симпатричным популяциям. Его распространение на аллохронные и аллопатричные популяции может рассматриваться только как экстраполяция» (письма Э. Майра, цит. по Magnus, 1996, стр. 542). Своим наиболее важным вкладом в развитие эволюционной биологии Э. Майр считал концепцию генетических революций (Mayr, 1954; Provine, 2004), «Генетическая революция, вызванная изоляцией популяции-основателя, может иметь характер цепной реакции. Изменения в каком-либо локусе могут в ответ изменить селективную ценность многих других локусов, так что в итоге система достигнет нового состояния равновесия» (Mayr, 1954, стр. 170). В 1982 году Э. Майр в определение биологического вида вводит положение о том, что виды занимают специфические экологические ниши в природе, а репродуктивная изоляция нужна для обеспечения сохранности генотипа, адаптированного к использованию специфической ниши (Mayr, 1982). В статье 1996 года Э. Майр заостряет внимание на положении о репродуктивной изоляции и роли гибридизации в эволюции (Mayr, 1996). Если подходить к утверждению о том, что один вид репродуктивно изолирован от другого с типологических позиций, то, очевидно, это означает, что ни одна особь вида А никогда не вступает в гибридизацию с особями вида В. Многочисленные данные по гибридизации у растений опровергают это положение. Вместе с тем, как подчеркивает Э. Майр, «если два вида продолжают поддерживать свою целостность, они должны рассматриваться как виды, несмотря на некоторую недостаточность изоляционных механизмов» (Mayr, 1996, p. 265). Более того, подчеркнув, что обмен генами существует между многими «хорошими» репродуктивно изолированными видами, Э. Майр изменяет определение изолирующих механизмов, сформулированное им ранее (Mayr, 1963, 1970), и вводит положение о том, что изолирующие механизмы не всегда могут препятствовать случайной гибридизации, но тем не менее, они предотвращают полное слияние генофондов вступивших в контакт разных видов. Как видим, Э. Майр модифицировал биологическую концепцию вида на протяжении всей своей долгой и плодотворной жизни, благодаря его бесценному вкладу биологическая

концепция вида имеет большой потенциал для дальнейшего развития в рамках современной эволюционной биологии.

Адаптивный механизм инверсии пола в популяциях тихоокеанских лососей

¹Брыков В.А., ¹Кухлевский А.Д., ²Шевляков Е.А.

¹Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

²Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Петропавловск-Камчатский 683600, Россия
e-mail: vlbrykov@mail.ru

Соотношение полов является важным параметром, в значительной степени определяющим адаптацию, а также направление и скорость генетических процессов в популяциях животных. В популяциях рыб соотношение полов обычно близко к 1:1, однако в ряде случаев наблюдаются отклонения в сторону преобладания одного из полов. Причины и механизмы изменений в соотношении полов в природных популяциях бисексуальных животных во многих случаях остаются неизвестными.

В настоящей работе мы приводим данные по влиянию факторов численности на соотношение полов в популяциях тихоокеанских лососей, горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) и кеты (*O. keta*) и обсуждаем возможность участия в этом процессе механизма инверсии пола.

В результате анализа многолетних данных по зависимости доли самок в скате молоди горбуши и кеты от численности производителей на нерестилищах в реках Камчатки показано, что во всех анализированных случаях с увеличением численности производителей доля самок в потомстве уменьшается, а при уменьшении общей численности — увеличивается. Диапазон смещения составляет около 15%. Эта зависимость, очевидно, является адаптивной, но остается неясным механизм, ответственный за эти изменения. Известно, что у тихоокеанских лососей пол определяется XY-хромосомной системой. В этом случае изменения в соотношении полов могут быть объяснены лишь механизмом дифференциальной выживаемости. Такой механизм представляется возможным, хотя и маловероятным.

Также вероятным с нашей точки зрения представляется механизм регуляции соотношения полов в популяциях лососей, основанный на возможности инверсии (реверсии) пола. В экспериментальных условиях показано, что, несмотря на существование генетического механизма определения пола, под влиянием ряда факторов (температура, гормоны, загрязнения) соотношение полов в популяциях многих видов рыб может значительно меняться.

Половые хромосомы у тихоокеанских лососей не дифференцируются морфологически, поэтому в последние десятилетия были предприняты попытки

обнаружить специфические для половых хромосом нуклеотидные последовательности. У нескольких видов тихоокеанских лососей были выявлены последовательности ДНК, специфические для Y-хромосомы. Мы использовали ПЦР-технологии для анализа соответствия полов в популяциях горбуши и кеты, идентифицируемого по молекулярным маркерам и по морфологическим и биологическим признакам. Во многих случаях было выявлено соответствие молекулярных маркеров в геноме (наличие или отсутствие пол-связанных последовательностей) и пола особей. В то же время, в ряде популяций кеты и горбуши были выявлены значительные отклонения, составляющие от 15% до 80% особей одного из полов. При этом были выявлены как морфологические самцы с отсутствием маркера Y-хромосомы, так и самки с наличием маркеров. Исходя из имеющихся экспериментальных данных по изменению пола у рыб, нам представляется вероятным, что это несоответствие в естественных условиях определяется инверсией пола. Если это так, то это явление может быть ответственным за изменения в соотношении полов в популяциях лососей. Кроме того, некоторые предварительные данные дают основания полагать, что это явление может быть связано с естественными изменениями численности у этих видов.

Эволюционная теория в экспозициях Музея природы Харьковского университета. История и современность

¹Левченко Д.Р., ¹Перевозчикова Н.М., ²Маркина Т.Ю.

¹Музей природы Харьковского национального университета,
Харьков 61022, Украина

²Харьковский национальный педагогический университет,
Харьков, 61168, Украина
e-mail: tmarkina@yandex.ru

Со времени своего основания Музей природы Харьковского университета был и остается научной базой для подготовки специалистов в области естественных наук. В музее работает геологический отдел, отделы зоологии позвоночных и беспозвоночных животных, эволюции органического мира и охраны природы. Современная структура музея позволяет определить его как комплексное естественно-научное учреждение, экспозиционная и фондовая политика которого направлена на формирование современных представлений о научной картине мира.

Несомненно, общая концепция музея была заложена еще в начале XIX века и соответствовала требованиям современной науки, т.е. была описательной, классификационной и, что естественно, накопительной. Однако, перешагнув некий рубеж накопления к середине XIX века, музейные предметы начали использоваться в учебном процессе не только для изложения общей и частной

зоологии, но и в науках, значительно расширявших преподавание предмета. Так, в 1848 году А.В. Чернай разработал курс сравнительной анатомии, получившей в то время веские обоснования в работах Ж. Кювье, Ж. Сент-Илера и др. Позже на кафедре зоологии были введены курсы сравнительной зоологии, анатомии, морфологии и физиологии человека и животных.

Такой подход подготовил почву для формирования систематических коллекций и впоследствии всего экспозиционного комплекса музея в эволюционном аспекте. Создание отдела эволюции органического мира связано с именем профессора И.М. Полякова, осуществлявшего научное руководство музеем с 1937 года. В музее создаются два новых отдела: отдел классического дарвинизма и отдел происхождения человека. Экспозиции новых отделов вначале комплектовались дублетами зоологического отдела, а в дальнейшем — специально приобретенными экспонатами. Появление новых отделов и построение систематической части музея по эволюционному принципу создали предпосылки к переименованию музея в Музей дарвинизма.

С 1946 года взамен пришедших в негодность за годы немецкой оккупации экспозиций и в целях дальнейшего расширения отдела дарвинизма был создан целый ряд новых экспозиций по изменчивости, естественному отбору и дивергенции. Эти экспозиции были разработаны научным сотрудником музея В.Н. Грубантом, с 1948 по 1975 годы возглавлявшим музей. Только в зале классического дарвинизма В.Н. Грубантом было разработано и смонтировано 63 экспозиции. В 50-е годы музею отпускаются специальные ассигнования на экспедиции с целью сбора материала и пополнения фондов музея.

После отселения биологического факультета во вновь отстроенное здание университета в 1960—1962 годах все здание бывшего биофака закрепляется за музеем. У отдела эволюции появляются новые экспозиционные площади. В 1970—1974 годах силами старшего научного сотрудника А.В. Рудаевой и младшего научного сотрудника Д.Р. Левченко при непосредственном участии В.Н. Грубанта создаются новые экспозиции в залах «Эволюция органического мира» и «Происхождение человека». Теперь тема классического дарвинизма представлена двумя экспозиционными комплексами — «Искусственный отбор. Достижения селекции» и «Естественный отбор», что позволяет использовать их в самостоятельных экскурсиях. В эти годы разработаны и внедрены экспозиции «Изменчивость в природе», «Относительность целесообразности», «Гомологические ряды в наследственной изменчивости», «Основные этапы развития генетики» и др.

С развитием исследований в области общей и популяционной генетики, экологии и других биологических дисциплин оказалось возможным применять точные экспериментальные подходы для выяснения роли отдельных эволюционных факторов. В связи с этим в настоящее время разрабатывается и внедряется целый ряд новых экспозиционных комплексов: «Факторы эволюции», «Борьба за существование», «Естественный отбор», «Вид и видообразование» и т.д.

Проблема антропогенеза давно вышла за рамки частного филогенетического вопроса и стала методологической основой формирования научной картины мира. Сегодня трудно представить, какое мощное сопротивление должна была преодолеть наука, прежде чем эволюция человека была воспринята как факт. Изменить антропоцентрическое восприятие окружающего мира современными людьми, используя метод тройного параллелизма (данные сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии), позволяют экспозиции зала «Происхождение человека». Музей располагает крупнейшей в Украине коллекцией приматов, в ее составе — 101 чучело 55 видов приматов, принадлежащих к 12 семействам.

Эволюционная тематика в музее не была бы полной без палеонтологической летописи органической жизни на нашей планете. Основная экспозиция зала палеонтологии (отдел геологии) была развернута еще в 70-е годы. Здесь представлены образцы ископаемой флоры и фауны различных геологических эпох не только в систематических собраниях. Украшением зала являются красочные диорамы, отображающие реконструкцию природных ландшафтов и жизненных форм соответствующего геологического времени.

В настоящее время экспозиции музея с успехом используются в учебном процессе при подготовке студентов-биологов, будущих преподавателей биологии, так как только эволюционный подход позволяет глубоко понять специальные биологические дисциплины. С другой стороны, проводится популяризация эволюционного мировоззрения среди населения, что способствует пониманию места человека в системе органического мира и его влияния на развитие биосферы в целом.

Круглый стол Современные проблемы биологической эволюции

Аналоги закономерностей биологической эволюции в истории общества

Ганжа А.Г.

Институт истории естествознания и техники РАН,
Москва103012, Россия

Изучая историю биосферы, как и историю общества, мы замечаем, что чем сильнее мы углубляемся в прошлое, тем более неравномерно в пространстве и времени распространена доступная нам информация о соответствующих объектах исследования. Поэтому любые концепции, теории, учения и т.д. о развитии последних, в сущности, представляют собой лишь более или менее убедительные «вероятностные» модели, тем или иным способом связывающие друг с другом отдельные «сгустки» такой информации. По моему мнению, наиболее убедительной из таких моделей является учение Ч. Дарвина об эволюции видов. Он на весьма ограниченном количестве примеров сумел построить систему взглядов, не только логически объединившую все известное к тому времени разнообразие «биологических фактов», но и способную в будущем непротиворечиво включить в себя то, что тогда еще не было известно. В этом плане позиции известных мне «антидарвинистов» представляют собой бессистемное выхватывание отдельных якобы противоречащих учению фактов, которые, однако, при более внимательном и глубоком рассмотрении вполне в нее вписываются.

Человек является продуктом развития биосферы и звеном ее естественной эволюции а, значит, должен подчиняться действию хотя бы каких-то общих с ней законов. Поэтому правота Ч. Дарвина, по моему мнению, тем более убеждает, что его выводы вполне применимы и к объяснению эволюции общества.

Наши далекие предки заселяли Землю весьма неравномерно в виде более или менее изолированных групп. Этому способствовали большие расстояния между ними и непреодолимые для того времени природные барьеры — горы, пустыни, моря, болота и т.д. В процессе жизнедеятельности любая такая группа постепенно, методом проб и ошибок накапливала знания об окружающей ее среде (климате, рельефе, ресурсах и т.п.). Эти знания передавались в процессе обучения «от поколения к поколению» и закреплялись в сознании молодежи опытом повседневной деятельности, т.к. следование им удовлетворяло потребности данного общества. На этой основе у людей вырабатывались стереотипы мировоззрения, языка, материальной и духовной культуры, навыков природопользования и пр. — традиции (аналог *наследственности* в живой

природе). Для каждой конкретной группы (этноса) они свои, — связанные с особенностями конкретной местности (первичные этнические признаки — основа ее *адаптации* к окружающей среде). Традиции эти тем сильнее, чем дольше находится группа в данных привычных условиях. И пока эти условия остаются неизменными, усвоение чего-то нового чрезвычайно затруднено.

Исключение составляют немногие диссиденты (природный аналог — *мутанты*) — индивиды, способные мыслить и действовать нетрадиционно. Это может разрушить привычные условия существования. Поэтому живущие традиционно люди сначала всяческими способами стараются их изолировать (в первую очередь — от неокрепшей в вере молодежи), изгоняют (отсюда изгой, изверги) или даже уничтожают.

Однако окружающие условия не могут не меняться, хотя бы под влиянием роста населения. Поэтому на данной территории (тем быстрее, чем она меньше размерами) с ростом населения увеличивается демографическое давление. Это в конце концов вызывает демографо-экологический кризис (разрушение местных биоценозов, голод, скученность, перенасыщение территории продуктами жизнедеятельности, эпидемии и т.д.). В период кризиса авторитет традиций все больше падает, поскольку они все меньше помогают удовлетворять потребностей общества. Но тот же кризис вызывает гибель части населения, отчего биоценозы постепенно восстанавливаются. Численность группы снова растет вместе с авторитетом традиций. И так до нового кризиса (аналог *уравнения Вольтерра для модели «хищник-жертва»*). Подобные циклы могут повторяться неоднократно.

Однако, некоторые из «еретиков» («пассионарии» по Л.Н. Гумилеву) способны (и неоднократно) уводить с «привычных» территорий часть молодежи, среди которой в условиях кризиса традиции еще не успели закрепиться (миграции). Это — «дочерние группы» по отношению к «материнскому этносу». На новом месте к перенесенным туда с мигрантами части старых традиций по тем же законам добавляются новые, связанные с особенностями новых территорий («вторичные этнические признаки»). С наступлением демографо-экологических кризисов на новых территориях из них неоднократно могли выделяться новые группы («внучатые» по отношению к «первичным» этносам) и т.д. Во всех этих случаях на территориях, откуда уходят мигранты, «демографическое давление» падает, а старые традиции вновь усиливаются.

Другие «еретики» могли помочь людям преодолеть кризис с помощью различных культурных, социальных, технических и пр. новаций (аналог *изменчивости* у животных). Поэтому их последователями со временем становится все большая часть общества. Новации, вместе с некоторыми традициями, полезными и в новых условиях, позволяют увеличивать «приспособляемость» к территории и постепенно превращаются в новые традиции. На этом новом уровне развития демографический цикл может также неоднократно повторяться, вплоть до нового кризиса.

Так территории, способные прокормить одно и то же количество населения,

постепенно, поэтапно сокращаются по площади («интенсивный путь развития»). Например, скотоводу для пропитания нужна территория большая, чем земледельцу, но меньшая, чем охотнику, и т.п. Однако, в зависимости от разных региональных условий, разные этносы проходят эти этапы за разное время. Так первые земледельцы появляются на островах, в оазисах среди пустынь, в долинах, окруженных высокими горами; в «бескрайних» степях Евразии тысячелетиями господствовало скотоводство, а в «диких» лесах и Сибири, джунглях Африки, Южной Америки до сих пор живут охотничьи народы. Поэтому на протяжении всей истории человечества современниками становятся этносы, стоящие на разных этапах развития.

Длительная историческая изоляция различных этносов друг от друга сделала их в смысле брачных предпочтений в какой-то степени аналогичными биологическим видам. Но со временем эти аналогии становятся все более относительными: значительная часть современных народов являются потомками смешения разных рас и этносов, стоящих разных этапах развития.

Об эволюции и эволюционных теориях с информатико-кибернетических позиций

Гринченко С.Н.

Институт проблем информатики РАН, Москва 117333, Россия
e-mail: sgrinchenko@ipiran.ru

Как представляется, существующие трудности и проблемы в построении современной теории биологической эволюции (адекватной одновременно «и Монблану, и Гималаям фактов», по А.А. Любищеву) могут быть преодолены при отказе от изучения собственно «эволюции живого» как таковой и переходу к исследованию более общей проблемы — механизма функционирования иерархической системы живой природы в целом и построению её иерархической же универсальной модели. Последнее возможно на базе использования соответствующего междисциплинарного языка описания, а именно — развитого информатико-кибернетического языка, оперирующего не только с простейшими понятиями (такими, как «обратная связь», «контур управления», «вход», «выход», «черный ящик» и т.п.), но и с более агрегированными понятиями (такими, как «поисковая оптимизация», «целевой критерий поисковой оптимизации экстремального типа, типа равенств и типа неравенств», «алгоритм случайно-регулярного поиска», «алгоритм адаптивного случайно-регулярного поиска» и др., хорошо изученными в области технической кибернетики). Данный язык, выступая в качестве метаязыка по отношению к языку биологическому (т.е. не заменяя, а дополняя последний), и позволяет провести необходимые синтез, анализ и формализацию. И проблема «эволюции» тогда выступает как соответствующее проявление

жизнедеятельности предлагаемого кибернетического модельного механизма.

Таким образом, «поисково-оптимизационный» подход к интерпретации понятия эволюции опирается на принципиально иную трактовку селективного аспекта эволюции (а именно, как процесса, направленного на достижение экстремального значения энергетического целевого критерия соответствующего биогеоценоза или Биосферы в целом), что и обеспечивает — в указанном смысле — свойство направленности эволюции. Он подразумевает и иной метод реализации поискового приспособительного поведения (существенно превосходящий метод проб и ошибок по своим возможностям), то есть метод адаптивного случайно-регулярного поиска, причём в его иерархическом варианте. Последний отличается от метода проб и ошибок не только наличием в его структуре поискового целевого критерия экстремального типа, но и присутствием целевых критериев типа равенств и типа неравенств, ограничивающих вариативность поискового процесса. Кроме того, помимо чисто случайной, он содержит обязательную регулярную компоненту, т.е. возможность запоминания предыстории (траектории и результатов) поискового процесса. Это обеспечивает возможность осуществлять его не во всех теоретически возможных направлениях многомерной сферы поиска, а в некотором многомерном конусе допустимых (ограничениями системной памяти со стороны высших ярусов) значений.

Системная память — память структур (различных ярусов в иерархии живого и различной степени глубины) о прошлом приспособительном поведении системы живого как целого — обеспечивает здесь невыход возможных значений переменных поиска за определённые ранее в его ходе пределы. А также возможность закономерного изменения во времени регулярных составляющих величин и направлений поисковых шагов. Тем самым системная память иерархической системы живого — как часть его поисково-оптимизационного механизма — обеспечивает, дополнительно к Дарвиновской ненаправленной селекции по алгоритму «проб и ошибок», канализируемость направленной селекции по совокупности целевых критериев — феномен, на который указывает ряд «номогенетических» теорий. Таким образом, используя предложенные термины, можно констатировать, что дарвиновский механизм является прототипом предлагаемого универсального механизма, поскольку, уже реализуя селекцию и представление о цели, он ещё не обладает ни системной памятью, ни верным целевым критерием — экстремального энергетического характера. Но для своего времени — почти за столетие до изобретения кибернетики — этот прототип модели эволюции являлся выдающимся достижением мысли (описано «полтора» из трёх основных свойств модели эволюции).

Следствием предлагаемого подхода является позиция, что теории биологической эволюции, опирающиеся на идею естественного отбора (дарвинизм, синтетическая теория эволюции и т.п.) и теории «направленности» эволюции (ламаркизм, номогенез Л.С. Берга и т.п.) не противоречат друг другу,

а с определёнными уточнениями вписываются в единую схему описания процесса иерархической поисковой оптимизации системы живого. В её рамках «селектогенез» и «направленность» эволюции реализуются активными поисковыми процессами на всех уровнях интеграции живого (органических молекул, макромолекул, ультра-структурных внутриклеточных элементов и прокариот, субкомпарментов и компарментов эукариот, собственно эукариотных клеток, тканей, органов, многоклеточных организмов, популяций, парцелл, биогеоценозов, биомов, природных зон, Биогосферы) и «целевым» отбором на основных уровнях его интеграции по критериям энергетического характера. В предлагаемой модели это осуществляют 13 оптимизационных иерархических субконтуров. Идею «канализируемости» эволюции отражают 78 адаптационных иерархических субконтуров задания глубины системной памяти, темпы изменения значений которой много медленнее темпов процессов, на которые они воздействуют, и на практике часто принимаемые за константы. Это косвенно объясняет трудности обоснования номогенетических теорий.

Общебиологические следствия из теории естественного отбора

Заренков Н.А.

Биологический ф-т МГУ, кафедра зоологии беспозвоночных,
Москва 119992, Россия
e-mail: zarenkov@inv.bio.msu.ru

Мировая биологическая наука разобщена на физико-химическую и натуралистскую. Это обстоятельство наводит на мысль, что помимо сущности жизни как свойства организма, усвоенного физико-химической биологией, следует считаться и с принципиально иным, натуралистским представлением о жизни. Оно осуществлено в натуралистской картине Геомериды, единственно известной нам земной, частной версии жизни и выводится из теории естественного отбора [ТЕО].

1. Биологическая жизнь — знаковое, семиотическое явление. Субстратом знака жизни служит плоть организмов. Жизнь — это значение знаков-организмов, оно относится к сфере идеального. Так же, как смысл слов рождается в соотнесениях слов (текст, речь), жизнь возникает и протекает в межорганизменных взаимодействиях. В ТЕО соотнесение знаков-организмов именуется борьбой за существование, конкуренцией, значение знаков — приспособленностью. ТЕО объясняет механизм воплощения идеального — жизни — в материальном субстрате знаков-организмов.

2. В борьбе за существование организмы взаимодействуют как носители приспособленности. Приспособленность относительна, конкретна: одни и те же организмы могут быть неодинаково приспособленными, и различные организмы могут оставаться одинаково приспособленными. Первое отвечает

омонимии, второе — синонимии, как в лингвистике. Значит, приспособленность подобна смыслу слов.

3. У Дарвина ТЕО примерно на 80% основывается на фактах из практики животноводства и растениеводства. Между тем, породы животных и сорта растений выведены фермерами для продажи, и на рынке, как товар, они различаются не столько особенностями, которые свойственны и природным организмам, сколько стоимостью этих особенностей. Рыночная стоимость — это стоимостное отношение товаров в условиях рыночной конкуренции. Рыночные синонимия (одинаковая стоимость разных товаров) и омонимия (неодинаковая стоимость одного товара) свидетельствуют о знаковой природе товара. Значит, стоимость товара принадлежит сфере идеального как приспособленность организмов и смысл слов, и рынок остается знаковым явлением, как биологическая жизнь. Таким образом, с жизнью общества ТЕО, а следовательно, и натуралистское представление о жизни, связаны не только через публикацию Т. Мальтуса.

4. Неизбежность борьбы за существования вызвана «геометрической прогрессией размножения». Поэтому борьба за существование между единичными организмами производна от чрезмерной численности вида, а приспособленность организма — производна от приспособленности вида. Имея в виду принятое классической логикой доминирование единичного над множеством, ТЕО произвела коперниковский переворот: приспособленность как сущность множества доминирует над сущностью единичного организма.

5. Жизнь, как сущность единичного организма, не отделена от смерти, потому что смерть — собственное свойство организма: жить — значит умирать. Жизнь как сущность потенциально бессмертного вида (популяции) отделена от смерти, потому что вымирание вида (популяции) вызывается внешними относительно вида (популяции) причинами.

6. «Геометрическая прогрессия размножения» обязывает классифицировать живые виды как потенциально бесконечные объекты, не имеющие предела, незавершаемые по собственным внутренним причинам и открытые в будущее. Этим свойством фактически наделена традиционная система натуралистской систематики. Традиционное классифицирование объективно, поскольку основывается на логике исключенного третьего (два противоречивых суждения не могут быть одновременно ложными, одно из них по необходимости истинно). Наоборот, таксономическое суждение, пользующееся языком чисел, не объективно своей завершенностью и определенностью, которые свойственны числам. Объективные суждения о видах обязаны оставаться как бы живыми, незавершаемыми, открытыми в будущее. Пример систематики свидетельствует о непригодности языка чисел в натуралистской биологии.

7. В натуралистской картине жизни Геомериды в текстах, стихийно, за историческое время, воссоздана знаковая, семиотическая сущность земной версии жизни. Природные семиотические взаимодействия организмов в текстах заменены шестью межорганизменными отношениями: совместность,

сосуществование, сходство, родство, корреляция, симметрия. На них основаны фаунистика (флористика), экология, систематика, филогенетика, сравнительная морфо-физиология, биосимметрия и др. Логика исключенного третьего придает этой картине свойство открытости во времени, т.е. объективности.

Закключение. Раздвоенность биологии объясняется семиотической природой жизни, выводимой из ТЕО. Через субстрат знаков жизни (плоть организмов) биология примыкает к физике и химии. Значение знаков жизни сближается биологию с семиотикой, поэтому биологическая жизнь подобна жизни общества. Натуралистская биология могла бы считаться неклассической наукой в смысле М. Мамардашвили.

Геном как экосистема

Захаренко Л.П.

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

В современной генетике мобильные элементы (МЭ) рассматриваются как один из факторов эволюции, им отводят роль обеспечения генетической гетерогенности, являющейся базой для естественного отбора и последующего преобразования старого или зарождения нового вида. Большая часть спонтанных мутаций *Drosophila melanogaster* — результат перемещения МЭ, составляющих 22% генома и принадлежащих к нескольким десяткам семейств. В разных популяциях набор МЭ может быть разным, то есть без каждого конкретного мобильного элемента особь может прожить. Но благодаря этому факту, самым мощным индуктором, влияющим на перемещение МЭ у *Drosophila melanogaster*, является гибридный дисгенез (ГД), ярко проявляющийся при скрещивании мух, различающихся по набору МЭ. Частота перемещения МЭ может варьировать в диапазоне 10⁻¹ — 10⁻⁵ на сайт за поколение. Эффект ГД может усиливаться в сочетании с неблагоприятными факторами среды, например, при повышении температуры содержания личинок. В результате, в популяции вряд ли найдется две особи с одинаковым распределением МЭ по геному.

Геном каждого вида можно рассматривать как экосистему, состоящую из консервативных генов, выполняющих ключевые функции жизнеобеспечения, обеспечивающих константность вида, и генов перемещающихся, наряду с другими факторами определяющих генетическую нестабильность. Часть МЭ имеет ретровирусное происхождение. В связи с этим можно говорить об участии представителей разных таксонов в формировании генома, можно говорить о коэволюции, поскольку внедрившийся в геном МЭ может изменяться вместе с геномом хозяина, можно говорить о симбиозе МЭ—хозяин, поскольку некоторые МЭ не потеряли способности формировать вирусную частицу и

инфицировать соседние геномы. У *Drosophila melanogaster* есть мобильные элементы, которые появились в начале прошлого века за счет горизонтального переноса из генома другого вида дрозофил на глазах одного поколения исследователей. За это время сменилось порядка 500 поколений дрозофил. И хотя внешний вид дрозофил с тех пор заметно не изменился, скрещивание дрозофил из природы с дрозофилами лабораторных линий вызывает ситуацию гибридного дисгенеза, демонстрируя генетическую разницу, накопившуюся у *Drosophila melanogaster* за последнюю сотню лет.

В данной работе мы исследовали, есть ли база для гибридного дисгенеза внутри популяции города Умани *Drosophila melanogaster*. В этой популяции в 1980-х годах наблюдали повышенную концентрацию нестабильных *y2*-аллелей, обусловленных внедрением *hobo* в регуляторную зону гена *yellow*. Молекулярно-генетический анализ показал, что линии, выделенные из природной популяции Умани, разделяются на две группы в зависимости от того, скрещивали мух, давших начало этим линиям, с мухами лабораторных линий или нет. Линии, берущие начало от самок, гетерозиготных по гену *yellow* или самок, оплодотворенных в природе *y2*-самцами, переводили в гомозиготное состояние за счет внутрисемейных скрещиваний. В 70% случаев такие линии имели инверсию в регуляторной зоне гена *yellow*, фланкированную *hobo*. Если же *y2*-линия брала начало от мутантного самца, то в 90% случаев наблюдали делецию в регуляторной зоне гена *yellow* или комбинацию других перестроек. Мутантных самцов из природы скрещивали с лабораторными самками со сцепленными X-хромосомами для того, чтобы сохранить X-хромосому самца. Как оказалось, линия со сцепленными X-хромосомами содержит в геноме полноразмерную копию *hobo*, способную индуцировать транспозиции. Фенотипическая нестабильность оказалась лишь вершиной айсберга. Мультиплицированные последовательности *hobo*, ассоциированные с фрагментами регуляторной зоны гена *yellow*, рекомбинировали друг с другом так, что результат блот-гибридизации линий менялся со временем без смены фенотипа. Наблюдалось укорочение фрагментов геномной ДНК, гибридизовавшихся с зондом из регуляторной зоны гена *yellow*, фланкированной *hobo*. Итак, повышенная концентрация *y2*-мутаций была вызвана распространением в популяции инверсии, а нестабильность в *y2*-аллелях из Умани индуцирована гибридным дисгенезом, мультипликацией инверсии, сопряженной с *hobo* и рекомбинацией этих повторов между собой. Локуспецифическая нестабильность была ассоциирована с нестабильностью всего генома, поскольку сопровождалась увеличением числа копий *hobo* в геноме.

Согласно нашим данным, внутри популяции есть база для гибридного дисгенеза: не все мухи из Умани содержат полноразмерную последовательность *hobo*-элемента, способную индуцировать его перемещение, и не все линии, происходящие от самок, не скрещивавшихся с самцами лабораторных линий, сохраняют инверсию. Нестабильность генома при неизменном фенотипе — естественное состояние, как и нестабильность экосистемы, находящейся в устойчивом равновесии.

Эпигенетическая теория эволюции: проблемы и перспективы

Поздняков А.А.

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск 630091, Россия
e-mail: mammal@eco.nsc.ru

Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ), рассматриваемая в качестве альтернативы синтетической теории эволюции и основанная на идеях И.И. Шмальгаузена (1946) и К.Х. Уоддингтона (1957, 1970), сформулирована М.А. Шишкиным (1981, 1984, 1987, 1988). В последнее время сторонники ЭТЭ (Гродницкий, 2001, 2002; Расницын, 2002) высказывают взгляды, несколько отличающиеся от таковых М.А. Шишкина (2006), что говорит о развитии теории и может являться предметом для сравнительного анализа.

1. Развитая естественнонаучная теория содержит три основные составные части. Во-первых, это система понятий и отношений (язык, или понятийный аппарат теории), описывающая или моделирующая некую часть мироздания. Во-вторых, это эмпирическая область приложения теории, включающая факты, объясняемые или поддерживаемые данной теорией. В-третьих, это метод, с помощью которого явления включаются в эмпирическую область приложения теории. С этой точки зрения, теория эволюции (ТЭ) должна описывать процесс развития биоты; ее эмпирическую область должны составить реконструкции частных процессов или биоты в целом, а также косвенные данные, свидетельствующие в пользу таковых. Метод должен включать алгоритмы, с помощью которых производится реконструкция процессов.

2. Основную идею М.А. Шишкина (2003, 2006) можно представить в виде следующей логической цепи: задачей теоретической биологии является объяснение целесообразности организмов — проблема целесообразности заключается в объяснении стабильности онтогенеза — объяснить становление стабильности онтогенеза должна ТЭ. «Таким образом, эволюция рассматривается как последовательность актов репарации устойчивости нормального онтогенеза, следующих после каждого ее нарушения» (Шишкин, 2003). Получается, что ТЭ описывает не механизм появления новизны, а механизм противодействия новому, механизм стабильности, неизменности. Новое появляется в результате нарушений онтогенеза, которые необходимо компенсировать. Онтологически акцент ставится на организме, поэтому таксоны в рамках взглядов М.А. Шишкина фактически не представлены.

Представления М.А. Шишкина А.П. Расницын (2002) дополняет метафорой адаптивного компромисса. С его точки зрения, организм является системой, сформировавшейся на основе «максимальной оптимизации всех адаптивных функций», достигнутой путем нахождения компромисса между ними. Сложившуюся таким образом организацию трудно перестроить, причем из-за системных свойств возможно изменение не более одной функции. Итак,

согласно взглядам А.П. Расницына, адаптивный компромисс является тормозом эволюционных преобразований. Тем не менее, при смягчении условий существования легко происходит дестабилизация организации. Получается, что биота все-таки развивается, но механизм этого процесса не обсуждается, а акцент ставится на механизме торможения эволюции.

Д.Л. Гродницкий (2002) рассматривает эволюцию как процесс преобразования таксонов, но считает, что таксоны представляют собою группы фенотипов, и ТЭ должна объяснять переход из одного фенотипического состояния в другое. Какой-либо развитой концепции таксона в его работах не содержится.

Итак, эпигенетической теории эволюции, чтобы действительно быть теорией эволюции, явно не хватает теории развития биоты и концепции таксона, хотя, по мнению А.П. Расницына (2002), такая возможность просматривается в рамках синтеза ЭТЭ и типологических представлений.

3. Значительная часть текста в работах последователей ЭТЭ (Шишкин, 1988, 2006; Гродницкий, 2002; Расницын, 2002) посвящена критике синтетической теории эволюции (СТЭ). Вместе с тем некоторые основные понятия СТЭ заимствованы в ЭТЭ, что приводит к двусмысленности исходных установок теории и эклектике. Например, основное понятие СТЭ — естественный отбор — используется также и в ЭТЭ, но в ином смысле — как «механизм поиска системой нового равновесия через посредство стабилизации одного из реализуемых отклонений» (Шишкин, 2003). Утверждается, что ЭТЭ в состоянии объяснить эволюцию адаптивно нейтральных признаков, не объяснимых в рамках СТЭ (Гродницкий 2002), но одновременно заимствуется концепция адаптации. Утверждается неприемлемость генетической терминологии для описания онтогенеза, наследственность трактуется как продукт отбора, и, вместе с тем, используется представление о генетической ассимиляции морфозов.

4. Основная концепция ЭТЭ выражена в модели эпигенетического ландшафта (Шишкин, 1988), которая отражает развитие организма в целом и в силу этого оказывается неформализуемой. Поэтому реальная эмпирическая область приложения ЭТЭ получается достаточно бедной. Однако модель эпигенетического ландшафта допускает формализуемые интерпретации как в отношении изменения дисперсии преобразуемых признаков, так и в отношении фенотипических модификационных спектров. В результате оказывается неустраиваемым огромный массив данных, касающийся изменчивости билатеральных признаков, а также полифении и некоторых других явлений, который потенциально включаем в эмпирическую область приложения ЭТЭ.

Современная теория эволюции: проблема новой парадигмы

Савинов А.Б.

Нижегородский государственный университет,
Нижний Новгород 603950, Россия
e-mail: sabcor@mail.ru

Проблема «нового синтеза» или создания новой эволюционной парадигмы (Красилов, 1984; Хохлаков, 1984; Шишкин, 1984; Назаров, 1991) в противовес доминирующим в отечественной биологии концепциям селектогенеза, синтетической теории эволюции (СТЭ) (Иорданский, 2001; Яблоков, Юсуфов, 2004; Северцов, 2005) поставлена давно, но до настоящего времени не решена (Гродницкий, 2002; Назаров, 2005; Шишкин, 2006), ввиду явной односторонности предлагаемых концепций. Такую ситуацию некоторые исследователи (Струминский, 1995; Хлебосолов, 2004; Карпачевский и др., 2006) пытаются использовать для возрождения креационизма и теологизации науки.

СТЭ подвергается критике, в ряде случаев справедливой, хотя взгляды критиков не всегда последовательны. Обычно их возражения направлены против базовых концепций СТЭ о мутационном процессе и естественном отборе как эволюционных факторах. В противовес выдвигаются, во-первых, положения о ведущей роли в филогенезе факторов внешней среды (экосистемных, космических); во-вторых, неоднозначные эпигенетические представления (Гродницкий 2002; Чураев 2005, 2006; Корочкин 2006; Шишкин 2006).

Таким образом, налицо концептуальная коллизия. Представляется, что современная парадигма не должна формироваться путем синтеза положений, только альтернативных СТЭ. Новая парадигма может быть создана, во-первых, на основе диалектико-материалистического и системно-кибернетического подходов к биологическим объектам и явлениям, во-вторых, путем интеграции рациональных элементов СТЭ и альтернативных взглядов, в частности, рассмотрения в единстве концептуальных диалектических пар (например, «борьба за существование — симбиогенез», «генотип — фенотип», «эндогенный мутационный процесс — экзогенные экосистемные факторы» и т.д.). Это обусловлено следующими объективными причинами.

Во-первых, с позиций материалистической диалектики, любой биологический объект (явление) представляет собой противоречивое единство противоположных сторон (процессов). Такой подход не допускает односторонности взглядов исследователя в вопросах организации, функционирования и эволюции биосистем всех уровней (от молекулярного до биоценотического). Например, при использовании такой методологии неправомерно выделять адаптивные (полезные) и неадаптивные (вредные, нейтральные) признаки, поскольку любой признак биосистемы есть противоречивое единство адаптивных и инадаптивных качеств (Савинов, 1988).

Во-вторых, с позиций кибернетики и биосистемологии (Савинов, 2006)

система организменного уровня (СОУ) представляет собой адаптирующуюся самоуправляемую систему. В самом общем виде она может быть представлена единством управляющей (УПС) и исполнительной подсистем (ИПС), образующих вместе контур регулирования (КР) с прямой (от УПС к ИПС) и обратной (от ИПС к УПС) связями. В соответствии с кибернетическим подходом, например, «центральная догма» молекулярной биологии (ДНК РНК белок) изначально несостоятельна (Фукс-Киттовский, 1980): она не допускает наличия обратных (хотя и гораздо менее выраженных, чем прямые) связей от белка к РНК и от последней — к ДНК. С позиций кибернетики СОУ в самом общем виде можно представить в форме контура регулирования «генотип–фенотип», в котором УПС соответствует генотип, а ИПС — фенотип. При этом воздействие генотипа на фенотип является прямой связью, а фенотипа на генотип — гораздо менее выраженной обратной связью (Савинов, 2006). Такая модель в целом соответствует современным представлениям, во-первых, о ведущей роли ДНК в осуществлении процессов онто- и филогенеза (Корочкин, 2006) и, во-вторых, о координации функций ДНК (посредством ее обратимых модификаций) со стороны продуктов транскрипции и трансляции ДНК и прочих факторов (гистонов, ДНК-метилтрансфераз, морфогенетического поля, механических напряжений в клетках и тканях и др.) (Белоусов, 2006; Ванюшин, 2006; Коряков, 2006; Стегний, 2006). Несомненно, благодаря этому между УПС соматических клеток и клеток зародышевого пути существуют межклеточные каналы связи, по которым посредством молекулярных сигналов может передаваться информация, которая будет наследоваться в последовательном ряду поколений (Чураев, 2006).

Такая форма системно-диалектического подхода устраняет противопоставление генотипической, фенотипической изменчивости и экологических факторов, также участвующих в формировании фенотипов, по которым и происходит естественный отбор в системе популяционного уровня (СПУ). Надо лишь учитывать, что, во-первых, в силу эволюционно возрастающей автономизации онтогенеза филогенетическая роль значимых экологических факторов проявляется гораздо медленнее, чем актуальных генотипических изменений. Во-вторых, диалектика участия и взаимодействия в онто- и филогенезе генетических и экологических факторов происходит не только вследствие борьбы за существование (комплекса противоречий между СОУ и внешней средой), но и на основе альтернативного явления — симбиогенеза (феномена облигатности симбиоза) (Савинов, 2005, 2006). Ведь фактически, особь любого вида многоклеточных (и многих видов одноклеточных) СОУ — это аутоценоз (Савинов, 2005), т.е. особая самоуправляемая система симбионтов (включающая хозяина, его паразитов, мутуалистов, оказывающих управляющее воздействие на хозяина, и выступающих в роли дополнительных УПС СОУ). При таком подходе СПУ — демоценоз (самоуправляемая система аутоценозов), а биологический вид — специоценоз (система демоценозов; Савинов, 2005, 2006).

Представляется, что высказанные компромиссные положения могут составлять основу современной парадигмы биологической эволюции.

Селектогенез и номогенез — перспективы синтеза

Савостьянов Г.А.

Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН,
Санкт-Петербург 194223, Россия
e-mail: savost@iephb.ru

Спор селекто- и номогенеза длительное время идет по кругу с практически повторяющимся набором аргументов. Недостаточная результативность этой дискуссии может объясняться тем, что она ведется в содержательных терминах и понятиях, носящих качественный и нередко интуитивный характер. Выходом из этой ситуации и основой для синтеза обоих направлений может послужить переход к формализованному описанию процессов развития в фило- и онтогенезе.

Одним из направлений такой формализации является использование теории самоорганизации и фрактальной геометрии для описания морфогенеза (см., например, Исаева и др., 2004). Другое направление состоит в формализации процессов специализации и интеграции (т.е. разделения труда), лежащих в основе становления и развития различных сообществ и многоклеточных организмов (Савостьянов, 2005).

В докладе приводятся элементы формализованного языка для описания этих процессов на примере разделения функций в идеализированном Metazoa. Вводятся и определяются основные понятия: набор функций и элементарные акты их разделения, а также понятие элементарной единицы многоклеточности, названной гистионом. Формулируются алгоритм возникновения гистионов и регламентирующие их структуру постулаты. Описывается возникающее в итоге семейство гистионов и строится их естественная классификация в виде периодической таблицы. Такая таблица наглядно отражает все основные закономерности филэмбриогенеза, а ее параметры имеют биологический смысл и пригодны для измерения прогрессивного развития. Положение гистиона в ней однозначно характеризует все его свойства.

Рассмотрение тканей как полимеризованных гистионов показало, что тканевая структура аппроксимируется семействами одно-, двух- и трехмерных моделей в виде периодических клеточных решеток, подобных кристаллическим. Дается набор постулатов, регламентирующих структуру таких решеток и позволяющих вычислять множество их вариантов в топологической и геометрической форме. Для такого вычисления и визуализации трехмерного строения моделей разработана специальная компьютерная программа Гистоарх. Экспериментальная проверка моделей показала, что они полностью

соответствуют строению реальных клеточных пластов. Полученное семейство моделей позволяет предсказывать и затем экспериментально обнаруживать неизвестные ранее варианты гистоархитектуры. Это семейство позволило также выявить ряд новых свойств эпителиальных пластов, среди которых важнейшими являются трансляционная симметрия и слайсовое строение (где слайсы — это элементарные блоки гистоархитектуры). Получен также комплекс новых информативных признаков для характеристики гистоархитектуры.

В целом полученные результаты составляют новое научное направление — структурную филэмбриологию и гистологию. Она способна компактно описывать всё теоретически возможное многообразие вариантов многоклеточности и строения клеточных пластов. Кроме того, она способна прогнозировать их развитие, а также направления их изменений в патологии. Роль отбора при этом заключается в определении того, какие именно варианты из теоретически возможных будут реализовываться в конкретных условиях. При таком подходе становится возможным уточнение общей природы факторов, осуществляющих отбор и создание шкалы для измерения их величины. Полученные результаты справедливы для развития всех сообществ, основанных на разделении труда.

Таким образом, формализованный подход к изучению специализации и интеграции позволяет устанавливать номогенетический характер филэмбриогенеза и определять при этом роль и место отбора.

Сведения об авторах

Абросимова Юлия Петровна — асп., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, dovgal@izan.kiev.ua; макроэволюция: постер

Алексеев Сергей Сергеевич — к.б.н., Институт биологии развития РАН, Москва, Россия, alekseyev@mail.ru; видообразование: устный

Алещенко Глеб Михайлович — к.т.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, gleb@org.ru; сообщества: устный

Аникиева Лариса Васильевна — д.б.н., Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, anikieva@krc.karelia.ru; видообразование: постер

Анистратенко Виталий Вячеславович — д.б.н., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, anistrat@ln.ua; видообразование: устный

Анохин Константин Владимирович — д.м.н., НИИ нормальной физиологии РАН, Москва, Россия, k_anokhin@yahoo.com; поведение: стендовый

Апаликова Ольга Владимировна — Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, ovaral@yahoo.com; видообразование: постер

Артамонова Валентина Сергеевна — Институт общей генетики РАН, Москва, Россия, valar99@mail.ru; генетика: устный

Артемяева Елена Александровна — д.б.н., Ульяновский государственный педагогический университет, Ульяновск, Россия, e.artemyeva@nxt.ru; видообразование: постер

Атопкин Дмитрий Матвеевич — Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, ran2006_82@mail.ru; генетика: постер

Бабенко Владимир Григорьевич — д.б.н., Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия, alekto@aha.ru; видообразование: устный

Бабынин Эдуард Викторович — доцент, Казанский государственный университет, Казань, Россия, Edward.Babynin@ksu.ru; генетика: постер

Багринцева Юлия Александровна — Московский государственный университет, Москва, Россия, irbis80@mail.ru; видообразование: постер

Баклушинская Ирина Юрьевна — д.б.н., Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, cytogen-idb@yandex.ru теория: постер

Банник Михаил Викторович — Украинский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации, Харьков, Украина, mbanik@operamail.com; поведение: постер

Банникова Анна Андреевна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, hylomys@mail.ru; генетика: постер

Беньковская Галина Васильевна — к.б.н., Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, Уфа, Россия, bengal2@yandex.ru; видообразование: постер

Бизиков Вячеслав Александрович — к.б.н., Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия, bizikov@vniro.ru; макроэволюция: постер

Блехман Алла Вениаминовна — Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, cytogen-idb@yandex.ru; видообразование: постер

Богданов Алексей Станиславович — к.б.н., Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, bogdalst@yahoo.com; генетика: постер

Богданов Юрий Фёдорович — д.б.н., Институт общей генетики РАН, Москва, Россия, yubogdanov@vigg.ru; пленарный

Богданович Игорь Александрович — к.б.н., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, ibogdanovich@rambler.ru; пленарный

Бородин Павел Михайлович — проф., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, borodin@bionet.nsc.ru; пленарный

Брезгунова Ольга Александровна — асп., Харьковский национальный педагогический университет, Харьков, Украина, o_bresgunova@mail.ru; поведение: постер

Брыков Владимир Алексеевич — д.б.н., Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, vlbrykov@mail.ru; теория: постер

Букварева Елена Николаевна — к.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, bukvareva@mail.ru; сообщества: устный

Современные проблемы биологической эволюции

Букин Юрий Сергеевич — к.б.н., Лимнологический институт СО РАН,
Иркутск, Россия, bukinyura@mail.ru; генетика: устный

Бурцев Михаил Сергеевич — к.ф.-м.н., Институт прикладной математики
РАН, Москва, Россия, mbug@ya.ru; поведение: стендовый

Васецкий Никита Сергеевич — к.б.н., Институт молекулярной биологии РАН,
Москва, Россия, nvas@eimb.ru; генетика: устный

Васильев Алексей Геннадьевич — д.б.н., Институт экологии растений и
животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия, vag@ipae.uran.ru; видообразование:
устный

Васильев Виктор Павлович — д.б.н., Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, vas_katerina@mail.ru; генетика:
постер

Васильева Анна Борисовна — к.б.н., Московский государственный
университет, Москва, Россия, arx.troun@mail.ru; макроэволюция: устный

Васильева Ирина Антоновна — к.б.н., Институт экологии растений и
животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия, via@ipae.uran.ru; теория: устный

Ваулин Олег Викторович — Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск, Россия, Oleg.v.vaulin@mail.ru; генетика: постер

Вдовина Наталия Всеволодовна — доцент, Нижегородский государственный
университет, Нижний Новгород, Россия, Nataliya.Vdovina@mail.ru; поведение:
устный

Веденина Варвара Юрьевна — к.б.н., Институт проблем передачи
информации РАН, Москва, Россия, vedenin@iitp.ru; поведение: постер

Винников Андрей Владимирович — Камчатский НИИ рыбного хозяйства и
океанографии, Петропавловск-Камчатский, Россия, vinnikov@kamnirgo.ru;
поведение: постер

Воробьева Эмилия Ивановна — акад., Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; пленарный

Ганжа Александр Григорьевич — Институт истории естествознания и техники
РАН, Москва, Россия; круглый стол

Герасимов Юрий Викторович — к.б.н., Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл., Борок, Россия, gu@ibiw.yaroslavl.ru; поведение: постер

Глупов Виктор Вячеславович — д.б.н., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия, skif@eco.nsc.ru теория: устный

Голованов Владимир Константинович — к.б.н., Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл., Борок, Россия, golovan@ibiw.yaroslavl.ru; поведение: устный

Голуб Виктор Борисович — проф., Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия, v.golub@inbox.ru; макроэволюция: устный

Гохман Владимир Евсеевич — д.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, gokhman@bg.msu.ru; генетика: устный

Гринченко Сергей Николаевич — проф., Институт Проблем Информатики РАН, Москва, Россия, sgrinchenko@ipiran.ru; круглый стол

Дзеверин Игорь Игоревич — к.б.н., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, igor_dzeverin@yahoo.com; макроэволюция: постер

Держинский Кирилл Феликсович — Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, cirillo_dzerj@mail.ru; макроэволюция: постер

Довгаль Игорь Васильевич — д.б.н., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, dovgal@izan.kiev.ua; макроэволюция: устный

Долгова Ольга Владимировна — Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, olga@museum.dvgu.ru; генетика: постер

Дудников Александр Юрьевич — к.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, dudnikov@bionet.nsc.ru; видообразование: постер

Евсиков Вадим Иванович — чл.-корр., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия, office@eco.nsc.ru; теория: устный

Еремина Людмила Вячеславовна — Московский государственный университет, Москва, Россия; поведение: устный

Ермаков Олег Александрович — доцент, Пензенский государственный педагогический университет, Пенза, Россия, ermakov@penza.com.ru; генетика: постер

Ершов Игорь Юрьевич — к.б.н., Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл., Борок, Россия, ershov@ibiw.yaroslavl.ru; сообщества: устный

Жантиев Рустем Девлетович — проф., Московский государственный университет, Москва, Россия, zhantiev@mail.ru; поведение: постер

Жданова Наталья Сергеевна — д.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, zhdanova@bionet.nsc.ru; генетика: постер

Жукова Лилия Азатовна — ОАО "Красный Восток", Казань, Россия, pavlov@tatecolog.ru; видообразование: постер

Журавлев Юрий Николаевич — акад., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, zhuravlev@ibss.dvo.ru; генетика: постер

Журавлева Галина Анатольевна — доцент, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия, zhouravleva@rambler.ru; генетика: устный

Заренков Николай Алексеевич — доцент, Московский государственный университет, Москва, Россия, msakharova@yandex.ru; круглый стол

Захаренко Людмила Павловна — доцент, Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, zakharlp@bionet.nsc.ru; круглый стол

Захаров Илья Кузьмич — проф., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, zakharov@bionet.nsc.ru; генетика: постер

Зорина Зоя Александровна — проф., Московский государственный университет, Москва, Россия, zorina@protein.bio.msu.ru; поведение: устный

Зубакин Виктор Анатольевич — к.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, zubakin@rbcu.ru; поведение: устный

Ивантер Эрнест Викторович — чл.-корр., Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия, ivanter@petrsu.ru; видообразование: устный

Ивницкий Сергей Борисович — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, ivnitsky@mail.ru; видообразование: постер

Илинский Юрий Юрьевич — Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, paulee@bionet.nsc.ru; генетика: постер

Ильин Игорь Николаевич — д.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, iljin@sevin.ru; сообщества: устный

Ирисова Надежда Леонидовна — к.б.н., Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия, iris@mc.asu.ru; видообразование: постер

Исакова Галина Кузьминична — к.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, Isakova@math.nsc.ru; макроэволюция: постер

Кайгородова Ирина Александровна — к.б.н., Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, irina@lin.irk.ru; видообразование: устный

Каландадзе Николай Николаевич — к.б.н., Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия, arophis-king@mail.ru; макроэволюция: устный

Карамышева Татьяна Витальевна — к.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, kary@bionet.nsc.ru; генетика: постер

Картавцев Юрий Федорович — д.б.н., Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, kartavtsev_yu48@hotmail.com; генетика: устный

Картавцева Ирина Васильевна — д.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, irina-kar52@rambler.ru; видообразование: постер

Квартальнов Павел Валерьевич — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, cettia@yandex.ru; поведение: постер

Ковалева Ирина Михайловна — к.б.н., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, ikov@izan.kiev.ua; видообразование: постер

Кораблев Владимир Павлович — к.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, korablev@ibss.dvo.ru; генетика: устный

Корень Ольга Геннадьевна — к.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, koren@ibss.dvo.ru; генетика: постер

Коровчинский Николай Михайлович — д.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, nmkor@sevin.ru; макроэволюция: устный

Коротаев Андрей Витальевич — проф., Российский государственный гуманитарный университет, Москва, Россия, korotayev@yahoo.com; сообщества: устный

Современные проблемы биологической эволюции

Корсуновская Ольга Сергеевна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, korguno@aport.ru; поведение: постер

Кравцова Любовь Сергеевна — к.б.н., Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, lk@lin.irk.ru; сообщества: постер

Кравченко Марина Александровна — Харьковский национальный университет, Харьков, Украина, m_kravchenko@inbox.ru; видообразование: постер

Крамеров Дмитрий Александрович — проф., Институт молекулярной биологии РАН, Москва, Россия, kramarov@eimb.ru; генетика: устный

Круглова Наталья Николаевна — проф., Институт биологии УНЦ РАН, Уфа, Россия, Kruglova@anrb.ru; макроэволюция: постер

Кузьмин Антон Алексеевич — асп., Пензенский государственный педагогический университет, Пенза, Россия, kuzmin-puh@yandex.ru; поведение: постер

Куликов Алексей Михайлович — к.б.н., Институт биологии развития РАН, Москва, Россия, amkulikov1962@mail.ru; поведение: постер

Курочкин Евгений Николаевич — проф., Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия, enkur@paleo.ru; пленарный

Кухлевский Андрей Данилович — к.б.н., Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, kad_kuk@mail.ru; теория: постер

Лавренченко Леонид Александрович — к.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, lavrenchenko@hotmail.com; видообразование: устный

Лавров Александр Вадимович — к.б.н., Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия, lavgov@paleo.ru; макроэволюция: устный

Лебедева Ольга Николаевна — доцент, Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, lebedeva@krc.karelia.ru; генетика: устный

Левенкова Елена Сергеевна — к.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, e-leven@mail.ru; генетика: постер

Лекомцева Светлана Николаевна — д.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, ; генетика: постер

Лёвин Борис Александрович — к.б.н., Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл., Борок, Россия, borislyovin@mail.ru; макроэволюция: постер

Ливенцева Виктория Геннадьевна — асп., Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, live@lin.irk.ru; видообразование: устный

Лысенко Геннадий Николаевич — доцент, Нежинский государственный университет, Черниговская обл., Нежин, Украина, lysenko_gena@yahoo.com; сообщества: постер

Ляпков Сергей Марленович — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, lyapkov@mail.ru; макроэволюция: постер

Малеева Юлия Владимировна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, julia@protein.bio.msu.ru; генетика: постер

Малышев Юрий Сергеевич — к.г.н., Институт географии СО РАН, Иркутск, Россия, vyurkin@irigs.irk.ru; сообщества: постер

Малькова Марина Георгиевна — доцент, Омский НИИ природно-очаговых инфекций, Омск, Россия, mmalkova@omskcity.com; генетика: постер

Мамкаев Юрий Викторович — проф., Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, morphol@zin.ru; пленарный

Маркина Татьяна Юрьевна — доцент, Харьковский национальный педагогический университет, Харьков, Украина, tmarkina@yandex.ru; теория: постер

Марков Александр Владимирович — д.б.н., Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия, markov_a@inbox.ru; сообщества: устный

Марова Ирина Михайловна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, collybita@yandex.ru; видообразование: постер

Матанцева Мария Валерьевна — Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, mariam@krc.karelia.ru; поведение: устный

Махров Александр Анатольевич — к.б.н., Институт общей генетики РАН, Москва, Россия, makhrov12@mail.ru; генетика: устный

Медников Дмитрий Николаевич — Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, ganodon@yandex.ru; макроэволюция: постер

Мельников Юрий Иванович — к.б.н., Государственный природный заповедник "Байкало-Ленский", Иркутск, Россия, zapoved@irk.ru; поведение: постер

Мина Михаил Валентинович — д.б.н., Институт биологии развития РАН, Москва, Россия, klevezal@online.ru; пленарный

Молодовский Анатолий Васильевич — проф., Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород, Россия, molodovsky@mail.ru; макроэволюция: постер

Монахов Владимир Генрихович — д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия, mon@ipae.uran.ru; видообразование: постер

Назарова Галина Григорьевна — к.б.н., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия, galnaz@ngs.ru; теория: устный

Наконечная Ольга Валериевна — Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, markelova@biosoil.ru; генетика: постер

Натяганова Антонина Валентиновна — Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, avn@lin.irk.ru; генетика: устный

Николаевская Татьяна Сергеевна — к.б.н., Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, nicol@bio.krc.karelia.ru; генетика: устный

Никольская Кира Алексеевна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, nikol@neurobiology.ru; поведение: устный

Никольский Александр Александрович — проф., Российский университет дружбы народов, Москва, Россия, bobak@list.ru; поведение: постер

Никоноров Юрий Михайлович — к.б.н., Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, Уфа, Россия, nikonogov@anrb.ru; генетика: постер

Олейник Алла Геннадьевна — к.б.н., Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, alla_oleinik@mail.ru; генетика: устный

Олонова Марина Владимировна — д.б.н., Томский государственный университет, Томск, Россия, olonova@green.tsu.ru; макроэволюция: постер

Орлов Алексей Маркович — д.б.н., Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия, orlov@vniro.ru; поведение: постер

Орлов Виктор Николаевич — проф., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, orlov@sevin.ru; пленарный

Павлов Дмитрий Сергеевич — акад., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; видообразование: устный

Павлов Юрий Ирекович — к.б.н., Министерство экологии Республики Татарстан, Казань, Россия, pavlov@tatecolog.ru; видообразование: постер

Павлова Екатерина Юрьевна — Московский зоопарк, Москва, Россия, rapoven@mail.ru; поведение: постер

Панов Евгений Николаевич — проф., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, panoven@mail.ru; пленарный

Пеленев Дмитрий Владимирович — Всероссийский НИИ рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия, kollega-das@mail.ru; поведение: постер

Перевозчикова Наталья Михайловна — Харьковский национальный университет, Харьков, Украина, tmarkina@yandex.ru теория: постер

Перетолчина Татьяна Евгеньевна — асп., Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, tanya@lin.irk.ru; генетика: постер

Подобина Вера Михайловна — проф., Томский государственный университет, Томск, Россия, podobina@ggf.tsu.ru; макроэволюция: постер

Поздняков Александр Александрович — к.б.н., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия, mammal@eco.nsc.ru; круглый стол

Полякова Неонила Енховна — к.х.н., Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, neonpol@rambler.ru; макроэволюция: постер

Попов Игорь Юрьевич — к.б.н., Государственный НИИ озёрного и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург, Россия, igorioshaporov@mail.ru; теория: устный

Попов Юрий Александрович — к.б.н., Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия, elena@advize.dol.ru; макроэволюция: устный

Пороховниченко Любовь Георгиевна — к.г.-м.н., Томский государственный университет, Томск, Россия, paleomuz@ggf.tsu.ru; макроэволюция: постер

Потапов Михаил Анатольевич — к.б.н., Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия, map@ngs.ru; теория: устный

Потапова Елена Георгиевна — д.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, egpotapova@sevin.ru; видообразование: постер

Пятак Любовь Павловна — Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия, lp@uni.udm.ru; поведение: постер

Резникова Жанна Ильинична — проф., Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород, Россия, zhanna@reznikova.net; поведение: устный

Рожкован Константин Васильевич — Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, chelomina@ibss.dvo.ru; генетика: постер

Розанов Юрий Михайлович — доцент, Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия, rozanov@mail.cytspb.rssi.ru; генетика: постер

Ростова Наталья Семеновна — д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия, nrostova@NR1225.spb.edu; теория: устный

Рубан Дмитрий Александрович — к.г.-м.н., Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия, ruban-d@ Rambler.ru; макроэволюция: постер

Рубцов Александр Сергеевич — к.б.н., Государственный Дарвиновский музей, Москва, Россия, alexrub@darwin.museum.ru; пленарный

Рубцов Николай Борисович — д.б.н., Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, rubt@bionet.nsc.ru; генетика: постер

Рыжановский Вячеслав Николаевич — д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия, common@ipae.uran.ru; видообразование: устный

Савваитова Ксения Александровна — проф., Московский государственный университет, Москва, Россия, savvaitova@mail.ru; видообразование: устный

Савинов Александр Борисович — доцент, Нижегородский государственный университет, Нижний Новгород, Россия, sabcov@mail.ru; круглый стол

Савицкий Владимир Юрьевич — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, svu@gcnet.ru; поведение: постер

Савостьянов Геннадий Александрович — д.б.н., Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН, Санкт-Петербург, Россия, gena@savost.mail.iephb.ru; круглый стол

Садовников Геннадий Николаевич д.г.-м.н. Государственный геолого-разведочный университет, Москва, Россия; сообщества: постер

Северцов Алексей Сергеевич — проф., Московский государственный университет, Москва, Россия, asevertsov@soil.msu.ru; пленарный

Северцова Елена Алексеевна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, Severtsova@mail.ru; макроэволюция: постер

Семина Алиса Владимировна — Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, alicesem@rambler.ru; макроэволюция: постер

Семихов Владимир Фаресович — проф., Главный ботанический сад РАН, Москва, Россия, chemosyst@list.ru; генетика: устный

Симонов Сергей Александрович — Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, mariam@krc.karelia.ru; поведение: постер

Скворцов Владимир Энгельсович — Центр охраны дикой природы, Москва, Россия, west-urnus@yandex.ru; видообразование: постер

Сколотнева Екатерина Сергеевна — асп., Московский государственный университет, Москва, Россия, ; генетика: постер

Сурихина Любовь Андреевна — к.б.н., Институт биологии моря ДВО РАН, Владивосток, Россия, la_sku@mail.ru; генетика: устный

Смирнов Сергей Васильевич — д.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, evol_morphol_lab@mail.ru; макроэволюция: устный

Снегин Эдуард Анатольевич — доцент, Белгородский государственный университет, Белгород, Россия, snegin@bsu.edu.ru; генетика: постер

Соколов Алексей Юрьевич — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, arophis-king@mail.ru; макроэволюция: устный

Стафеева Елена Борисовна — Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, tihov@krc.karelia.ru; генетика: устный

Столбунов Игорь Анатольевич — к.б.н., Институт биологии внутренних вод РАН, Ярославская обл., Борок, Россия, sia@ibiw.yaroslavl.ru; поведение: постер

Сурова Галина Сергеевна — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, avs@avs.bio.msu.su; видообразование: устный

Тарасов Олег Витальевич — Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия, ovtarasov@gmail.com; генетика: устный

Татьянин Геннадий Михайлович — доцент, Томский государственный университет, Томск, Россия, dekanat@ggf.tsu.ru; макроэволюция: постер

Титов Александр Федорович — чл.-корр., Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, kreras@krc.karelia.ru; генетика: устный

Титов Сергей Витальевич — доцент, Пензенский государственный педагогический университет, Пенза, Россия, titov@penza.com.ru; поведение: постер

Трапезов Олег Васильевич — к.б.н., Институт цитологии генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, trapezov@academ.org; генетика: устный

Тушмалова Нина Александровна — д.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, nadinvd@yandex.ru; поведение: постер

Удалов Максим Борисович — Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, Уфа, Россия, udalov-m@yandex.ru; видообразование: постер

Фадеева Елена Олеговна — доцент, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, alekto@aha.ru; видообразование: постер

Федоренко Ольга Михайловна — к.б.н., Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия, fedorenko@bio.krc.karelia.ru; генетика: постер

Феоктистова Наталья Юрьевна — к.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, feoktistova@sevin.ru; генетика: устный

Фефелов Игорь Владимирович — к.б.н., НИИ биологии при Иркутском государственном университете, Иркутск, Россия, fefelov@inbox.ru; видообразование: постер

Фёдорова Нина Борисовна — Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, bonife@bionet.nsc.ru; генетика: постер

Формозов Николай Александрович — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, formozov@list.ru; генетика: устный

Фридман Владимир Семёнович — к.б.н., Московский государственный университет, Москва, Россия, wolf17@list.ru; поведение: устный

Фрисман Любовь Васильевна — к.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, frisman@ibss.dvo.ru; генетика: устный

Холин Сергей Константинович — к.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, axuridis@mail.ru; генетика: постер

Холина Алла Борисовна — к.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, kholina@ibss.dvo.ru; генетика: постер

Челомина Галина Николаевна — д.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, chelomina@ibss.dvo.ru; видообразование: постер

Чернова Наталья Владимировна — к.б.н., Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, Chernova@zin.ru; макроэволюция: устный

Чернышева Анастасия Олеговна — к.б.н., Институт зоологии НАН Украины, Киев, Украина, dovgal@izan.kiev.ua; макроэволюция: постер

Чубур Артур Артурович — к.и.н., Брянский государственный университет, Брянск, Россия, fennecfox@mail.ru; макроэволюция: постер

Чупов Владимир Степанович — д.б.н., Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, nika-egida@mail.ru; макроэволюция: постер

Шабанов Дмитрий Андреевич — доцент, Харьковский национальный педагогический университет, Харьков, Украина, d_sh@list.ru; генетика: постер

Шаповалов Андрей Васильевич — к.б.н., Государственный Дарвиновский музей, Москва, Россия, guido-reni@mail.ru; сообщества: устный

Шереметьева Ирина Николаевна — к.б.н., Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия, seremet76@yandex.ru; видообразование: постер

Шишкин Владимир Сергеевич — к.б.н., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия; теория: устный

Шкиль Федор Николаевич — к.б.н., Институт биологии развития РАН, Москва, Россия, fedorshkil@yandex.ru; макроэволюция: постер

Шмыров Андрей Александрович — асп., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, shm-andrey2005@yandex.ru; поведение: постер

Шустов Михаил Викторович — проф., Институт экологии Волжского бассейна РАН, Ульяновск, Россия, mishashustov@yandex.ru; сообщества: постер

Щербаков Дмитрий Юрьевич — проф., Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия, sherb@lin.irk.ru; генетика: постер

Якименко Валерий Викторович — д.б.н., Омский НИИ природно-очаговых инфекций, Омск, Россия, vyakimen@omskcity.com; генетика: постер

Якименко Людмила Владимировна — Владивостокский государственный университет экономики и сервиса, Владивосток, Россия, lyudmila.yakimenko@vvsu.ru; генетика: постер

Современные проблемы биологической эволюции: материалы
конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея.

Печать офсетная. Тираж 500 экз.

Редакторы: Рубцов А.С., Самохина И.Ю.

Корректор: Янова А.С.

Компьютерная вёрстка: Цветков В.Э.

Дизайн обложки: Олышанский Д.В.

Государственный Дарвиновский музей
работает ежедневно с 10:00 до 18:00,
кроме понедельника, последней пятницы каждого месяца и 1 января.

Адрес: 117292, г. Москва, ул. Вавилова, 57

Тел.: (495)135-33382

<http://www.darwin.museum.ru>