

Государственный Дарвиновский музей
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова

Материалы
II Международной конференции
**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ**

11–14 марта 2014

Москва

ББК 28.02
С 568

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы
II Международной конференции. 11–14 марта 2014, г. Москва.
– М. : ГДМ, 2014. – 448 с.

ББК 28.02

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

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ КОНФЕРЕНЦИИ

Председатель

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

Сопредседатели

Северцов Алексей Сергеевич
доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биологической эволюции МГУ

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

Руководители секций

Эволюционная генетика
Орлов Виктор Николаевич, д.б.н., ИПЭЭ

Вид и видообразование
Дгебуадзе Юрий Юлианович, акад., ИПЭЭ
Мина Михаил Валентинович, д.б.н., ИБР

Эволюционная морфология
Смирнов Сергей Васильевич, д.б.н., ИПЭЭ

Эволюционная палеонтология
Агаджанян Александр Карэнович, д.б.н., ПИН

Эволюция поведения
Зорина Зоя Александровна, д.б.н., МГУ
Захаров Анатолий Александрович, д.б.н., ИПЭЭ

Эволюция сообществ
Савинецкий Аркадий Борисович, д.б.н., ИПЭЭ

ISBN 9785902515326



©© Государственный Дарвиновский музей, 2014

История эволюционных исследований

Шишкин Владимир Сергеевич, к.б.н., ИПЭЭ

Теоретические аспекты эволюционной биологии

Северцов Алексей Сергеевич, д.б.н., МГУ

Круглый стол

Марков Александр Владимирович, д.б.н., ПИН

Секретариат

Кубасова Татьяна Сергеевна, к.б.н., ГДМ

Рубцов Александр Сергеевич, к.б.н., ГДМ

Феоктистова Наталья Юрьевна, д.б.н., ИПЭЭ

СОДЕРЖАНИЕ

Пленарные доклады

Эволюция рекомбинации у млекопитающих 22

Бородин П. М., Башева Е. А., Торгашева А. А.

Коэволюционный потенциал симпатрических видов и его оценка 25

Васильев А. Г., Васильева И. А., Городилова Ю. В.

Переходные формы в эволюции макротаксонов птиц (по данным палеонтологии) 28

Зеленков Н. В.

Эволюция биосферы: факты и гипотезы 31

Колчинский Э. И.

Роль гибридизации в видообразовании у млекопитающих 34

Лавренченко Л. А.

Переход к управляемой эволюции биосферы как возможный выход из глобального экологического кризиса 37

Левченко В. Ф., Керженцев А. С., Яблоков А. В.

Эволюция сложных форм поведения: неразрешённая загадка 40

Панов Е. Н.

Хищник как универсальный селекционер 45

Северцов А. С., Шубкина А. В.

Принципы эволюционной специализации таксонов на геномном уровне 46

Стегний В. Н.

Процессы формирования животного населения при первичном почвообразовании как отражение эволюционного тренда развития сухопутных сообществ 51

Стриганова Б. Р.

Межвидовые взаимодействия как арена «быстрой эволюции»: модели и перспективы исследований	54
Яковлев И. К., Резникова Ж. И.	

Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

Устные доклады

В-хромосомы и пластичность вида	57
Борисов Ю. М.	
Механизмы наследования акустических сигналов, способствующие быстрому видообразованию у саранчовых подсемейства Gomphocerinae (Insecta, Orthoptera)	61
Веденина В. Ю., Неретина Т. В.	
Динамика эволюционных преобразований хромосомных чисел у бабочек голубянок рода <i>Agrodiaetus</i> (Lepidoptera: Lycaenidae)	64
Вершинина А. О., Лухтанов В. А.	
Разнообразие и эволюция хромосомной локализации повторяющихся последовательностей ДНК у паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera)	67
Гохман В. Е., Кузнецова В. Г., Анохин Б. А.	
Эволюция хромосомных белков, формирующих ультраструктурный аппарат мейоза	70
Гришаева Т. М., Богданов Ю. Ф.	
Эволюция географических популяций соболя (<i>Martes zibellina</i>)	73
Каштанов С. Н., Мещерский И. Г., Лазебный О. Е., Свищева Г. Р., Пищулина С. Л., Симакин Л. В., Рожнов В. В.	
Эволюционный потенциал и адаптационные возможности клональных видов растений	76
Кутлунина Н. А., Князев М. С., Беляев А. Ю.	

От горизонтального переноса генов к половому размножению: возможные причины появления амфимиксиса у древнейших эукариот	79
Марков А. В.	

Роль критических периодов и неселектирующих факторов в эволюции насекомых	83
Николенко А. Г., Салтыкова Е. С., Гайфуллина Л. Р., Соколянская М. П.	

Хромосомная изменчивость и кариотипическая эволюция бычковых рыб (<i>Gobiidae</i>, <i>Pisces</i>) Понто-Каспия	86
Праздников Д. В.	

Эпигенетические феномены отдалённой гибридизации	89
Слынько Ю. В., Волков Р. А.	

Мутации, затрагивающие окраску, как возможные энхансеры процесса доместикации. Американская норка (<i>Neovison vison</i>) и соболь (<i>Martes zibellina</i>) как модель	92
Трапезов О. В., Трапезова Л. И.	

Молекулярно-генетические методы в исследовании изменчивости, дифференциации, филогении и филогеографии цокоров (<i>Rodentia</i>, <i>Spalacidae</i>) Восточной Азии	97
Цвирка М. В., Павленко М. В., Кораблев В. П.	

Сравнительная филогеография мелких млекопитающих открытых пространств Восточной Азии	101
Шереметьева И. Н.	

Влияние типа поиска участка при расселении на потоки генов	103
Щипанов Н. А.	

Стендовые сообщения

Популяционная организация тихоокеанской трески как результат микроэволюционных процессов	107
Афанасьев П. К., Орлов А. М., Кордичева С. Ю., Рабчун М. А.	

Межвидовой параллелизм в изменчивости репродуктивных показателей у соболя (<i>Martes zibellina</i>) и американской норки (<i>Mustela vison</i>)	109
Бекетов С. В.	
Механизмы определения пола у рыб: эволюционные аспекты	112
Брыков В. А.	
Эволюция кодирующих и не кодирующих последовательностей в генах гормона роста лососёвых рыб	115
Брыков В. А., Панькова М. В.	
Микроэволюционные процессы в популяциях угольной рыбы <i>Apororoma fimbria</i> на основе полиморфизма двух участков митохондриальной ДНК (Cyt B, COI)	117
Кордичева С. Ю., Орлов А. М., Афанасьев П. К., Волков А. А.	
Роль плотностно-зависимой регуляции в формировании особенностей жизненного цикла бурых лягушек	120
Ляпков С. М.	
Генетическая эволюция сахалинского тайменя <i>Parahucho perryi</i> (Salmonidae) и возможные пути его расселения	124
Маляр В. В., Скурихина Л. А., Олейник А. Г., Кухлевский А. Д., Брыков В. А.	
Тандемные повторы <i>in silico</i> и <i>in situ</i> у трёх видов рода <i>Mus</i>	127
Остромышенский Д. И., Комиссаров А. С., Подгорная О. И.	
Модель формирования и реализации стратегий устойчивости в лабораторной популяции комнатной мухи к бактериальному препарату	130
Салтыкова Е. С., Гайфуллина Л. Р., Соколянская М. П., Николенко А. Г.	

Генетический анализ корюшек рода <i>Osmerus</i> (<i>Osmeridae</i> , <i>Salmoniformes</i>) российской части ареала	133
Скурихина Л. А., Кухлевский А. Д., Олейник А. Г., Ковпак Н. Е., Сендек Д. С.	
Особенности микроэволюционных процессов, протекающих в условиях фрагментированного ландшафта лесостепи	136
Снегин Э. А.	
Секция ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ	
Устные доклады	
Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования	141
Баскевич М. И., Потапов С. Г., Миронова Т. А.	
Ассортативность спаривания и поддержание внутривидового полиморфизма в природных популяциях и лабораторных культурах насекомых	144
Беньковская Г. В., Никонов Ю. М.	
Кариология линнеевского вида у млекопитающих: хромосомный полиморфизм, полиитипия и гибридные зоны	147
Булатова Н. Ш.	
Смена гаплотипа митохондриальной ДНК в истории популяции и вида	148
Гребельный С. Д.	
Системная организация вида у простейших	152
Довгаль И. В.	
<i>Aegilops tauschii</i> : аллельный полиморфизм ферментных генов и экологическая дифференциация вида	155
Дудников А. Ю.	

Вопросы видообразования в семействе Orchidaceae, пути коадаптации орхидных с опылителями на северной границе ареала	158
Кривошеев М.М.	
Сравнительная филогеография врановых птиц Палеарктики	160
Крюков А. П.	
Что такое «модельный объект» в микроэволюционных исследованиях?	163
Мина М. В.	
Филогенетические и таксономические проблемы гольцов рода <i>Salvelinus</i>	165
Олейник А. Г., Скурихина Л. А., Брыков В. А.	
Ассортативное скрещивание — универсальный механизм репродуктивной изоляции	169
Орлов В. Н.	
Репродуктивная изоляция и понятие вида у птиц	172
Рубцов А. С.	
Происхождение возбудителя чумы <i>Yersinia pestis</i>: концепция промежуточной среды	175
Сунцов В. В.	
Концепция вида у зелёных микроводорослей	178
Темралеева А. Д., Пинский Д. Л.	
Видоспецифические особенности тонкого строения дефинитивного контурного пера совообразных (<i>Strigiformes</i>)	181
Фадеева Е. О.	
Молодые букеты видов в древних экосистемах	184
Щербаков Д. Ю., Букин Ю. С.	

Стендовые сообщения

Популяционная изменчивость паразита европейской ряпушки <i>Coregonus albula</i> — цестоиды <i>Proteocephalus longicollis</i> (Cestoda; Proteocephalidae) в озёрах Карелии	187
Аникиева Л. В.	
Формы, возникающие в результате отдалённой гибридизации рыб, как пример современной эволюции	190
Артамонова В. С., Карабанов Д. П., Махров А. А., Рольский А. Ю.	
Кариотипическое изучение пиявок Восточной Сибири	193
Натяганова А. В., Кайгородова И. А., Сороковицова Н. В.	
<i>Testudo zarudnyi</i> — древнейший реликтовый вид в восточной части ареала комплекса <i>Testudo graeca</i>	197
Перешкольник С. Л., Леонтьева О. А.	
О возможности дифференциации видов зелёных мартышек (<i>Chlorocebus pygerythrus</i> и <i>Chlorocebus aethiops</i>) по краниологическим данным	199
Сударикова Е. В.	
Распознавание «свой-чужой» в популяционных системах и ренессанс биологической концепции вида (на примере птиц)	201
Фридман В. С.	
Средневековые собаки Новгород-Северского князя	203
Чубур А. А.	

Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Устные доклады

Некоторые аспекты эволюционной соматологии человека	207
Бахолдина В. Ю.	
Эмбрионизация и эволюция онтогенеза амфибий	209
Васильева А. Б.	
Биоморфологический анализ суккулентных представителей семейства <i>Asphodelaceae</i>	212
Гайдаржи М. Н.	
Адаптивная и инадаптивная эволюция морфологических признаков у личинок кровососущих комаров (<i>Diptera, Culicidae</i>)	214
Ивницкий С. Б.	
Роль опухолей в эволюции онтогенеза	216
Козлов А. П.	
Онтогенез в систематике и эволюции	217
Мартынов А. В.	
Использование признаков нервной системы <i>Xenacoelomorpha</i> и <i>Plathelminthes</i> для проверки филогенетических гипотез	221
Райкова О. И., Котикова Е. А.	
Происхождение мозга птиц	224
Савельев С. В.	
Происхождение панциря черепах как пример модификации онтогенеза	227
Черепанов Г. О.	
Барбусы озера Тана (Эфиопия): онтогенез, гормоны, эволюция	229
Шкиль Ф. Н., Борисов В. Б., Капитанова Д. В., Антипов А. Н., Смирнов С. В.	

Стендовые сообщения

Стволовые клетки у турбеллярий: изменчивость ультраструктурных признаков	232
Дробышева И. М.	
К эволюции волосяных фолликулов у крупного рогатого скота	235
Кацы Г. Д.	
Морфологические особенности формирования соматической мускулатуры коловраток	238
Котикова Е. А., Райкова О. И.	
Биоморфология тазобедренного сустава некоторых представителей отряда гусеобразных (<i>Anseriformes</i>)	241
Мельник О. П., Друзь Н. В.	
Ценогенезы и их значение в адаптивной эволюции <i>Cetacea</i>	243
Нечаева О. В., Жукова Н. Ф.	
Особенности морфогенеза древнейших пресноводных моллюсков надсемейства <i>Viviparoida</i> (<i>Gastropoda: Architaenioglossa</i>)	247
Прозорова Л. А., Анистратенко В. В.	
Новая форма гольца р. <i>Salvelinus</i> в озере Кроноцкое (западная Камчатка)	250
Салтыкова Е. А., Маркевич Г. Н.	
Сравнительный анализ структуры стромы костного мозга у наземных позвоночных	252
Скрипченко Е. В., Родионова Н. В.	
Микроэволюционные изменения челюстного аппарата в надвиде <i>Sorex araneus</i> (<i>Soricidae, Lipotyphla</i>)	255
Сычёва В. Б.	

**Исследование архитектоники мускулатуры
Aparerus biaculeatus (Acoela: Convolutida):
филогенетические аспекты** 258
Фролова Т. А.

**Пропорции скелета конечностей птиц разных
адаптивных групп и их реализация в онтогенезе** 263
Шатковская О. В.

Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Устные доклады

**О происхождении обтураторного отростка седалищных
костей у птицеподобных динозавров и некоторые вопросы
эволюции Ornithopoda** 266
Алифанов В. Р.

**Основные направления морфологической эволюции полу-
жесткокрылых насекомых надсемейства Tingioidea
(Heteroptera) в процессе их исторического развития** 269
Голуб В. Б., Соболева В. А., Попов Ю. А.

**Морфофункциональное и экологическое значение
линейно-ареальной зубной системы саркоптеригий
(Osteichthyes) и древнейших четвероногих** 272
Лебедев О. А.

Конечность тетрапод: как она возникла? 275
Медников Д. Н.

Феномен парных родов и супрадиоадаптация 278
Наугольных С. В.

Стендовые сообщения

Галактические циклы в истории геосферы и биосферы 282
Гаршин И. К.

**Темпы эволюции карповых рыб (Teleostei: Cyprinidae)
в свете палеонтологических данных** 285
Ковальчук А. Н.

**Закономерности и факторы эволюции организмов
(на примере фораминифер Западной Сибири)** 286
Подобина В. М., Татьяна Г. М.

Секция ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Устные доклады

The evolution of the «moral sense» as a scientific concept 292
Johnson E. M.

**Эволюция песни и эволюционные предпосылки пения
самок воробьиных птиц** 293
Бёме И. Р., Горецкая М. Я.

**Эволюция терморегуляционного поведения
у низших позвоночных** 295
Голованов В. К.

**Разнообразие индивидуальных поведенческих программ
обеспечивает устойчивость колонии у озёрных чаек:
результаты «природного эксперимента»** 300
Друзьяка А. В.

Эволюция акустических систем связи насекомых 302
Жантиев Р. Д., Корсуновская О. С.

**Филопатрия у птиц — R-стратегов: что должно произойти
для перемещения?** 305
Фефелов И. В.

**Учёт физических характеристик собственного тела
при регуляции поведения у членистоногих различных в
идов: сравнительно-эволюционный анализ** 309
Хватов И. А., Харитонов А. Н., Соколов А. Ю.

Роль стабильных и изменчивых параметров акустических сигналов насекомых в конспецифической коммуникации	311
Шестаков Л. С., Веденина В. Ю.	

Стендовые сообщения

Различия в поведении и сроках послегнездовых перемещений у молодых луговых (<i>Saxicola rubetra</i>) и черноголовых (<i>S. torquata</i>) чеканов, происходящих из выводков первых и повторных (вторых) кладок	316
Банник М. В.	

Эволюция изменчивости репертуара у воробьиных птиц	319
Горецкая М. Я., Бёме И. Р.	

Эволюция сложных форм социальной организации у грызунов: кооперация как основной движущий фактор	320
Громов В. С.	

Сезонный ответ самок на химические сигналы самцов-конспецификов в двух филогруппах хомячка Кэмпбелла (<i>Phodopus campbelli</i>)	323
Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Найдено С. В., Кузнецова Е. В.	

Стратегия самостоятельности и исследовательского поведения спасает медленно растущих и голодающих птенцов озёрной чайки	326
Минина М. А.	

К эволюции гнездования серой мухоловки (<i>Muscicapa striata</i>) в антропогенном ландшафте (Харьковская область, Украина)	329
Чаплыгина А. Б., Савинская Н. О.	

Секция ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

Устные доклады

Современное разнообразие и распространение игуаноморфных ящериц (<i>Iguanidae s.l.</i>) в свете последних палеонтологических находок в Азии	333
Алифанов В. Р.	

Специфика формирования авифауны Нижнего Приамурья	336
Бабенко В. Г.	

Синергетические основы филоценогенеза степных заповедных фитоценоструктур	338
Лысенко Г. Н.	

Коэволюция, молекулярный полиморфизм и экологическая пластичность специализированных форм возбудителя стеблевой ржавчины злаков	341
Малева Ю. В., Волкова В. Т.	

К вопросу об индикации конкурентных отношений между систематически и экологически близкими видами животных	345
Малышев Ю. С.	

Эволюция, морфология, фенология у лесообразующих пород	349
Овчинникова Н. Ф.	

Репродуктивный комменсализм рыб полярных регионов и стеклянных губок (<i>Porifera: Rossellidae</i>) как проявление биономической биполярности	352
Чернова Н. В.	

Основные этапы формирования лишенофлоры Приволжской возвышенности	355
Шустов М. В.	

Стендовые сообщения

- Развитие фитоценозов в промышленном регионе** 360
Жуков С. П.
- Коэволюционные атрибуты формирования сообществ дендрофильных птиц в биосферном заповеднике «Аскания-Нова»** 363
Листопадский М. А.
- Роль горных систем Восточной Азии в происхождении северных форм: «горный клапан» для «экваториальной помпы»** 366
Махров А. А., Болотов И. Н., Артамонова В. С., Боровикова Е. А., Кучерявый А. В.
- Анализ пойменной растительности Нижней Оби и некоторые аспекты её эволюции** 370
Никонова Н. Н.
- Эволюция орнитокомплексов балочного ландшафта севера степи Украины** 373
Шупова Т. В.

Секция ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Устные доклады

- Подход С. И. Малышева к эволюции поведения** 376
Гороховская Е. А.
- Эволюционная теория и современная Россия** 379
Конашев М. Б.
- Э. Майр и С. Дж. Гулд как историки эволюционной биологии: методологический аспект** 382
Кузин И. А.

- Празднование юбилеев Дарвина в Великобритании, 1909—2009 (по материалам периодической печати)** 386
Лоскутова М. В.
- А. Н. Студитский — незамеченная гипотеза о происхождении эукариотных клеток и некоторые свидетельства в пользу её достоверности** 388
Натяганова А. В.
- Новые страницы истории учения о симбиогенезе** 392
Режабек Б. Г., Сержан Л. С.
- Юбилей Николая Ивановича Вавилова, 1962—2012** 395
Федотова А. А.
- Б. Е. Райков и его работы по истории эволюционных воззрений** 397
Шишкин В. С.

Секция ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Устные доклады

- Об иерархических составляющих эволюционного процесса: кибернетическое представление** 400
Гринченко С. Н.
- Системы с предвидением и упреждающим поведением и их роль в эволюции биологических систем** 403
Казанский А. Б.
- Термостатистические параметры эволюционного процесса** 406
Пузаченко Ю. Г.
- Можно ли прогнозировать и измерять развитие многоклеточности?** 408
Савостьянов Г. А.

Процесс смены эволюционной парадигмы: закономерности и симптомы	412
Шишкин М. А.	
Круглый стол	
СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ	
Устные доклады	
Эволюция когнитивных способностей	417
Баксанский О. Е.	
Концепция фрактальной природы живого и проблемы биологической эволюции	420
Богатых Б. А.	
Анализ и перспективы развития эволюционной теории с позиций системно-динамического подхода	423
Брынцев В. А.	
Принцип системного соответствия в эволюционных процессах	426
Крылов М. В.	
Проблема происхождения дискретности таксонов в свете диалектического материализма	429
Левенкова Е. С.	
Закономерности развития биосферы	432
Попов А. В.	
Возможные эволюционные механизмы «культуры» у животных: гипотеза распределённого социального обучения	435
Резникова Ж. И., Пантелева С. Н.	

Значение современных представлений о симбиотических системах для развития эволюционной теории	438
Савинов А. Б.	
К вопросу о взаимосвязи и взаимном влиянии теории биологической эволюции и глобального эволюционизма	443
Чупов В. С.	

Пленарные доклады

ЭВОЛЮЦИЯ РЕКОМБИНАЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Бородин П. М., Башева Е. А., Торгашева А. А.

*Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск, Россия: borodin@bionet.nsc.ru*

Возникновение, поддержание и эволюционная роль рекомбинации являются предметами жаркой дискуссии (Coop and Przeworski, 2007; Otto and Barton, 1997; Otto and Lenormand, 2002). Особый интерес вызывают сравнительный анализ рекомбинационных характеристик геномов млекопитающих и выявление эволюционных факторов и молекулярных и клеточных механизмов, обеспечивающих эти различия. Одни авторы видят в этих различиях адаптивный смысл (Otto and Barton, 2001), другие считают их нейтральными (Dumont and Payseur, 2008).

Однако качество данных, на которых базируются эти дискуссии, вызывает ряд сомнений. Сравнительно-эволюционный анализ рекомбинации в основном опирается на данные, полученные при генетическом картировании. Такой подход часто даёт смещённые оценки частоты рекомбинации. Длины генетических карт, оцененные по частоте кроссинговера между отдельными маркерами, могут быть как завышенными за счёт суммирования коротких интервалов, так и заниженными за счёт недостатка информативных маркеров. Довольно большой объём данных для сравнительного анализа частот рекомбинации был накоплен при подсчёте общего числа хиазм на стадии диакинеза-метафазы I мейоза. Эти данные, однако, базируются, как правило, на очень малом числе клеток и особей и часто ошибочны.

В настоящее время разработаны цитологические методы, которые позволяют надёжно локализовать точки кроссинговера на пахитенных хромосомах млекопитающих. Эти методы основываются на использовании меченых флуорохромами антител к SCP3, белку боковых элементов синаптонемного комплекса и MLH1, эукариотическому гомологу бактериального белка мисматч репарации. Было показано, что MLH1 входит

в состав зрелых рекомбинационных узелков. Число и распределение точек локализации MLH1 в пахитенных клетках точно соответствует числу и распределению хиазм в диакинезе мейоза. Установлено, что частота рекомбинации между двумя сцепленными генами, оцененная на основе частоты точек локализации MLH1 между FISH-пробами к этим генам, совпадает с оценкой частоты кроссинговера между ними, полученной в генетическом эксперименте (Froenicke et al, 2002).

С использованием иммунофлуоресцентного метода детекции сайтов рекомбинации мы получили точные и несмещенные оценки рекомбинационных характеристик геномов на репрезентативных выборках клеток у 21 видов млекопитающих и сравнили их с данными полученными другими авторами еще на 15 видах.

Это позволило выявить основные клеточные механизмы, ответственные за формирование межвидовых различий по уровню рекомбинации. Поскольку полёвки подсемейства Arvicolinae составляют 40 % из этого списка, мы анализировали их отдельно.

У полёвок и остальных млекопитающих такие особенности организации генома, как число хромосом ($2n$), число плеч аутосом ($2Fn_a$) и общая длина синаптонемного комплекса (СК) определяют 94 % и 77 % изменчивости по уровню рекомбинации соответственно ($P < 0.001$). Однако относительный вклад этих параметров оказался разным. У полёвок основным детерминантом уровня рекомбинации было число хромосом, в то время как у всех остальных млекопитающих число плеч аутосом.

Гаплоидное число хромосом определяет нижний предел общего числа рекомбинаций на клетку. Наличие, по крайней мере, одного кроссинговера на бивалент гарантирует нормальную сегрегацию гомологов. Число множественных кроссоверов на плечо хромосомы ограничено кроссоверной интерференцией. Таким образом, интерференцию можно рассматривать как клеточный механизм, контролирующей верхний предел уровня рекомбинации (Falque et al., 2007). Наш анализ интерференции у хищных выявил существенные межвидовые отличия по силе интерференции. Например, у кошки при меньшем $2n$, меньшем $2Fn_a$ и более коротком СК, но более слабой интерференции, чем у собаки, наблюдается более высокое число кроссоверов на клетку ($t_{178} = 15.4$, $P < 0.001$).

Изменение силы интерференции под действием отбора может служить механизмом адаптивных мелких изменений уровня рекомбинации в дополнение к таким механизмам сильных изменений, как фиксация хромосомных перестроек, меняющих $2n$ и $2Fn$ (центрических и тандемных слияний и разделений, перицентрических инверсий и смещений центромер). У большинства млекопитающих интерференция действует в пределах плеча и ослабляется при переходе за центромеру. Поэтому у них образуется, по меньшей мере, один обмен на плечо и наблюдается высокая корреляция между $2Fn$ и общим числом обменов. У полёвок интерференция настолько сильна, что возникновение обмена на одном плече предотвращает образование ещё одного обмена на другом.

Было предпринято несколько попыток связать общую частоту рекомбинации с экологическими характеристиками и образом жизни разных видов млекопитающих. Наиболее интересным было тестирование двух гипотез: Красной королевы и конкуренции сибсов (Burt, Bell, 1987).

Согласно первой гипотезе, уровень рекомбинации должен быть тем больше, чем больше время смены поколений. Если поколения сменяются через короткое время (несколько месяцев), то высока вероятность, что потомки живут в тех же условиях, что и их родители и, следовательно, родительские комбинации аллелей сохраняют адаптивные преимущества. Если же разрыв между поколениями составляет несколько лет, то потомки оказываются в несколько ином мире, с иными критериями приспособленности. В таком случае новые комбинации аллелей могут оказаться лучше старых. Согласно второй гипотезе, уровень рекомбинации должен быть пропорционален числу потомков. Чем оно больше, тем больше потомки должны различаться, чтобы избежать конкуренции друг с другом.

Анализ, проведённый Бартом и Бэллом (Burt, Bell, 1987) показал, что превышение числа хиазм над гаплоидным числом хромосом не коррелирует со средним размером помёта, и демонстрирует высокую положительную корреляцию со временем смены поколений. На основании этих данных авторы отвергли гипотезу конкуренции сибсов и подтвердили справедливость гипотезы Красной королевы.

С использованием множественного регрессионного анализа мы проверили эти гипотезы на нашей выборке видов. На выборке из 15 ви-

дов полёвок мы не обнаружили связи исследуемого признака ни со временем смены поколений, ни с уровнем плодовитости. У исследованных нами видов полёвок число обменов на клетку практически совпадало с гаплоидным числом хромосом, то есть было минимально достаточным для нормального расхождения хромосом. Поскольку эти виды характеризуются быстрой сменой поколений, отбор был, по-видимому, направлен на консервацию адаптивных аллельных комбинаций и уменьшение комбинативной изменчивости. Это было достигнуто как за счёт увеличения интерференции, так и за счёт накопления перестроек, уменьшающих число хромосом — Робертсоновских и тандемных слияний.

У всех остальных млекопитающих, включённых в мета-анализ, мы обнаружили высоко достоверную положительную связь между временем смены поколений и превышением числа кроссоверов над гаплоидным числом хромосом. Связь этого показателя с размером помёта была не значимой. Таким образом, мы подтвердили применимость гипотезы Красной королевы для объяснения межвидовых различий в уровне рекомбинации у большинства млекопитающих. По-видимому, при увеличении времени смены поколений отбор приводил к повышению уровня рекомбинации. При этом само повышение уровня рекомбинации могло достигаться за счёт снижения интерференции.

КОЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ И ЕГО ОЦЕНКА

Васильев А. Г., Васильева И. А., Городилова Ю. В.

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург, Россия: vag@ipae.uran.ru*

Процесс филогенеза неизбежно сопряжён с коэволюционными перестройками морфогенеза видов, входящих в ценозы. Имеются веские основания ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на биомы (Жерихин, 2003; Чернов, 2008; Васильев, 2009). Поэтому естественно предполагать, что

техногенные факторы могут не только разрушать сообщества, но и влиять на коэволюционные перестройки вновь формирующихся техногенных ценозов, а также вызывать техногенную изменчивость популяций их видовых компонентов.

Теоретический анализ данной проблемы показывает, что изучение сопряжённой морфологической изменчивости симпатрических видов грызунов, формирующих устойчивые таксоценозы, позволяет приблизиться к пониманию эволюционно-экологических механизмов коэволюционных перестроек сообществ. Можно предположить, что виды-кодминанты, формирующие ядро таксоценоза грызунов и поддерживающие, как правило, высокую численность в разные годы, должны быть исторически хорошо преадаптированы к спектру локальных условий и их флуктуаций, в которых обитает сообщество. Виды-субдоминанты, имеющие обычно относительно невысокую общую численность, в редкие благоприятные годы могут приближаться по её уровню к доминантам, но в других условиях их встречаемость резко снижается. Нерегулярность встречаемости таких видов и их высокая зависимость от абиотических и, по-видимому, биотических условий, в свою очередь, указывают на меньшую общую приспособленность к локальным условиям и, возможно, на низкую ценотическую востребованность вида. Поэтому, изучая морфогенетическую реакцию симпатрических видов на сходные климатические, биотические и техногенные изменения среды и определяя пределы толерантности каждого вида, можно оценить их коэволюционный потенциал. Гипотетически, чем в большем диапазоне флуктуаций среды у таких видов наблюдается сходная морфогенетическая реакция на одни и те же её изменения, тем выше их коэволюционный потенциал. Если предположить, что длительное хроническое воздействие техногенных факторов действительно приводит к быстрым коэволюционным перестройкам индивидуального развития у симпатрических видов, то у них следует ожидать высокое сходство в проявлении сопряжённой морфологической изменчивости. В качестве механизма быстрых коэволюционных изменений морфогенеза можно предполагать возможность эпигенетических перестроек видовых геномов, приводящих к соответствующим морфогенетическим перестройкам, а затем может происходить их дальнейшая стабилизация и фиксация отбором (Васильев, 2005).

Оценку коэволюционного потенциала авторы провели по степени сопряжённости морфологической изменчивости двух пар видов-доминантов: малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*) — рыжая полёвка (*Myodes glareolus*) и малая лесная мышь — красная полёвка (*Myodes rutilus*) в двух аспектах — пространственном и временном. Пространственный аспект состоял в анализе сопряжённой географической, а также биотопической изменчивости *S. uralensis* и *M. glareolus* на территории Южного и Среднего Урала. Временной аспект заключался в изучении сопряжённой хронографической изменчивости *S. uralensis* и *M. rutilus* при одних и тех же изменениях среды их обитания в разные годы в зоне хронического влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) на Южном Урале.

Морфологическую изменчивость в синхронно и синтопно взятых выборках сравниваемых видов изучали методами геометрической морфометрии, позволяющими отдельно анализировать изменчивость размеров и формы. Моделью послужила нижняя челюсть грызунов как функционально значимая структура. Использовали 16 гомологичных меток-ландмарков, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти. Расчёты провели с помощью программ TPS, PAST и MorphoJ.

На одной паре модельных симпатрических видов — малой лесной мыши и рыжей полёвки для синтопных и синхронных выборок из популяций выявили высокую согласованность географической изменчивости формы нижней челюсти, как в долготном, так и в широтном направлениях, что также указывает на высокий коэволюционный потенциал. Однако при изучении биотопической изменчивости формы нижней челюсти у данной пары видов в условиях засушливого 2010 г. (окр. г. Кувандык, Оренбургская обл.) был выявлен лишь частичный параллелизм межвидовой изменчивости. Установлено, что для микропопуляций обоих видов из двух относительно влажных биотопов (пойменный лес и лесополоса) параллельная биотопическая изменчивость проявилась, а в микропопуляциях наиболее сухого биотопа — остепнённых колков параллелизм был нарушен: центроид выборки мыши из колков уклонился в морфопространстве. Взаимодействие «вид x биотоп» в условиях засушливого года отражает экологическую ситуацию, когда коэволюционный потенциал обоих видов был исчерпан, и морфогенетическая реакция мыши в одном из наиболее контрастных биотопов оказалась иной, чем у полёвки.

При анализе хронографических морфологических изменений обнаружена высокая сопряжённость техногенной изменчивости формы нижней челюсти малой лесной мыши и красной полёвки в зоне влияния ВУРСа на Южном Урале. Установлено, что импактные группировки обоих видов, обитающие на территории ВУРСа в его головной части, отличаются от контрольных групп сходными, параллельными и однонаправленными морфологическими изменениями, что отражает их высокий коэволюционный потенциал и способность к быстрым направленным перестройкам морфогенеза в условиях хронического повышенного радиационного воздействия.

Таким образом, используя данный подход, можно по степени сопряжённости географической, хронографической, биотопической и техногенной форм изменчивости у симпатрических видов оценить их коэволюционный потенциал.

Работа выполнена при поддержке проекта № 12-С-4-1031 Программы Президиума УрО РАН совместных фундаментальных научных исследований.

ПЕРЕХОДНЫЕ ФОРМЫ В ЭВОЛЮЦИИ МАКРОТАКСОНОВ ПТИЦ (ПО ДАННЫМ ПАЛЕОНТОЛОГИИ)

Зеленков Н. В.

*Палеонтологический институт РАН
Москва, Россия: nzelen@paleo.ru*

Отсутствие в ископаемом состоянии множества переходных форм между современными организмами представлялось Ч. Дарвину наиболее очевидным возражением против его теории происхождения видов путем естественного отбора. При этом одним из наиболее существенных хиатусов в системе позвоночных животных, не заполненных рядом переходных форм, был хиатус, разделяющий рептилий и птиц. Однако открытие спустя всего 2 года после публикации «Происхождения видов» археоптерикса, и через десятилетие — зубастых птиц ихтиорнисов и гесперорнисов, не только предоставили доказательства существования переходных форм

в палеонтологической летописи, но и, казалось, пролили свет на происхождение и раннюю эволюцию птиц. Сам Дарвин утверждал, что ничто так не убедило его в правоте собственной теории, как открытие зубастых поздне меловых птиц. Тем не менее, ещё очень долгое время после этих находок наши знания о ранней эволюции птиц оставались крайне скудными, а близкое родство «классических» мезозойских птиц и современных представителей класса оставалось под вопросом. Ко второй половине XX века большинство специалистов сошлись во мнении, что морфологическая пропасть, разделяющая археоптерикса, зубастых меловых птиц и современных пернатых не менее велика, чем та, что разделяет птиц и рептилий. Эта позиция нашла поддержку в открытии в 1981 г. меловых птиц энанциорнисов, демонстрировавших морфологию, подчас противоположную таковой у современных пернатых. Несколько позднее в раннем мелу были найдены и древнейшие веерохвостые птицы, жившие спустя 20 млн лет после археоптерикса, они, казалось, едва отличаются от современных представителей класса морфологически. Вплоть до 80-х годов XX века не было известно и переходных форм между современными отрядами птиц.

Ситуация существенным образом изменилась в последние три десятилетия: было открыто большое число таксонов как с переходной морфологией, так и с неизвестными ранее сочетаниями признаков. Некоторые из обнаруженных форм заслуживают выделения в отдельные отряды или таксоны более высокого ранга, а ряд найденных в последние десятилетия ископаемых семейств сокращает хиатусы между современными отрядами.

Одни из наиболее интересных находок, проливающих свет на пути становления современной морфологии отрядов птиц — это формы, в строении которых мозаично сочетаются признаки нескольких высших таксономических группировок. Так, для представителей палеогенового семейства *Presbyornithidae* был характерен череп, практически такой же, как у современных уток, но пропорции конечностей — как у некоторых куликов (например, шилоклювковых). Пока не были найдены целые скелеты *Presbyornithidae*, отдельные кости этих птиц относили к куликам или даже к фламинго, с которыми они также демонстрируют удивительное сходство по некоторым элементам скелета. Другой палеогеновый таксон со смешанной морфологией — род *Rhynchaetes*, обычно относимый к ибисам. Действительно, череп и клюв у *Rhynchaetes* был как у совре-

менных ибисов, в то время как морфология посткраниального скелета — удивительно схожа с ржанкообразными. находка в палеонтологической летописи форм, подобных *Presbyornithidae* и *Rhynchaetes*, указывает на то, что формирование современного морфологического типа, по крайней мере, в некоторых группах птиц, началось с преобразования их челюстного аппарата и, таким образом, связано с особенными трофическими адаптациями. Строение челюстного аппарата птиц, по-видимому, оказывается эволюционно более консервативным, чем их посткраниальная морфология, чему в последнее время также появились новые доказательства. Так, олигоценовые пеликаны, жившие около 30 миллионов лет назад, обладали черепом современного типа, в то время как морфология посткраниального скелета у палеоген-неогеновых пеликанов весьма необычна и позволяет выделять их в отдельный род.

Множество находок позволяют на сегодняшний день строить гипотезы о морфологической эволюции посткраниальной морфологии в современных отрядах птиц. Так, очень мелкая эоценовая стрижеобразная птица *Eocypselus* имела крыло, промежуточное между таковым современных стрижей и колибри. Эоценовые курообразные из семейства *Gallinuloididae* в строении посткраниального скелета демонстрируют удивительное сходство с утиными, что, вообще говоря, вместе с находками предполагаемых *Anatidae* в меловом периоде, указывает на примитивность посткраниальной морфологии утиного типа в группе *Galloanseres* (курообразные+гусеобразные). Удивительные палеогеновые мелкие лесные птицы *Zygodactylidae* обладали не только краниальной, но и посткраниальной морфологией как у современных воробьинообразных, но при этом имели зигодактильную стопу, как у дятлов. Зигодактильная лапа возникала в эволюции птиц несколько раз, в результате чего она по-разному устроена у попугаев, кукушек и дятлообразных. Но лапа *Zygodactylidae* практически не отличалась от таковой некоторых современных продвинутых дятлообразных, несмотря на филогенетическую удалённость обеих групп. Также особый эволюционный интерес представляют палеогеновые *Sandcoleiformes*, сочетающие черты современных птиц-мышей, турако, дятлообразных, стрижей, ракшеобразных и трогонов. *Sandcoleiformes* были весьма разнообразны в эоцене и могут быть близки к основанию эволюционной ветви лесных птиц.

В последнее время было найдено также довольно много меловых птиц, подчас стирающих границы между традиционными крупными таксонами надотрядного уровня. Так, ряд признаков, характеризующих энанциорнисовых птиц, были найдены у примитивных веерохвостых, относящихся к родам *Arsaravis* и *Schizooura* (робустная энанциорнисовая вилочка, детали строения коракоида). В раннем мелу были обнаружены длиннохвостые *Jeholornithidae*, более примитивные по строению хвоста, чем археоптерикс, но имевшие вполне продвинутый коракоид, а лопатку и вовсе современного типа. Уже ставшие знаменитыми *Confuciusornithidae*, известные по тысячам экземпляров *Confuciusornis sanctus*, обладали ди-апсидным черепом, но при этом беззубым птичьим клювом с роговым чехлом. Ещё одна группа птиц, к которой можно отнести роды *Vorona*, *Hollanda* и *Mystiornis*, демонстрируют уникальное сочетание продвинутых и примитивных черт в строении метатарзуса.

Таким образом, на сегодняшний день палеонтологическая летопись птиц содержит огромный пласт информации о ранней эволюции современного морфологического разнообразия птиц. В нашем распоряжении имеется множество переходных форм практически всех уровней, однако реконструкция морфологической эволюции, имевшей место при формировании отдельных групп птиц, всё ещё остаётся нерешённой задачей, требующей специальных исследований.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ: ФАКТЫ И ГИПОТЕЗЫ

Колчинский Э. И.

*Санкт-Петербургский филиал
Института истории естествознания и техники РАН
Санкт-Петербург, Россия: ekolchinsky@yandex.ru*

Ещё в рамках СТЭ был поставлен вопрос о создании частных теорий эволюции, описывающих преобразования на разных уровнях организации живого, в том числе и биосферном (Завадский, 1968). С тех пор вышло немало работ, в названиях которых есть выражение «эволюция биосферы»

(Камшилов, 1974; Wahlert, 1978; Salthe, 1990; Позанов, 1993; Margulis, 2000; Левченко, 2003, 2011; Рожнов, 2006), а с 1968 г. выходит журнал *Origins of Life and Evolution of Biospheres*. Однако, даже главные ступени её эволюции, как правило, характеризуют не по изменениям параметров, характерных для биосферы как целостной системы, а описанием эволюции популяций, видов и экосистем, входящих в неё на правах элементарных компонентов. Возникает необходимость оценить, что нам известно о том, как эволюция живого меняла строение и энергетику биосферы, её биогеохимические функции и биотический круговорот и как, в свою очередь, эти изменения воздействовали на эволюцию организмов и видов. Учитывая всю сложность и комплексность задачи, представляется небесполезным историко-критический обзор накопленных данных и их интерпретаций.

Впервые эта проблема была поставлена В. И. Вернадским (1928), который эволюцию биосферы связывал с постоянным противоречием между безграничной способностью организмов к размножению и ограниченностью в каждый момент геологической истории необходимых ресурсов. Это вело к возникновению видов, способных овладеть новыми источниками вещества и энергии и экономно их использовать, а, следовательно, формировались новые экологические ниши. С увеличением биоразнообразия усложнялась вся система трофических взаимодействий. Связывая видообразование с биосферой, Вернадский отмечал такие интегральные характеристики её эволюции как расширение области миграции элементов, ускорение миграции элементов, появление качественно новых форм биогенной миграции элементов, аккумуляция солнечной энергии в поверхностных оболочках Земли и другие. Эти преобразования шли в соответствии с тремя сформулированными им биогеохимическими принципами.

Современные данные позволили конкретизировать идеи Вернадского, учитывая, что параметрами биосферы как целостной системы служат: её общая биомасса и биологическая продуктивность, энергетика и информационная «ёмкость», биогеохимические функции и общепланетарный биотический круговорот. Их изменения дают интегральную характеристику её исторических преобразований.

1) Изучение «следов былых биосфер» в поверхностных оболочках земной коры, гидросфере и атмосфере (Белов, 1952; Успенский, 1956;

Ронов, 1964; Будыко, 1984; Лапо, 1967), а также сравнительное изучение биомассы и биопродуктивности в различных современных экосистемах (Богоров, 1970; Базилевич и др., 1971; Винберг, 1983) позволяют говорить о росте этих параметров биосферы в масштабах геологического времени.

2) Перспективными представляются энергетические интерпретации эволюции биосферы В. Л. Комарова (1921), Е. М. Лавренко (1972), Г. Ф. Хильми (1966). Составленная в 1970-х гг. А. И. Перельманом таблица отношений ежегодной продукции к биомассе продуцентов, точнее, отношений их логарифмов в основных типах растительности в современных ландшафтах, отражающие эволюцию сообществ в связи со сменой доминирующих продуцентов, свидетельствуют о возрастании ежегодной продукции на единицу биомассы, что можно оценить как повышение энергетической эффективности ландшафтов.

3) Энергетическая эволюция биосферы и возрастание её информационной ёмкости тесно связаны с повышением целесообразности живых систем, измеряемой такими показателями как КПД системы, «энергетическая доходность». В итоге уменьшались непроизводительные потери при большей работоспособности структур и более высокой их надёжности благодаря активности и автономизации организмов (Шмальгаузен, 1938, 1946).

4) Изменения биогеохимических функций обуславливали грандиозные изменения в химическом строении атмосферы, гидросферы, литосферы и педосферы. Особое значение имела эволюция концентрационных функций (Самойлова, 1929; Виноградов, 1935, 1937, 1944; Бойченко и др., 1968): увеличение числа биогеохимических функций у высших организмов; специализация организмов по их функциям; параллелизм в эволюции функций в генетически несвязанных филумах; увеличение роли одних функций и уменьшение других; перенос отдельных функций с одной группы организмов на другую.

5) Увеличение биомассы, возрастание энерговооружённости биосферы и информационной ёмкости, изменение биогеохимических функций и усиление преобразующего влияния жизни на среду — стороны единого процесса эволюции биотического круговорота (Ковда, 1973; Камшилов, 1974; Уголев, 1987; Заварзин, 2003). Его организация постоянно усложнялась, так как происходила взаимная «пригонка» видов, чтобы

дольше сохранить в круговороте вещества, используемые в метаболизме организмов, и повысить скорость их круговорота.

б) Правомерной является постановка вопроса о биосферных адаптациях как системах, обеспечивающих устойчивость биосферы и её защиту от повреждающих внешних воздействий. Возникновение озонового экрана — пример таких адаптаций. Другим примером служит способность растений улавливать солнечную энергию и переводить её в формы, пригодные для использования в биологических и геологических процессах. Биосферные адаптации С. С. Шварц (1980) называл «линиями обороны» биосферы, относя к их числу гетерогенность каждого трофического уровня и их иерархичность.

Работы отечественных учёных, выполненные в XX в., позволяют перейти к количественной оценке воздействия органической эволюции на химическое строение биосферы, её биомассу и продуктивность, биогеохимические функции и энергетику. С середины 1970-х гг. началось рассмотрение этих проблем и в зарубежной литературе (Л. Беркнер, В. Крумбайн, Дж. Лавлок, Х. Ловенштам, Р. Марголеф, Л. Маршалл, Л. Маргулис, Дж. Хатчинсон и другие). Вместе с тем, мы находимся только в начале пути перехода от натурфилософских спекуляций к количественному описанию тенденций в эволюции биосферы. Предстоит ещё много сделать для понимания того, «как эволюция видов переходит в эволюцию биосферы».

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ВИДООБРАЗОВАНИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Лавренченко Л. А.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: llavrenchenko@gmail.com*

Наиболее значительным с эволюционной точки зрения последствием гибридизации между двумя различными видами является гибридогенное видообразование, то есть возникновение третьего вида. Если в ботанике, начиная с работ Лотси (Lotsy, 1916), важная роль этого явления признавалась в течение последнего столетия, то в зоологии эволюционное

значение подобных процессов традиционно недооценивалось (Arnold, 2006). Известны два существенно различающихся пути гибридогенного видообразования: аллополиплоидный и гомоплоидный (Mallet, 2007). В случае аллоплоидии происходит удвоение хромосом при слиянии гамет родительских видов, в случае гомоплоидии в гибридном кариотипе число хромосом соответствует сумме гаплоидных наборов родительских видов, то есть остаётся диплоидным. При аллополиплоидном гибридогенном видообразовании (АГВ) вследствие своей плоидности аллополиплоиды обычно оказываются репродуктивно изолированными от родительских видов. Предполагается, что при гомоплоидном гибридогенном видообразовании (ГГВ) репродуктивная изоляция возникшей фертильной гибридной линии должна возникать в течение или после гибридизации, но не до неё (в отличие от «адаптивной интрогрессии»).

Применение методов имитационного моделирования позволило определить ряд условий, при которых процесс ГГВ наиболее вероятен (Buerkle et al., 2000; Buerkle, Rieseberg, 2008; Duenez-Guzman et al., 2009). В частности, было показано, что становление репродуктивных барьеров между возникшим гибридным видом и исходными родительскими формами более вероятно при географической или экологической изоляции первого. Одним из теоретических условий реализации эволюционных потенциалов вновь образованной гибридной формы и становления её видовой самостоятельности является формирование собственной экологической ниши. Большое разнообразие гибридных фенотипов позволяет занять новый адаптивный пик, далёкий от таковых, занимаемых родительскими формами. Особую роль при этом может играть эффект трансгрессивной сегрегации — появление при межвидовой гибридизации новых (по сравнению с присущими исходным родительским формам) признаков.

В докладе рассмотрены предполагаемые случаи гибридогенного видообразования у млекопитающих и проведена проверка их соответствия теоретическим посылкам. Проанализированные примеры показывают, что в реальности зачастую весьма сложно провести чёткую грань между гибридогенным видообразованием и феноменом «адаптивной интрогрессии». Тем не менее, очевидна реальность гибридогенного видообразования у млекопитающих. Конечно, по сравнению с «традиционным» (на основе дивергентной эволюции), этот модус видообразования,

несомненно, является намного более редким явлением. В любом случае он представляет особый интерес, так как может приводить к быстрому появлению радикально новых форм, существенным образом увеличивая общие темпы морфологической и экологической диверсификации некоторых групп.

Закономерно, что для млекопитающих предполагаются только единичные случаи АГВ (*Tupaiaomys barrerae*, *Pipanacoctomys aureus*), поскольку видообразование через полиплоидию достаточно маловероятно в пределах этого класса, вследствие гетероморфности половых хромосом и возможного нарушения работы механизмов компенсации дозы генов при дупликации. Предполагаемые события ГГВ гораздо более многочисленны и известны для отрядов приматов, грызунов, рукокрылых, хищных и парнокопытных. Следует отметить неравномерность представленности предполагаемых случаев ГГВ среди различных групп млекопитающих. Так, непропорционально большое число подобных примеров известно для высших приматов, включая и наиболее интересные случаи формообразования за счет гибридизации филогенетически далеких видов, относящихся к различным родам. Помимо других факторов, это может быть объяснено тем, что представители подотряда *Placentalia* обладают гемохориальной плацентой. Было высказано предположение, что этот тип строения плаценты обеспечивает более эффективное регулирование реакции материнской иммунной системы на иммунологическую несовместимость матери и эмбриона, и, соответственно — большой успех беременности при межвидовой гибридизации (Elliot, Crespi, 2006). Гемохориальной плацентой, помимо высших приматов, характеризуется подавляющее большинство представителей исключительно богатых в видовом отношении отрядов грызунов и рукокрылых, поэтому следует ожидать обнаружение дальнейших примеров ГГВ прежде всего именно в этих группах.

Следует отметить также соответствие конкретных природных ситуаций теоретическим посылкам — виды предполагаемого гибридогенного происхождения обычно морфологически абберантны (в пределах своих групп), их ареалы сравнительно малы, они пространственно изолированы от исходных родительских форм и часто занимают краевые местообитания. Вторым обстоятельством может быть объяснено относительно недавнее открытие ряда подобных видов (*Rungwecebus kirunji*, *Mascas*

munzala). Зачастую одновременно с открытием таких узкоареальных видов встает вопрос об их охране. Отмечена неразработанность принципов номенклатурного обозначения и оценки природоохранного статуса форм гибридогенного происхождения у животных. Этими обстоятельствами объясняется бурность дебатов (выплеснувшихся далеко за пределы академических изданий) о предполагаемом гибридогенном происхождении рыжего волка *Canis rufus* и купрея *Bos sauveli*, уже ставших символами охраны природы целых континентов и, соответственно, центральными объектами многочисленных дорогостоящих проектов. Признание реальности гибридогенного видообразования у млекопитающих делает очевидным необходимость охраны не только подобных видов, но и стабилизированных гибридных популяций, обладающих уникальным генофондом и своеобразным фенотипическим обликом. Несомненно, такие популяции могут быть объектом охраны и как интересные эволюционные модели.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-01283) и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

ПЕРЕХОД К УПРАВЛЯЕМОЙ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ КАК ВОЗМОЖНЫЙ ВЫХОД ИЗ ГЛОБАЛЬНОГО ЭКОЛОГИЧЕСКОГО КРИЗИСА

Левченко В. Ф., Керженцев А. С., Яблоков А. В.

*Институт почвоведения и фотосинтеза РАН
Пушино (Московская обл.), Россия: alexey.ablokov@gmail.com*

Современный человек по масштабам воздействия на биосферу стал «геологической силой» (В. И. Вернадский), он может разрушать или восстанавливать отдельные экосистемы и крупные биогеоценозы, заботиться о сохранении части из них, создавать новые искусственные экосистемы. Однако, пока деятельность человека как «геологической силы» имеет стихийный характер, что связано с очевидным непониманием значимости и направленности происходящих в биосфере процессов, а также собственной роли на Земле. Политические и экономические решения

принимаются исходя из парадигм предшествующих эпох, в то время как экологическая ситуация на планете стремительно меняется в худшую сторону. В то же время именно нормальное функционирование биосферы обеспечивает все основные жизнеобеспечивающие свойства среды обитания, привычной человеку.

Для сохранения сложившихся и привычных для людей природных условий на большей части планеты требуются принципиально новые подходы, новая философия и этика взаимоотношений человека и «дикой» природы (см. напр., Дж. Каттон мл.). Представление о биосфере только как о «вместилище жизни» — упрощённое и недостаточное. Биосфера — суверенная единица жизни, объединяющая всё живое, включая человека, в единую сеть — «паутину жизни» (Ф. Капра и др.). Эта паутина жизни, физически существующая в неразрывной связи с косным и биокосным веществами планеты, порождает «биосоциальное вещество», которое потенциально могло бы стать «сферой разума» (ноосферой), но пока далеко от этого.

В прошлом человечество преодолевало возникавшие локальные экологические кризисы, изменяя способы получения необходимых ресурсов. Одним из важнейших этапов при этом был переход от промысла к хозяйствованию, что привело человека на заре его истории к неолитической революции. Для неё требовались инструменты и технологии, поэтому её особенности заключались не только в интенсификации потребления традиционных ресурсов, в том числе, методами активного земледелия и животноводства. Логика процесса была такова, что она вела к использованию новых типов ресурсов, как сельскохозяйственных (новые с/х культуры), так и иных, важных для развития технологий. Эти тенденции сохранились до сих пор, и это указывает на то, что в основе парадигм современного развития цивилизации лежат парадигмы неолитической культуры.

Пока деятельность человека привела к загрязнению биосферы глобальными и практически «вечными» поллютантами, накоплению отходов производства и потребления, перемещению небывало больших объёмов косного вещества, расширению пространств природно-антропогенных катастроф, чрезвычайно быстрому сокращению биоразнообразия на планете и постоянно растущему уровню генетического груза в популяциях. Всё это в разной форме и степени не только ограничивает дальнейшее раз-

витие биосферы в направлении ноосферы, но и в перспективе угрожает существованию цивилизации и развитых форм жизни на планете.

Возможно ли переломить сложившуюся тенденцию? К настоящему времени множатся примеры более или менее успешного локального восстановления нарушенных экосистем, создания новых (антропогенных) экосистем и ландшафтов (например, польдерные земли, агро-лесомелиорация, «умные» селитебные территории). Человек, несомненно, обладает уже некоторыми средствами, необходимыми для исправления ситуации, однако использует их редко, поскольку не считает это важным и прибыльным делом.

Для нормального функционирования биосферы важно поддерживать существование минимально-необходимого объёма естественных жизнеобеспечивающих экосистем, регулирующих условия на планете (их структурные особенности и размеры предстоит ещё выяснить, но уже сейчас очевидно, что современная сеть заповедников и эквивалентных им охраняемых природных пространств недостаточна).

Роль человека в биосфере должна быть пересмотрена. В настоящее время человек выполняет, главным образом, функции консумента. Теоретически, для восстановления нормального функционирования, как отдельных частей, так и всей биосферы после антропогенных нарушений, человеку необходимо начать выполнять функции редуцента. Для этого необходим рециклинг третичной (антропогенной) продукции для возвращения в биологический круговорот временно изъятой массы вещества. Помимо этого, человеку, для сохранения привычной среды обитания, следует расширить свою функцию продуцента. Эффективность производства первичной продукции в растениеводстве, например, может быть заметно (на несколько процентов) увеличена направленным отбором на повышение коэффициента фотосинтеза. Человек может также выполнять роль «энергетического продуцента», получая, например, энергию от Солнца, не используя фотосинтез и живые растения.

Если человек будет более широко и эффективно выполнять в биосфере функции консумента, редуцента и продуцента, то он резко ослабит свое стихийное давление на биосферу, и, возможно, выведет тем самым биосферу из состояния кризиса. Этот подход — основа концепции «кризисного управления развитием биосферы». Эта концепция пре-

одолевать методологическую несостоятельность концепции «устойчивого развития», в рамках которой биосфера как единица жизни вообще выпадает из рассмотрения. В докладе будет сформулирована система постулатов концепции «кризисного управления развитием биосферы», конкретизирующих пути исправления антропогенно нарушенных природных территорий и экосистемных процессов на локальном, региональном и глобальном уровнях, а также предложены практические действия по восстановлению динамического равновесия биосферы, нарушенного деятельностью человека.

Переход к управляемой эволюции биосферы — логическое развитие взглядов В. И. Вернадского на переход биосферы в ноосферу. Только сумев взять на себя выполнение всех трёх экологических функций биоты (продуцента, консумента и редуцента), человек (развитая часть «биосоциального вещества» биосферы) определит переход к ноосфере. Окажется ли этот путь реализованным в ходе эволюции биосферы, или же эволюция пойдет по пути самоосвобождения планеты от человечества (концепция «Геи» Дж. Лавлока) как ошибочного зигзага планетарной эволюции, зависит в немалой степени от глубины нашего понимания масштаба и последствий нарушения человеком естественных биосферных процессов и способности на этой основе принимать коллективные усилия в области «кризисного управления развитием «биосферы»».

ЭВОЛЮЦИЯ СЛОЖНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ: НЕРАЗРЕШЁННАЯ ЗАГАДКА

Панов Е. Н.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: panoven@mail.ru

Вопрос о том, каковы могут быть механизмы исторических преобразований тех форм поведения животных, которые можно условно назвать «архитектурой», остаётся камнем преткновения эволюционной теории. Это весьма обширная область явлений, тесно смыкающаяся или даже перекрывающаяся с тем, что именуют орудийной деятельностью животных. В последние десятилетия интенсивного развития методов реконструкции

филогенеза позволило уйти в какой-то мере от традиционного подхода, господствовавшего в сравнительной этологии на протяжении предшествующих периодов. Имеется в виду метод построения морфологических рядов в соответствие с субъективными принципами «от простого к сложному», от «менее адаптивного к более адаптивному». Проблемой здесь неизменно оставались неясности относительно вектора наблюдаемых изменений, поскольку для отрицания вероятности регресса, а не прогресса, нет никаких оснований. Теперь, с появлением более объективных свидетельств относительно топологии филогенетических деревьев, появляется возможность приступить к выяснению механизмов, движущих поведенческими трансформациями.

В докладе будет рассмотрено разнообразие артефактов, наблюдаемых в социо-сексуальном поведении самцов одного из семейств Воробьинообразных птиц — шалашников.

Шалашники — это одно из наиболее древних семейств Воробьинообразных. Они относятся к той ветви, которая отделилась от общего ствола *Oscines* одной из первых, вскоре после появления этого подотряда на эволюционной сцене, около 60 млн лет назад (Barker et al., 2004). Семейство насчитывает 20 видов, распространённых в Австралии и Новой Гвинее. Эта группа лишь немного моложе самой архаичной среди Воробьинообразных, именно, лирохвостов *Menuridae*.

Филогенетическое древо, построенное с использованием маркеров митохондриальной и ядерной ДНК, хорошо согласуются с ранними построениями таксономической структуры семейства, как она виделась на основе сравнительно-этологических данных.

Три вида рода *Ailurooidus* практикуют моногамию и пары, по-видимому, территориальны. У этих видов самцы не строят шалашей. У 17 других видов каждый взрослый самец удерживает за собой небольшой участок обитания, центром которого служит его токовая площадка. Сезон размножения у шалашников растянут на 9–10 месяцев в тропиках Новой Гвинеи и на 3–5 месяцев в Австралии. На протяжении этого времени самца эпизодически посещают самки, готовые к спариванию и последующему гнездованию.

Шалашники строят самцы 15 из 17 этих видов. У двух видов, далеко отстоящих друг от друга филогенетически, никаких сооружений на то-

ковой площадке не возводится. Самцы *Scenopoeetes dentirostris* (Австралия) ограничиваются тем, что раскладывают на ней листья, непременно укладывая их светлым исподом кверху. Самцы *Amblyornis (Archboldia) raruensis* (Новая Гвинея) устилают площадку ковром из листьев папоротников, а на нависающих сверху ветвях кустов и деревьев развешивают побеги эпифитных орхидей с цветами или без них.

Собственно говоря, понятие «шалаш» применимо в разной степени к тому подразделению семейства, которое объединяет роды *Amblyornis* (5 видов) и *Prionodura* (монотипичный). Эту группу называют «создателями майских деревьев», *taupole-builders* (Майское дерево — украшенный цветами столб, вокруг которого танцуют 1 мая в Англии). Их строительная активность сосредоточена вокруг древесного побега высотой около 1,5 м, который самец обносит вертикально стоящими прутиками, затем кладёт выше поперечные палочки и всё это «украшает» всевозможными предметами, коллектируемыми им в окрестности. Разные виды сооружения могут существенно различаться по количеству конструктивных элементов. Другая группа видов (роды *Chlamydera*, *Sericulus*, и *Ptilonorhynchus*, из которых два последние монотипичны) именуется «строителями аллеи».

Пожалуй, наиболее поражает натуралистов манера шалашников коллектировать всевозможные объекты, как естественного происхождения, так и рукотворные, и размещать их вокруг своих построек, либо непосредственно на их поверхности. Количество таких предметов на участке иногда превышает полторы-две тысячи. Птица может приносить их с большого расстояния, а также похищать с участков соседей. У некоторых видов вкусы в этом отношении довольно скромные. Так, самцы *Prionodura newtoniana* склонны укладывать на свои кучи хвороста пучки светлоокрашенных лишайников, а для самцов *Chlamydera nuchalis* наиболее предпочтительны белые раковины брюхоногих моллюсков. Самец *Amblyornis inornatus* раскладывает отдельными аккуратными кучками у входа в свой шалаш красные, фиолетовые и жёлтые плоды разных растений, яркие цветы и оранжевые листья. Самцы других видов предпочитают собирать надкрылья жуков или грибы таких видов, которые подчас не так уж легко разыскать в дремучем дождевом лесу.

Для объяснения этих необычных форм поведения выдвинуто несколько гипотез.

1. Гипотеза «переноса» признаков внешней морфологии самцов на продукты их деятельности. Суть идеи в том, что в процессе эволюции произошел «переход» от демонстраций самцами своего оперения самкам к их привлечению посредством строительства и декорации брачных беседок (Gilliard, 1969). Одну из причин этого автор видел в том, что яркое оперение и броское брачное поведение самцов должно отрицательно влиять на их выживание. Следовательно, полагал он, утрата такого рода вторичных половых признаков самцами должна быть адаптивной для них, а следствием оказывается утрата видом выраженного полового диморфизма. Согласно этой гипотезе, следует ожидать обратной зависимости между степенью развития полового диморфизма и сложностью беседки.

Эту гипотезу Джилларда, как вполне правдоподобную, подвергли обсуждению и проверке существенно позже (Kusmierski et al., 1997). По мнению этих авторов, предсказания гипотезы оправдываются для той ветви семейства, виды которой возводят аллеи. Основанием для такого заключения послужило то, что шалашы двух видов (*Chlamydera cerviniventris* и *C. lauterbachii*) были признаны «наиболее сложными», при том, что половой диморфизм у них отсутствует. Впрочем, авторы приходят к выводу, что гипотеза не оправдывается в отношении группы строителей майских деревьев и для семейства шалашников в целом.

2. Гипотеза защиты самок от насильственных копуляций. В преддверии копуляции самцу требуется некоторое время (подчас довольно значительное), чтобы преодолеть состояние стресса, вызванное необходимостью нарушить индивидуальную дистанцию с пришлицей. При копуляции очевидны агрессивные элементы в настроении самца. Так, самец *Scenopoeetes dentirostris* при копуляции хватает самку за затылок клювом и резко дергает её голову вправо и влево. Показано, что самки *Ptilonorhynchus violaceus* и *Chlamydem maculata* испытывают сильный шок после копуляции. У второго из этих видов самцы весьма агрессивны в ситуациях, предшествующих спариванию, а их постройки отличаются от аллеи других видов рода в том отношении, что их стенки сделаны не из прутиков, а из стеблей трав, и потому просвечивают насквозь. Кроме того, сам коридор шире, чем аллеи у других видов. Это позволяет самцу выполнять демонстрации внутри такого шалаша, а не у входа в него, опять же в

отличие от того, что наблюдается у прочих видов *Chlamydera*. В результате самка может видеть токующего самца снаружи, что, по мнению исследователей, защищает её от возможных атак с его стороны. Сделан вывод, что аллея, сооружаемая самцом, полезен для самок в том отношении, что позволяет им избежать нежелательных копуляций» (Kusmierski et al., 1997). Эти авторы называют «преимущества», получаемые при этом самкой, «проксимальной выгодой». Отсюда делается общий вывод, согласно которому предкопуляционное поведение самцов разных видов шалашников организовано так, чтобы наилучшим образом гарантировать безопасность самки в случае попыток насильственных копуляций.

3. Гипотеза «включения» (co-option) элементов агрессивного поведения в брачное. По мнению Дж. Борджиа и его коллег, степень агрессивности самца положительно коррелирует с его качествами как производителя. Полагают, что у шалашников шла эволюция в сторону усиления агрессивного компонента брачных демонстраций самцов, что повышало интенсивность этих акций. Одновременно, в качестве компенсации тех неудобства, которые возникали при этом у самок во время взаимоотношений с самцами, развивалась способность самцов строить шалаши.

4. Гипотеза, согласно которой истоки возникновения шалашей в ходе эволюции следует искать в гнездостроительном поведении самцов. В основу идеи положен факт широко распространённого явления: постройки самцами многих видов большого количества гнёзд, которые служат цели привлечения самок на их участки.

В докладе будут критически рассмотрены все эти гипотезы, построенные, в соответствии с адапционистской парадигмой, на функционалистском подходе. В противовес им будут выдвинуты некоторые предположения, основанные на представлениях об имманентном саморазвитии структур и инерционности сохранения первоначально выработанного «плана строения» в эволюции данного филума.

ХИЩНИК КАК УНИВЕРСАЛЬНЫЙ СЕЛЕКЦИОНЕР

Северцов А. С., Шубкина А. В.

Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: asevertsov@yandex.ru

Проблема взаимодействия хищника и жертвы имеет экологический и эволюционный аспекты. Экологический состоит во влиянии на численность жертв и структуризации потоков веществ и энергии в экосистемах. Эволюционный — в дифференциальном изъятии особей из популяций потенциальных жертв и в коадаптивной эволюции и тех, и других.

Избирательность питания хищников изучают по останкам их жертв. Подобные методы не позволяют точно оценить состояние жертвы, обусловившее её доступность хищнику. Кроме того, характеризуя причины гибели данной жертвы, они не позволяют выявить разнообразие или совокупность причин доступности хищникам особей данной популяции. Анализу лучше поддаются останки жертв крупных хищников: Felidae, Canidae, в меньшей степени, Ursidae и крупных дневных хищных птиц. Хищники добывают животных соответственно своим размерам. Ограничен верхний, но не нижний предел размеров добычи. Групповая охота повышает вероятность добычи крупных животных. Успешность нападений крупных хищников обычно не достигает 50 %. В публикациях по причинам гибели жертв отмечают: молодой возраст, истощённость, заболевания от эктопаразитов и гельминтозов до трансмиссивных инфекций.

Для преодоления трудностей, связанных с определением причин доступности жертв, нами была создана модель, имитирующая охоту диких псовых. Борзые — единственная группа охотничьих собак, берущих добычу зубами, без помощи человека. Пойманные борзыми зайцы настолько травмированы, что оценить можно только их упитанность и физиологическое состояние до поимки. Применение борзых для охоты на сайгаков, в период пика численности калмыцкой популяции этого вида, позволило провести детальный сравнительный анализ сайгаков, пойманных борзыми, и одновременно отстрелянных органами госохотинспекции с целью регуляции численности и улучшения состава популяций. Все

38 сайгаков, пойманных борзыми (100 %), страдали различными патологиями, тогда как среди 40 отстрелянных сайгаков таких было около 30 %. Избирательность охоты хищников существенно выше, а спектр причин доступности жертв шире, чем можно судить по останкам добычи диких хищников.

Совокупность данных по диким хищникам и борзым свидетельствуют о том, что хищники изымают любых особей с пониженной приспособленностью, то есть осуществляют интенсивный отбор приспособленных ко всему комплексу генетических, онтогенетических и средовых факторов, влияющих на приспособленность особей каждой популяции. В силу множественности причин, снижающих приспособленность, отбор хищником малоэффективен относительно каждой из этих причин. Основное его значение состоит в универсальности: очищение популяций от любых уклонений, понижающих приспособленность и, тем самым, в стабилизации фенотипа наиболее адекватного условиям существования популяции жертв.

ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ТАКСОНОВ НА ГЕНОМНОМ УРОВНЕ

Стегний В. Н.

*Томский государственный университет
Томск, Россия: stegniy@res.tsu.ru*

Ш. Депере в 1876 году разработал правило прогрессирующей специализации, которое гласит, что таксономическая группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Формы, вставшие на путь специализации, уже не возвращаются в исходное (малоспециализированное) состояние, но могут порождать новые виды с ещё более увеличивающейся специализацией. Непосредственно с правилом Ш. Депере связано правило неспециализированности предков Э. Копа (1896): новые крупные таксономические группы возникают из малоспециализирован-

ных «родительских» таксонов. При этом, высоко развитые, или специализированные типы одного геологического периода не являются предками типов следующих периодов, а последние происходят всегда от малоспециализированных типов предшествующих времен. В любой филогенетической ветви с возрастом специализация прогрессивно возрастает и согласно положению о неспециализированности к дальнейшему развитию способны только формы, не обладающие специализацией. Отсутствие специализации определяет возможность возникновения принципиально новых приспособлений. Понятие специализированности имеет двоякий смысл: это и строение органов, это и степень общей приспособленности таксона. Интуитивно Э. Коп и его последователи оценивают неспециализированность таксона как минимальную адаптированность к существующим условиям обитания и наличие преадаптивных потенций к принципиально новым средовым факторам, при этом разные органы и системы организма у таких форм отличались мультифункциональностью и не имели жёстко коррелированных и координированных отношений. Существует разделение на узкоспециализированные экологические ниши (стенобионтные виды) и на широко специализированные экологические ниши (эврибионтные виды). Величина ареалов и степень экологической пластичности видов являются параметрами узкоспециализированных и широко специализированных видов.

Изучение генетических аспектов видообразования и адаптации, проводимое мной около 40 лет, позволило выявить ряд генетических параметров, различающих виды, эволюционно лабильные (малоспециализированные), являющиеся «генераторами» видообразования и виды, эволюционно консервативные (специализированные), занимающие терминальные звенья филогенетических цепей. Подобное разделение видов оценивалось на основе реконструкции филогенеза видовых комплексов в основном по фиксированным хромосомным инверсиям (единственно надёжного подхода при анализе направления видообразования). В основе метода лежат принципы филогенетической систематики В. Хеннига (1950), базирующиеся на понятиях гомологии определённых таксономических признаков и монофилетичности происхождения данного таксона. Любая хромосомная инверсия уникальна по локализации точек разрывов на хромосоме и монофилитична по происхождению. И впервые А. Стер-

тевант и Ф. Добжанский в 30-х годах XX века с помощью использования перекрывающихся межвидовых инверсий реконструировали филогенетические отношения у дрозофил и выявили недостающие звенья филогенетической цепи. Впоследствии на малярийных комарах была проделана аналогичная работа (Стегний, 1981). К примеру, если три вида различаются перекрывающимися фиксированными инверсиями по какой-либо хромосоме, то можно провести реконструкцию связей этих видов и точно установить промежуточное звено в этой системе. Если же виды различаются заходящими инверсиями и по другим хромосомам кариотипа и реконструкция межвидовых связей по каждой хромосоме совпадает, то значительно увеличивается вероятность того, что данная филогенетическая система естественна. Базируясь на теории монофилиетического происхождения локальных инверсионных перестроек, можно заключить, что если несколько видов идентичны по структуре какой-либо хромосомы, то эта структура является филогенетически исходной (плезиоморфной) по сравнению с любой другой уникальной (апоморфной) инверсионной формой. Такое положение согласуется с принципами филогении, позволяет оценить направление эволюции не только отдельных хромосом, но и целых видовых кариотипов. Хромосомный анализ малярийных комаров, проведённый нами, позволил установить филогенетические связи видов, различающихся фиксированными инверсиями. В Палеарктике выявлено две группы гомосеквентных видов (имеющих идентичную структуру дисков политенных хромосом): это *labranchiae* – *atroparvus* и *melanoon (subalpinus)* – *maculipennis* – *artemievi*. Филогенетически исходным в палеарктическом комплексе *maculipennis* является один из видов группы *labranchiae* – *atroparvus*. По данным межвидовой гибридизации и анализа структуры политенных хромосом, именно эта группа представляет собой связующее звено между палеарктической группой *maculipennis* и неарктической. Монофилиетическое происхождение всей фауны *maculipennis* не вызывает сомнений, и более древней в соответствии с данными Дж. Китцмиллера (1967) является неарктическая группа видов. Эволюционно лабильные виды (стволовые) малярийных комаров имеют свойства мало-специализированных, а эволюционно консервативные – высокоспециализированных, что имеет доказательную базу в эколого-географических показателях и соответствует правилам Э. Копа и Ш. Депере о возрас-

тающей специализации в ходе адаптивной эволюции таксона. Первые виды порождают кластеры дочерних, среди которых образуются широко адаптированные (эврибионтные), часто хромосомно полиморфные виды, терминирующие филогенетические цепи (Стегний, 1982). Видообразование в Палеарктике осуществлялось по двум филетическим линиям, причём его направление хорошо согласуется с характером современного распространения видов, которое, очевидно, отражает историю проникновения фауны *maculipennis* с запада на восток Палеарктики. *A. messeae*, занимая терминальное положение в филогении палеарктической группы *maculipennis*, обладает наибольшим инверсионным полиморфизмом и эколого-климатической пластичностью.

В родственных таксонах у стволовых (эволюционно лабильных) видов преобладают акроцентрические хромосомы, а у производных – посредством Робертсоновских слияний образуются мета- и субметacentрики и соответственно уменьшается число хромосом. Примером этому является *Drosophila* (группа *virilis*). У стволового вида *D. virilis* 5 акроцентриков ($2n=12$); у терминального вида *D. americana* остался только 1 акроцентрик ($2n=8$) и в целом по группе — сходная тенденция (Mahan, Beck, 1986). Уровень пloidности генома чётко повышается от стволовых видов к производным и это прямо коррелирует с расширением рамок эко-климатической адаптации при полиплоидизации как у растений, так и у животных (Stebbins, 1971; Parisod et al., 2010). Уровень рекомбинационной изменчивости у форм с половым процессом различен у исходных и производных таксонов. На саранчёвых убедительно показано, что трибы, находящиеся в «стволовой» части филогенеза имеют максимальную рекомбинационную активность, тогда как трибы, занимающие терминальные позиции в филетических линиях показывают резкое снижение уровня рекомбинации (Высоцкая и др., 1983). В целом данная тенденция проявляется параллельно с уменьшением числа хромосом, которое в основном осуществлялось за счёт центромерно-центромерных слияний. Снижение уровня рекомбинаций определялось появлением метacentрических хромосом, плечи которых отличаются меньшей рекомбинационной активностью, чем акроцентрики. Анализ хромосомной структуры видовых популяций показал, что именно для терминальных в филетических линиях видов (эволюционно консервативных) характерен высокий уровень

адаптивного инверсионного полиморфизма (*Drosophila melanogaster*, *D. americana*, *Anopheles messeae*), тогда как стволовые виды (*Drosophila orena*, *D. virilis*, *Anopheles freeborni*) хромосомно мономорфны (Стегний, 1993). Первая группа видов отличается эврибионтичностью, большими ареалами в арктических зонах, вторая — имеет относительно малые ареалы, приуроченные к субтропикам. Локализация и количество гетерохроматина очень сильно отличает стволовые виды (*Drosophila orena*, *D. virilis*), имеющих локальный хромоцентр и высокое содержание гетерохроматина, от видов терминальных (*Drosophila melanogaster*, *D. montana*, *D. lacicola*, *D. littoralis*, *D. americana*), имеющих диффузный хромоцентр и относительно меньшее количество гетерохроматина (почти в два раза). Если у стволовых видов гетерохроматин сконцентрирован в хромоцентре, микрохромосомах и X-хромосомах, то у терминальных — гетерохроматин «диспергирован» по всей длине хромосомных плеч. Соответственно и мобильные гены имеют сходные распределения по геному (Стегний и др., 2012). Для терминальных видов часто характерно наличие жёстких связей хромосом с ядерной оболочкой.

Отличия геномных характеристик эволюционно лабильных и консервативных видов, вскрытые в настоящей работе, касаются таксономических группировок разного уровня. Для семейств преобладают показатели числа и морфологии хромосом, для триб — показатели уровня рекомбинации, для родов и близкородственных видов — дубликации генома, различия по фиксированным хромосомным перестройкам, гетерохроматиновые модификации и хромосомно-мембранные отношения. Выявленные параметры структурно-функциональной организации генома у видов-генераторов видообразования и видов — инертных (консервативных) в плане видообразования характеризуют эволюционную гетеропотенцию видовых геномов и неравнозначность видов по отношению к естественному отбору. Первые — генерируют кластеры дочерних видов, вторые — создают видовую систему генетической адаптации (полиморфизма) и обычно терминируют филетические цепи. Эволюционно лабильные виды имеют сравнительно малые ареалы и узкую экологическую нишу (стенобионты), а эволюционно консервативные виды — большие ареалы (эврибионты) и продвигаются в более напряжённые эко-климатические зоны с большой амплитудой колебаний абиотических факторов

среды. Эволюционно значимые принципы организации видовых геномов оценивается в сравнительном плане для конкретной группы родственных таксонов.

Таким образом, при эволюционном развитии таксона в горизонтальном направлении (кладогенез или адаптивная радиация) признаки малоспециализированности эволюционно лабильных видовых геномов при каждом шаге видообразования постепенно замещаются в процессе прогрессирующей специализации на признаки альтернативные (эволюционно консервативные), достигающие своего максимального выражения у терминальных видов: снижение числа акроцентриков (робертсоновские слияния), полиплоидизация, «диспергирование» гетерохроматина, резкое ограничение рекомбинации при образовании адаптивного инверсионного полиморфизма, расширение зон прикрепления хромосом к ядерной оболочке.

ПРОЦЕССЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПРИ ПЕРВИЧНОМ ПОЧВООБРАЗОВАНИИ КАК ОТРАЖЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО ТРЕНДА РАЗВИТИЯ СУХОПУТНЫХ СООБЩЕСТВ

Стриганова Б. Р.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: bellastriganova@mail.ru*

Животное население почвы можно разделить на ряд групп по степени связи с водной и наземной средами:

- 1) водные с отдельными представителями во влажной почве;
- 2) наземные с водными предками и близкородственными формами;
- 3) наземные группы исходно водного происхождения;
- 4) группы наземного происхождения.

Среди типично водных форм, имеющих в почве лишь отдельных представителей, следует отметить плоских червей, немертин, челюстных

пиявок, прямокишечных ресничных червей, полихет, коловраток. Наибольшее число наземных видов, обитающих в моховой дернине и подстилке, известно среди планарий (*Triclada*). Наземные планарии в тропиках могут закапываться в почву (*Geobia subterranea*), либо подниматься на деревья, где локализуются в пазухах листьев, в которых накапливается капельная влага. Эти формы принимают активное участие в заселении мокрых почв, формирующихся у берегов водоёмов. Олигохеты и мокрицы, перешедшие к обитанию на суше, являются ключевым компонентом почвенных сообществ. Специализированные обитатели минеральных горизонтов (эндогейные черви, пустынные мокрицы) унаследовали от бентосных водных форм адаптации к созданию и поддержанию системы почвенных ходов и питанию органическим детритом. Важную роль в составе животного населения почвы играют также хелицеровые — группа, исходно водного происхождения, освоившая широкий спектр наземных местообитаний, в том числе, растительный, подстилочный и почвенный ярусы. К группам наземного происхождения можно отнести многоножек, энтогнат и насекомых. Среди крылатых насекомых большая часть групп связана с почвой только на преимагинальных стадиях. Согласно М. С. Гилярову (1949), заселение суши шло из воды, и почва рассматривалась им, как транзитный ярус в связи с её высокой обеспеченностью свободной влагой. Из многочисленных групп беспозвоночных только паукообразные и насекомые смогли полностью адаптироваться к жизни в открытой атмосфере. Остальные группы наземных беспозвоночных не имеют механизмов защиты от потери влаги при испарении, поэтому они сохранили связь с почвой или растительными тканями. В процессе освоения животными наземной среды обитания М. С. Гиляров намечал однонаправленный тренд «вода → почва → наземный ярус». Эта проблема рассматривалась в ракурсе водного обмена и развития эволюционных приспособлений животных к сохранению воды в организме.

Однако приспособление к жизни в плотной среде, каковой является почва, требует от животных, особенно от крупных форм, решения ряда проблем, связанных с обитанием в плотном субстрате — дыханием, передвижением, поисками пищевых ресурсов, полового партнера. Реализация этих функций жизнеобеспечения решалась в процессе эволюции развитием комплекса морфо-физиологических и поведенческих адапта-

ций, что выявляется при анализе сукцессий животного населения первичных почв. В наскальных плёночных почвах и в почвах, формирующихся на илах прибрежной зоны, на первых стадиях сукцессии наземные беспозвоночные представлены в основном поверхностно-обитающими формами, что характерно для разных трофических групп. На продвинутой сукцессионных стадиях появляются обитатели минерального горизонта — корнегрызущие и хищные педобионты, которые в зрелых почвах с развитым профилем составляют основную часть животного населения. Появление таких групп совпадает с дифференцировкой почвенного профиля на горизонты, что связано с их роющей деятельностью.

Аэриобионтные формы беспозвоночных при переходе к обитанию в глубокие слои почвы с выровненным гидротермическим режимом в процессе эволюции встречаются с проблемой реализации дыхания в плотном насыщенном водой субстрате. Постоянные обитатели минерального горизонта почвы создают в процессе своей жизнедеятельности систему почвенных ходов, камер или подземных гнёзд, обеспечивающих запас воздуха в местах обитания этих форм. Формирование подземных гнёзд или систем воздушных ходов требует развития специальных морфологических структур для рыхления почвы, транслокации минеральной массы на поверхность, укрепления стенок ходов. В свою очередь, роющая активность требует многократного повышения интенсивности активного энергообмена. Потребности в кислороде у педобионтов сопоставимы с таковыми у наземных форм, что было показано на примере дождевых червей (Бызова, 1967). Адаптации к активной локомоции в плотном субстрате, повышение интенсивности обмена и освоение глубоких почвенных горизонтов развивалось по принципу формирования положительных обратных связей (Стриганова, 1996, 2000).

Таким образом, освоение почвы животными, как яруса обитания, в процессе эволюции почвенных сообществ шло, очевидно, из разных источников: путем непосредственного перехода из интерстициальных местообитаний прибрежной зоны в микрополости почвы, заполненные водой (эумикрофауна, представленная физиологически водными животными) и путём освоения глубоких горизонтов почвы с поверхности аэриобионтными наземными формами. Основной стратегией освоения минеральной почвы наземными формами было создание системы зоогенных

аэрированных макрополостей (мезофауна). В процессе эволюции беспозвоночные по существу сформировали структуру обитаемого слоя почвы, создав условия и для развития корневых систем растений.

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КАК АРЕНА «БЫСТРОЙ ЭВОЛЮЦИИ»: МОДЕЛИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Яковлев И. К., Резникова Ж. И.

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Новосибирск, Россия: ivaniakovlev@gmail.com*

Межвидовые отношения как в фокусе собирают и проявляют комплекс важнейших морфологических и поведенческих адаптаций животных и являются важнейшим биотическим фактором, определяющим видовое разнообразие и структуру сообществ (Резникова, 2003). Динамичный баланс биотических связей в сообществах, механизмы формирования и долговременные последствия межвидовых отношений составляют одну из центральных проблем эволюционной и поведенческой экологии (Pianka, 1987). До недавнего времени последствия межвидовых взаимодействий и их роль в эволюции сообществ оставались предметом теоретических построений, и лишь немногие публикации касались экспериментальных исследований реальных ситуаций (Жерихин, 1994; Северцов, 2001). Поиск подходов к решению этой проблемы связан с методологическими трудностями. Однако на основе исторических данных об интродукции видов в аборигенные сообщества и продолжительных наблюдений за динамикой межвидовых отношений были получены свидетельства «быстрых» эволюционных преобразований, когда в течение короткого срока (от нескольких десятков до ста лет) под действием биотических факторов происходит адаптивная смена морфотипов в популяции (Thompson, 1998; Reznick, Ghalambor, 2005). Сообщается о «быстрой» смене пищевых предпочтений у животных и закреплении в популяциях соответствующих генетических изменений, вызванных хозяйственной деятельностью человека (Павлов др., 2009; Sih, 2013). Подавляющее боль-

шинство исследований «быстрых» преобразований касаются физиологических и морфологических адаптаций хищников и паразитов к конкретным видам добычи и хозяев (Thompson, 1998; Yoshida et al., 2003). Только в работах последнего десятилетия удалось проследить, как происходит выработка и закрепление «быстрых» поведенческих адаптаций в популяции. Одним из ярких примеров является постепенное распространение и «канализация» защитной реакции у береговых улиток нативных популяций в течение 110 лет после вселения чужеродного хищника — зелёного краба (Edgell et al, 2009).

Данные, полученные многими авторами, указывают на важную роль биотических факторов в микроэволюционных процессах, проходящих в популяциях разных видов. На первом рубеже адаптационного процесса поведение играет наиболее существенную роль (Foster, 2013). Пластичность поведенческих реакций и способность гибко обучаться в ходе индивидуального развития в ответ на меняющиеся условия межвидовых отношений существенным образом расширяют адаптивные возможности вида (Reznikova, 2007). В то же время, в многочисленных исследованиях последних лет на дрозофилах показано, что «плата» за способность обучаться может быть весьма высока: отбор линий по соответствующим поведенческим признакам показал, что быстро обучающиеся дрозофилы обладают пониженной жизнеспособностью (Mery, Kawecki, 2003). Это говорит о том, насколько важно соблюдение баланса между пластичным поведением и генетически запрограммированными реакциями. В таких ситуациях можно ожидать проявления эффекта Болдуина, согласно которому адаптивные ненаследуемые модификации под действием отбора заменяются на наследуемые (Марков, 2008; Duckworth, 2008).

До сих пор при изучении роли быстро вырабатывающихся поведенческих адаптаций в эволюции межвидовых отношений основное внимание уделялось только взаимодействию одной пары видов в сообществе: консумент — кормовое растение, хищник — жертва, паразит — хозяин, пара мутуалистических видов. В докладе обсуждается использование моделей, охватывающих сразу нескольких членов природных сообществ. На примере сообществ с доминированием рыжих лесных муравьев в нашей лаборатории разрабатывается модель для изучения роли поведенческих адаптаций в установлении и поддержании динамичного баланса межви-

довых взаимодействий. Играющие роль ядра в лесных биоценозах, рыжие лесные муравьи вступают в конкурентные, хищнические и мутуалистические отношения с различными видами беспозвоночных и позвоночных животных, оказывая заметное влияние на их численность, пространственное распределение и поведение. В настоящее время накоплен достаточно большой объём данных об эволюционных механизмах взаимодействий рыжих лесных муравьёв с мутуалистами (тлями), их естественными врагами (афидофагами), различными конкурентами (хищными герпетобонтами, мелкими грызунами, птицами), но вопрос о долговременных последствиях и эволюционных механизмах этих межвидовых отношений до сих пор остаётся открытым. В этом направлении представляется перспективным разделить эволюционно сложившиеся связи между членами сообщества от актуальных кратковременных взаимодействий. В качестве критерия, позволяющего судить об устойчивом характере межвидовых отношений, мы предлагаем рассматривать наличие целостных поведенческих стереотипов, направленных на специфические межвидовые взаимодействия и проявляющиеся по принципу «всё и сразу» у «наивных» (выращенных в изоляции и лишённых опыта) животных. Наличие таких поведенческих стереотипов связано с врождёнными шаблонами восприятия у животных (Зорина, Полетаева, Резникова, 1999). Первые предварительные данные по распространению врождённых шаблонов восприятия различных конкурентов в популяциях муравьёв и хищных жужелиц могут указывать на эволюционно сложившийся характер биотических отношений, способных под воздействием внешних факторов изменяться в градиенте от хищничества до топической конкуренции и нейтрализма.

Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

Устные доклады

В-ХРОМОСОМЫ И ПЛАСТИЧНОСТЬ ВИДА

Борисов Ю. М.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: boriss-spb@yandex.ru*

На примерах различных представителей животных и растений показана возможная роль популяционной вариативности количества и морфотипов В-хромосом в пластичности вида. В настоящее время при эволюционных исследованиях особое внимание уделяется явлениям, выходящим за пределы традиционной генетической парадигмы. Парадокс избыточной ДНК для кодирования значимых элементов генома известен достаточно давно, но только в последние годы было выяснено, что большая часть так называемой «мусорной» ДНК на самом деле буквально насыщена различными регуляторными сайтами. В то время как кодирующие последовательности человека составляют 1,5 % генома, тысячи генов человека программируют синтез некодирующих РНК, которые регулируют экспрессию генов на многих уровнях (Свердлов, 2009). В частности, множество миРНК (малые интерферирующие РНК) и микро-РНК участвуют в регуляции генов, увеличивая или уменьшая его активность (Гвоздев, 2005). Предполагается, что генами — мишенями для этих миРНК могут служить гены, ответственные за общие механизмы адаптации (Martin et al., 2010).

Сложность механизмов регуляции генетических процессов послужила основой для современных представлений о роли «темнового» генома — совокупности всех некодирующих его элементов, которые ранее считались вспомогательными и незначительными или даже «мусорными». Открытие этого феномена журнал Science в 2012 году отнёс к выдающимся научным достижениям прошедшего десятилетия. Впервые термин «темновой» геном, был использован в публикации Science (Pennisi, 2010).

При избытке ДНК необходимой для кодирования белковых молекул в основной стабильной части А-хромосом (обычных хромосом набора), ещё более загадочным представляется наличие у многих видов животных и растений, так называемого В-генома, представленного в виде добавочных или В-хромосом. Их наличие варьирует в пределах вида. Они могут присутствовать у одних его представителей и отсутствовать у других.

Добавочные или В-хромосомы известны у 1 800 видов растений и животных (Camacho et al., 2000). Анализ встречаемости В-хромосом позволяет говорить, что почти у 14 % видов могут быть выявлены В-хромосомы (Camacho, 2005). В-хромосомы могут быть не у всех особей популяции вида с В-хромосомами. У одних видов они могут встречаться только в некоторых популяциях вида или даже у редких особей вида, а у других видов В-хромосомы есть почти у всех особей вида.

Среди 1 415 растений с В-хромосомами наибольшее число, 50 В-хромосом, выявлено у одного из видов камнеломковых двухдольных цветковых *Saxifragales* — *Pachyphgtum fittkaui*, у кукурузы *Zea mays* их число достигает 34. Среди 62 видов с В-хромосомами у насекомых *Diptera*, наибольшее их число равное 20 встречается у *Xyloia netnorunt* (Camacho, 2005). Из 55 видов млекопитающих, имеющих В-хромосомы, 42 вида относятся именно к грызунам, у которых за счёт быстрой смены поколений, эволюционные процессы происходят в десятки раз быстрее, чем у крупных млекопитающих. У большинства из них (27 видов из 55) число В-хромосом варьирует от 1 до 2–3. У 10 видов их число доходит до 10 (Vujosevic, Blagojevic, 2004). Максимальные числа В-хромосом обнаружены у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (до 38 — это убывающий ряд мелких акроцентрических В-хромосом), пойманного на Чукотке (Чернявский, Козловский, 1980) и восточноазиатской (корейской) мыши *Apodemus (Alsomys) peninsulae* Thomas, 1906 (до 30 микро-В-хромосом) с левого берега реки Енисей в окрестностях села Берег-Таскино, что ниже по течению от г. Красноярска (Борисов и др., 2010).

В докладе обсуждается значение популяционной варибельности числа и морфотипов В-хромосом у животных и растений и её возможное влияние на пластичность вида.

Наличие или отсутствие В-хромосом, несомненно, сказывается на работе А-генома. С варибельностью В-хромосом связаны процес-

сы, в результате реализации которых может изменяться частота хиазм в А-хромосомах, изменяя тем самым уровень рекомбинационной изменчивости, обычно рассматриваемой как эволюционный резерв (Jones, Ress, 1982). Благодаря этим эффектам В-хромосомы служат источником генетических новшеств, позволяют организму справляться с новыми условиями среды, не изменяя своего основного набора. Варибельность числа и морфологии добавочных В-хромосом у ряда видов, по-видимому, способствуют выживанию особи в необычных и экстремальных для неё условиях (Bougourd, Prowman, 1966; Bougourd et al., 1995; Кунах, 2010).

Для В-хромосом, как правило, не имеющих гомологичной пары (подобно У-хромосоме), нет ограничений при мейотических делениях клетки, свойственных парным диплоидным А-хромосомам. За счёт нейтрального накопления в В-хромосомах мутаций и их возможных потенциальных перемещений в А-хромосомы разнообразие генома может увеличиться, при его преобразовании — ускориться, и, как следствие, *пластичность и устойчивость генома возрастёт*.

В-хромосомы могут служить источником новых регуляторных последовательностей ДНК и даже новых генов, на начальном этапе возникающих в виде нефункциональных псевдогенов. Не исключён перенос генов из В- в А-хромосомы (Camacho, 2005).

Кроме того, в В-хромосомах найдены скопления сегментных дубликаций (копий ДНК, перенесённых с одного участка генома в другой). Известно, что в таких областях могут формироваться новые кодирующие последовательности, подверженные селективному отбору. Дополнительные копии генов способны усиливать иммунный ответ и реакцию на стрессы (Свердлов, 2009).

Известно, что В-хромосомы у некоторых видов растений чаще встречаются в тех популяциях, которые росли в неоптимальных и особенно в стрессовых условиях и на границах ареала, в частности в городских и интродуцированных насаждениях (Владимирова, Муратова, 2005; Borisov, Muratova, 2012). Роль В-хромосом животных и растений в адаптивных процессах активно обсуждается (Darlington, 1958; White, 1973; Мошковиц, 1979; Jones, Ress, 1982; Plowman, Bougourd, 1994; Bougourd, Prowman, 1996; Борисов, 2008; Кунах, 2010).

Популяционным исследованиям широкоареальных видов с В-хромосомами пока не уделяется достаточного внимания. Ряд работ,

проведённых с такими видами по оценке изменчивости как частоты особей с В-хромосомами, так и по изменчивости среднего числа В-хромосом в популяции, свидетельствуют о возможности влияния В-хромосом на пластичность вида.

Частота растений с В-хромосомами в природных популяциях, как правило, невысокая, но она возрастает при неблагоприятных условиях выращивания. Дополнительные хромосомы чаще оказываются у растений, растущих в экстремальных условиях. Считается, что В-хромосомы могут повышать адаптивный потенциал растений и формы, имеющие их, более устойчивы, например, к засухе и низким температурам (Мошкович, 1979).

Среди почти 20 видов мышей *Apodemus* (*Sylvaemus*) у 6 видов выявлены В-хромосомы. Среди них наиболее широкий ареал имеют два вида со значительной популяционной вариабельностью В-хромосом. В первую очередь, это восточноазиатская мышь *A. peninsulae* с её огромным ареалом в восточной части Палеарктики. Максимальный размах популяционной изменчивости В-хромосом отмечен у *A. peninsulae* на территории Сибири, где в экстремальных для вида условиях обитания число В-хромосом достигает до 30 (Борисов и др., 2010).

Ареал другого вида мыши — желтогорлой *S. flavicollis*, в основном с 1-3 В-хромосомами, занимает значительную часть Европы и достигает до бассейна реки Волги в Восточной Европе. Пластичность видов даже в пределах одного рода, вероятно, могут обеспечивать, различные механизмы, сопряжённые с молекулярной и генетической изменчивостью.

МЕХАНИЗМЫ НАСЛЕДОВАНИЯ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ БЫСТРОМУ ВИДООБРАЗОВАНИЮ У САРАНЧОВЫХ ПОДСЕМЕЙСТВА *Gomphocerinae* (Insecta, Orthoptera)

Веденина В. Ю.,

*Институт проблем передачи информации
Москва, Россия: vedenin@iitp.ru*

Неретина Т. В.

*Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: nertata@wsbs-msu.ru*

Проблема видов-двойников давно обсуждается в эволюционной биологии (Майр, 1974). Очень часто между этими видами существует лишь прекопуляционная изоляция. Особый интерес вызывают виды-двойники, сходные по биотопическим предпочтениям и фенологии (то есть не только симпатрические, но и синтопические), но сильно различающиеся по брачным сигналам и половому поведению. Такие виды — прекрасный объект для исследования проблемы быстрого видообразования и роли полового отбора в видообразовании, хотя важность и первостепенность этой формы отбора в дивергенции видов пока остаётся предметом жаростных дебатов.

Генетический анализ брачных сигналов представляет большой интерес для эволюционных биологов, поскольку знание генетической архитектуры этих признаков может существенно помочь в исследовании моделей видообразования. В случае полигенного наследования, признак относительно медленно и постепенно меняется в процессе эволюции, так как каждый ген оказывает малое влияние на выражение этого признака (тип I генетической архитектуры; Templeton, 1981). Напротив, признак может меняться скачкообразно в том случае, если он кодируется одним или малым числом генов большого эффекта, то есть генов, оказывающих большое влияние на фенотип (тип II генетической архитектуры). Если брачные сигналы наследуются по второму типу, то аллельные замены могут приводить

к существенным изменениям в этих сигналах, и потому — к быстрому образованию видов, отличающихся только по этим признакам.

Темплтон (1981) выделял также III тип генетической архитектуры, согласно которому в наследовании признака участвуют дополнительные или дублированные локусы. Предполагается, что такой характер наследования может быть характерен для видов, имеющих большие геномы, хотя такие виды достаточно плохо исследованы в силу неудобств и сложностей проведения молекулярного анализа. Саранчовые подсемейства Gomphocerinae относятся именно к таким видам. Считается, что у саранчовых дубликации и/или инвазии транспозонов не удаляются из генома с достаточной скоростью, как это происходит у многих других организмов с более компактным геномом. Нуклеотидный полиморфизм, показанный почти для всех исследованных генов у гомфоцерин, может объясняться присутствием множественных и слегка дивергировавших копий одного локуса (Ustinova et al., 2006; Ustinova, Mayer, 2006).

Саранчовые подсемейства Gomphocerinae являются прекрасной моделью для исследования быстрого видообразования путем полового отбора. Во-первых, среди них известно много видов-двойников, различающихся только по акустическим сигналам (Жантиев, 1981; Helversen, Helversen, 1994; Ragge, Reynolds, 1998). Во-вторых, многие виды могут скрещиваться в лабораторных условиях и давать плодовитое потомство. Для видов-двойников современных гомфоцерин нередки случаи природной гибридизации (Butlin, 1998; Bridle et al., 2001; Vedenina, 2011; Vedenina et al., 2012). Многие виды не различаются по молекулярным маркерам, используемым для построения филогенетических связей (Vedenina, Mugue, 2011), что говорит о недавней и неполной дивергенции этих молодых видов. В то же время, в исследовании Устиновой и Майера (Ustinova, Mayer, 2006) было показано, что три вида-двойника из группы *Chorthippus biguttulus*, различающиеся только по акустическим сигналам, хорошо различаются и по гену, являющегося гомологом кандидатного гена *fruitless*, который участвует в регуляции ухаживания у мух *Drosophila*. У *D. melanogaster* альтернативный сплайсинг и использование альтернативных промоторов приводит к образованию многочисленных транскриптов этого гена (Goodwin et al., 2000; Song, Taylor, 2003). В отличие от дрозофил, у саранчовых из группы *Ch. biguttulus* не было найдено множе-

ственных транскриптов гена *fruitless*. Однако у саранчовых, в отличие от других насекомых, обнаружено несколько близкородственных паралогов этого гена. Внутри каждого из трёх видов группы *Ch. biguttulus* эти паралоги практически идентичны, тогда как между видами имеются почти фиксированные различия. Если одна из функций гена *fruitless* у саранчовых связана с генерацией акустического сигнала, то видоспецифические различия должны быть выявлены и у других близкородственных видов саранчовых.

Виды-двойники из другой группы саранчовых, *Ch. albomarginatus*, плохо различаются не только по морфологии, но и по призывным сигналам (сигналам, спонтанно издаваемым одиночным самцом). В то же время, эти виды хорошо различаются по сигналам ухаживания (издаваемых самцом непосредственно перед самкой), которые очень сложны по амплитудно-временной структуре и сопровождаются специфическими движениями частей тела. Проведённый нами генетический анализ сигналов ухаживания трёх видов-двойников, *Ch. albomarginatus*, *Ch. oschei* и *Ch. karelini*, показал, что для некоторых параметров сигнала ухаживания выявляется необычный характер наследования (Vedenina et al., 2007). Величина гибридного параметра оказывается либо достоверно выше, либо достоверно ниже, чем у обоих родителей («сверхдоминирование»), причём этот феномен наблюдается не только в F1, но и в F2. Такой характер наследования более всего соответствует III типу генетической архитектуры, подразумевающему участие дублированных локусов в наследовании признака. Из анализа наследования ухаживания в группе *Ch. albomarginatus* мы предположили, что гомологичные элементы песен родительских видов контролируются разными копиями дублированных генов. У гибридов обе родительские копии могут экспрессироваться, что приводит к эффекту сверхдоминирования признака. В результате появляются качественно новые признаки, которые отсутствуют в сигналах родительских видов.

Мы поставили задачу определения последовательностей транскриптов гомолога гена *fruitless* в группе *Ch. albomarginatus*. Из самцов двух видов, *Ch. albomarginatus* и *Ch. karelini*, была выделена тотальная РНК. Выделенную РНК использовали в качестве матрицы для синтеза кДНК. Целевые последовательности были получены методом ПЦР-амплифика-

ции фрагментов кДНК с использованием праймеров, описанных в статье Ustinova, Mayer (2006) с последующим клонированием и секвенированием полученных ПЦР-продуктов. На основании сравнения полученных последовательностей был проведён дизайн пар видоспецифических праймеров, которые использовались для определения последовательностей 5'-и 3'-концевых фрагментов мРНК гена *fruitless* каждого вида. Для этого мы использовали технологию RACE (набор для амплификации 5'- и 3'-концевых фрагментов целевых транскриптов RACE, Evrogen, согласно протоколу производителя).

В результате сравнения последовательностей транскриптов нами найдены фиксированные различия между последовательностями у двух видов. Таким образом, мы подтверждаем гипотезу о связи полиморфизма гена *fruitless* с различиями в акустических сигналах ухаживания. Тот факт, что этот ген представлен разными рабочими копиями у близкородственных видов, также хорошо согласуется с характером наследования акустических сигналов, подразумевающим участие дублированных локусов в наследовании признака. Такой тип наследования может способствовать быстрому видообразованию путем гибридизации, поскольку новые признаки, появляющиеся в сигналах гибридов, могут быстро подхватываться половым отбором.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант 13-04-00376.

ДИНАМИКА ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ У БАБОЧЕК ГОЛУБЯНОК РОДА *Agrodiaetus* (Lepidoptera: Lycaenidae)

Вершинина А. О., Лухтанов В. А.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: vershinina.alice@gmail.com

Многие группы живых организмов характеризуются стабильностью кариотипов, в частности, отсутствием или невысоким уровнем межвидовой изменчивости хромосомных чисел. Эта стабильность находится в хорошем соответствии с тем фактом, что возникающие *de novo*

крупные хромосомные перестройки (слияния и фрагментации хромосом), обычно элиминируются под действием естественного отбора (White, 1973; King, 1993).

В качестве примера такой консервативной в отношении хромосомных чисел группы можно привести насекомых — представителей отряда Lepidoptera. Кариотипы Lepidoptera обычно стабильны, одно и то же гаплоидное число хромосом ($n=31$) характеризует подавляющее большинство видов, родов и семейств этого отряда (Robinson, 1971).

В то же время в пределах почти каждой крупной группы животных и растений можно найти отдельные роды или группы близких видов, в которых хромосомные числа необычайно изменчивы. Высокое разнообразие наблюдается в некоторых родах насекомых: среди кокцид *Apiomorpha* (Hemiptera: Eriococcidae) (от $n=2$ до $n=96$) (Cook, 2003), бабочек белянок *Leptidea* (Lepidoptera: Pieridae, от $n=28$ до $n=53$) (Lukhtanov et al., 2011) и бабочек-голубянок рода *Agrodiaetus* (Lukhtanov et al., 2005). В пределах последнего рода сосредоточено удивительное разнообразие хромосомных чисел (от $n=10$ до $n=134$). Причём на видовом уровне хромосомный полиморфизм невысок, или вовсе не наблюдается. Основываясь на данных о кариотипе можно с точностью определить вид бабочки. Между числами хромосом не наблюдается плавного перехода, а метафазные пластинки занимают почти одинаковую площадь у много- и малохромосомных видов. Эти факты свидетельствуют в пользу теории о том, что происхождение этого разнообразия связано с множественными слияниями и фрагментациями хромосом и не является результатом полиплоидии (de Lesse 1960; Suomalainen, 1969; Robinson, 1971; White, 1973; Werner, 1975; Suomalainen et al., 1984; Lorković, 1990; Lukhtanov, 1991, Lukhtanov et al., 1999; Kandul et al., 2007).

До сих пор нет объяснения характера и причин появления в филогенезе такого разнообразия кариотипов. Вопрос об эволюции хромосомного аппарата голубянок является открытым. Динамика возникновения и накопления множественных хромосомных перестроек в ходе филогенеза, а также механизмы быстрой хромосомной эволюции изучены крайне слабо (см. King, 1993; Lukhtanov, 2011).

Характер динамики эволюции признаков обсуждается в свете исследований фенотипического разнообразия. Разрабатываются модели,

которыми можно описать, во-первых, процессы, происходящие при эволюции признаков и, во-вторых, характер этих процессов.

Важную роль в сравнительном анализе любых характеристик организмов играют следующие два факта.

1) Понять эволюцию признака и динамику его проявления в ходе филогенеза невозможно без исследования филогении организмов, носителей этого признака.

2) Виды связаны друг с другом генетическим и, следовательно, филогенетическим родством.

Наблюдаемые различия могут быть статистически зависимыми в силу происхождения исследуемых организмов от общего предка. Необходимо выявить филогенетический сигнал, то есть выяснить наличие и степень этой зависимости (Revell et al., 2008).

Концепция филогенетического сигнала послужила основой для обоснования моделей эволюции количественных признаков. Базовой и наиболее часто используемой является модель «броуновского движения» (Butler, King, 2004; Felsenstein, 1985, 1988, Harvey, Purvis 1991; Harvey, Rambaut 2000; Martins et al. 2002). Эта модель используется для описания эволюционной динамики признаков, развивающихся под действием какого-либо селективного фактора и суммы стохастических событий, влияющих на фенотип. Эволюционная траектория признака абсолютно случайна. Изменения состояния признака равновероятны. Однако, при определённых обстоятельствах, применение модели броуновского движения не оправдано. На признак может действовать стабилизирующий отбор и его наличие не всегда очевидно. Протестировать наличие стабилизирующего отбора позволяет модель Орнштейна—Уленбека, согласно которой существует некий оптимум состояний признака и скорость эволюции в сторону этого оптимума (Butler, King, 2004). Несколько исследований убедительно продемонстрировали, что зависимость признаков от филогении и эволюцию путём броуновского движения не следует принимать a priori (Freckleton et al., 2002; Blomberg et al., 2003; Freckleton, Harvey, 2006; Revell et al., 2008).

Методы молекулярного филогенетического анализа, а также данные сравнительной цитогенетики позволяют выдвигать гипотезы о темпе и характере эволюции хромосомных чисел. Методы сравнительной фило-

генетики позволяют эти гипотезы протестировать, принимая во внимание не только фенотипическое разнообразие, но и эволюционную историю организмов. Мы протестировали гипотезу о том, что хромосомные числа голубянок рода *Agrodiaetus* несут филогенетический сигнал, а также проверили, соответствует ли эволюционная динамика изменений хромосомных чисел модели броуновского движения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 11-04-00076, 11-04-00734, 12-04-00490), Программ РАН «Динамика и сохранение генофондов» и «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и Министерства образования и науки России (контракт № 16.518.11.7070).

РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ХРОМОСОМНОЙ ЛОКАЛИЗАЦИИ ПОВТОРЯЮЩИХСЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК У ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (Hymenoptera)

Гохман В. Е.

*Ботанический сад Московского государственного университета
Москва, Россия: vegokhman@hotmail.com*

Кузнецова В. Г., Анохин Б. А.

*Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург 199034, Россия: karyo@zin.ru*

Паразитические перепончатокрылые, или наездники, — одна из наиболее многочисленных, таксономически сложных и практически важных групп насекомых. К настоящему времени хромосомными исследованиями затронуто приблизительно 450 видов паразитических Hymenoptera, т.е. менее 0.1% от оцениваемого числа существующих видов (см. обзор: Gokhman, 2009). Тем не менее, полученные данные позволяют не только определить общие особенности структуры кариотипа, но и сделать некоторые выводы о локализации повторяющихся последовательностей ДНК на хромосомах наездников.

Поскольку гетерохроматин, в отличие от эухроматина, преимущественно содержит повторяющиеся последовательности ДНК, распределение гетерохроматина, выявляемое с помощью С-окраски хромосом, указывает на локализацию этих последовательностей в кариотипе. В частности, для паразитических Hymenoptera характерны умеренно развитые блоки прицентромерного гетерохроматина; возможно также присутствие небольших теломерных и интерстициальных блоков (Gokhman, 2009). Крупные блоки гетерохроматина встречаются нечасто, например, у *Dirophanes fulvitaris* из семейства Ichneumonidae. Кроме того, В-хромосомы таких видов как *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae) и *Aphidius ervi* (Braconidae) также, в основном, состоят из гетерохроматина (Reed, 1993; Gokhman, Westendorff, 2003). Показательно, что, по крайней мере, у *N. vitripennis* В-хромосома содержит три семейства специфических повторов (Eickbush et al., 1992). Наряду с этим, AgNOR-окраска позволяет определить хромосомную локализацию ядрышковых организаторов (NORs). Указанные районы (точнее, сайты рДНК), однако, более специфично выявляются при помощи метода гибридизации *in situ* (см. ниже).

Новые методы хромосомного исследования существенно углубили наши знания о локализации повторяющихся последовательностей ДНК у паразитических перепончатокрылых. Так, окраска хромосом с помощью флуорохромов, специфически окрашивающих участки, обогащённые АТ- (DAPI, Hoechst 33258) и GC- (хромомицин А3) парами оснований, позволяет выявить соответствующие хромосомные сегменты. Для паразитических Hymenoptera подобное исследование впервые было выполнено В. Е. Гохманом совместно с сотрудниками Института молекулярной биологии РАН (ИМБ РАН) О. В. Муравенко, А. В. Зелениным и Н. Л. Большевой на хальцидах семейства Eulophidae — *Entedon cioni* и *E. cionobius* (Bolsheva et al., 2012), а также на орехотворках *Leptopilina bouvardi*, *L. heterotoma*, *L. victoriae* и *Ganaspis xanthopoda* из семейства Figitidae (неопубликованные данные). Показано, что у паразитических перепончатокрылых кластеры, обогащённые GC-парами, обычно совпадают с NORs, тогда как ДНК с преобладанием АТ-пар равномерно распределена по длине хромосом, за исключением NORs.

Гибридизация ДНК *in situ*, прежде всего флуоресцентная (FISH), является высокоспецифичным способом определения хромосомной локализации повторяющихся последовательностей. На материале паразитиче-

ских перепончатокрылых этим методом выполнен ряд работ, демонстрирующих локализацию сайтов рДНК, а также некоторых специфических повторов, включая фрагменты генома симбиотического вируса (Belle et al., 2002; Van Vugt et al., 2005, 2009). Подобные исследования также проведены В. Е. Гохманом совместно с сотрудниками ИМБ РАН (см. выше) с пробой 45S рДНК на примере *E. cioni* и *E. cionobius* (Bolsheva et al., 2012), а также *L. heterotoma* (неопубликованные данные).

В последнее время нами начаты целенаправленные исследования по выявлению локализации сайтов рДНК на хромосомах наездников с использованием FISH с пробой 18S рДНК. Всего изучено шесть видов, представляющих разные таксоны наездников — ихневмоноид *Ichneumon amphibolus* (Ichneumonidae), орехотворка *Diplolepis rosae* (Cynipidae), а также хальциды *Eurytoma robusta*, *Eu. serratulae*, *Eu. compressa* (Eurytomidae) и *Torymus bedeguaris* (Torymidae). По литературным данным, в диплоидном кариотипе паразитических перепончатокрылых сайты рДНК часто присутствуют на гомологах единственной пары хромосом. Тем не менее, у хальцида *Trichogramma kaykai* (Trichogrammatidae) эти сайты выявлены на двух парах хромосом (Van Vugt et al., 2005, 2009). В целом, количество хромосомных пар, несущих сайты рДНК, по нашим данным, может варьировать от единицы до трёх у разных видов наездников.

Наряду с этим, нами был предпринят поиск специфических теломерных повторов (мотивов) на хромосомах паразитических Hymenoptera. Ранее считалось, что у всех перепончатокрылых присутствует повтор TTAGG, наиболее часто встречающийся у представителей других отрядов насекомых, (см. обзор: Frydrychová et al., 2004), хотя в этом отношении были исследованы исключительно жалящие Hymenoptera. С другой стороны, в результате секвенирования геномов трёх видов хальцид рода *Nasonia* (The *Nasonia* Genome..., 2010) показано, что у них отсутствует не только указанный мотив (TTAGG)_n, но и подобные последовательности. Нами также получены отрицательные результаты при использовании FISH с повтором TTAGG на хромосомах всех шести изученных видов паразитических перепончатокрылых (см. выше).

В настоящее время сравнительное исследование хромосомной локализации повторяющихся последовательностей ДНК наездников находится в самом начале, и по указанной причине многие эволюционные

аспекты этой проблемы остаются неясными. Тем не менее, очевидно, уже сейчас возможно сделать некоторые предварительные выводы. Прежде всего, локализация и степень развития гетерохроматиновых блоков может заметно варьировать у родственных видов, как, например, в пределах рода *Dirophanes* (Ichneumonidae), и при этом у *D. invisor* наблюдается популяционный полиморфизм по величине блоков гетерохроматина (Гохман, 1997). Местоположение NORs также может быть достаточно лабильным, и у близких форм хальцид рода *Encarsia* (Aphelinidae) с $2n = 10$ данные районы зачастую находятся на разных хромосомах (Giorgini, Baldanza, 2004). Тем не менее, согласно нашим данным, полученным методом FISH, локализация некоторых сайтов рДНК может оставаться неизменной у близких видов паразитических Hymenoptera с разными хромосомными числами. Теломерные повторы типа TTAGG, будучи унаследованными от предков перепончатокрылых, сохранились у жалящих Hymenoptera, однако, вероятно, были утрачены у наездников. Судя по последней детально разработанной филогении перепончатокрылых (Heraty et al., 2011), потеря мотива (TTAGG) $_n$ произошла у общего предка ветви, включающей Ichneumonoidea, Cynipoidea и Chalcidoidea, но этот вопрос пока далёк от окончательного разрешения.

ЭВОЛЮЦИЯ ХРОМОСОМНЫХ БЕЛКОВ, ФОРМИРУЮЩИХ УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЙ АППАРАТ МЕЙОЗА

Гришаева Т. М., Богданов Ю. Ф.

Институт общей генетики РАН
Москва, Россия: grishaeva@vigg.ru

В ходе становления и эволюции эукариот мейоз возник одновременно с митозом или вскоре после него (Egel, Penny 2008). Мейоз оказался оптимальным способом клеточного деления для возвращения одноклеточных организмов из диплоидного состояния, выгодного для вегетации, в гаплоидное, выгодное для споруляции — переживания клеток в неблагоприятной среде (голод, осушение и т.п.) (Sagan, Margulis, 1987). Важным приобретением, отличающим мейоз от митоза, стало формирование

временных хромосомных осей, состоящих из мейоз-специфичных белков. Эти оси обеспечили реорганизацию хромосомы в виде петель ДНК, прикреплённых точно к оси, и стали внутриядерным компартментом для локализации ферментов рекомбинации гомологичных хромосом. Промежуточные продукты рекомбинации (структуры Холлидея) оказались удобными для временного соединения гомологов и упорядочения их рекомбинации и сегрегации. У высших эукариот одиночные хромосомные оси, соединённые белковыми мостиками, преобразовались в парные структуры — синаптонемные комплексы (СК). СК ещё более успешно выполняют упомянутые функции хромосомных осей (Page, Howley, 2004; Богданов, 2008). Белки СК служат также маркерами для прослеживания связей между ветвями эволюционного древа.

Мы исследовали компьютерными методами более 11 млн белков из протеомов основных таксонов эукариот. Их сравнивали с белками СК семи модельных видов эукариот от дрожжей до мыши. Аминокислотные последовательности белков СК находили в базах данных NCBI и UniProtKB/TrEMBL. В качестве контроля использовали случайные аминокислотные последовательности, генерированные из аминокислотного состава оригинальных белков программой RandSeq. С помощью программы NCBI Protein BLAST вели поиск сходных последовательностей в протеомах всех основных групп эукариот. Таксоны, для которых в базе данных имелось малое количество белков, объединяли в группы. При анализе каждого белка СК у изучаемого биологического вида сравнивали показатели сходства (Score) этого белка и его «случайного» аналога с белками из протеомов изучаемой группы эукариот. В случае близких показателей сходства оригинального и «случайного» белков сравнивали средние значения их Score по 10 лучшим результатам поиска. Сравнение проводили с помощью t-теста Стьюдента. Значения Score зависят от длины молекулы, поэтому сравнивать эти показатели для белков разной величины не очень корректно. Однако сравнение их «по вертикали», то есть для разных групп эукариот, вполне уместно. Если показатели сходства низки, на уровне таковых для «случайных» последовательностей, то абсолютные значения Score не так важны.

В некоторых группах эукариот мы не выявили белков, сколь-нибудь сходных с известными белками СК за исключением белка FKBP6

(белок центрального пространства СК мышцы). Это водоросли, кроме бурых и зелёных, Rhizaria, Mxosporea, Mesozoa, Gnathostomulida, Bryozoa, Cycliophora, Myzostomida, Nemertea, Rotifera, Nematomorpha, Scalidophora, Acanthocephala, Entoprocta, Gastrotricha, Annelida, Tardigrada, Onychophora, Hyperotreti, Hyperoartia, Chondrichthyes. Этот результат может объясняться малым количеством аннотированных белков в базах данных.

Белок FKBP6 — фермент пептидил-пролил цис-транс изомеразы — имеет родственные белки почти во всех протеомах эукариот, а также у прокариот. Максимальные значения сходства колеблются от 49 у Annelida до 208 у Porifera и Placozoa и до 402 у позвоночных, исключая млекопитающих (при длине белка 327 а.к.).

Белки латеральных элементов СК, несущие домен NORMA, имеют сходные белки (с таким же доменом) в протеомах многих эукариот. Домен NORMA структурирует хромосомы и рекрутирует другие белки. Показатели Score для белка Hop1 *Saccharomyces cerevisiae* — от 50 у Microsporidia до 141 у Basidiomycota (исключая Ascomycota), для HIM-3 *Caenorhabditis elegans* — от 52 у Euglenozoa до 79 у Mammalia (исключая нематод), для ASY1 *Arabidopsis thaliana* — от 52 у Microsporidia до 278 у мхов (исключая высшие растения), для ASY2 — несколько меньше. Более интересны случаи сходства других белков ЛЭ СК с белками некоторых групп эукариот: SYCP3 и SC65 позвоночных имеют сходные белки в протеомах кишечнополостных, губок, пластинчатых, круглых червей, моллюсков, мандибулят и почти у всех вторичноротых (максимальные Score — 346 и 574 соответственно — у Saugropsida). У вторичноротых также имеются белки, сходные с SYCP2.

Белки поперечных фибрилл СК, обладающие сходной вторичной альфа-спиральной структурой (Zip1 *Saccharomyces cerevisiae*, C(3) G *Drosophila melanogaster*, SYP-1 *Caenorhabditis elegans*, ZYP1a и ZYP1b *Arabidopsis thaliana*, SYCP1 *Mus musculus* и *Danio rerio*), за пределами своих таксонов имеют очень небольшое, но достоверное сходство с белками эукариот разной степени организации, что, видимо, обусловлено особенностями именно альфа-спиральных участков белка. Другие белки центрального пространства СК также имеют родственные белки в других протеомах: SYCE2 мышцы — у кишечнополостных и ряда позвоночных (Score от 63 до 129), SYCE1, SYCE3 и TEX12 мышцы — только в пределах позвоночных.

Прослеживая родство белков СК по таксонам, мы нашли сходные белки у бурых и зелёных водорослей, споровиков, эвгленоидных и примитивных эукариот (Parabasalia, Fornicata, Heterolobosea). Заметное сходство с белками СК имеют белки мхов, губок, пластинчатых и кишечнополостных. У грибов и высших растений есть белки, сходные с белками СК дрожжей и арабидопсиса, а у части первичноротых и у вторичноротых — белки, родственные белкам СК нематоды, рыбы и мыши.

Результаты работы согласуются с представлением о том, что в разных ветвях эволюционного древа происходило рекрутирование разных белков из протеомов для построения структуры СК (Богданов, 2008). Морфологически сходные СК в разных царствах эукариот построены из негомологичных белков, имеющих, однако, одинаковую конформацию и способность к самосборке.

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ (*Martes zibellina*)

Каштанов С. Н., Мещерский И. Г., Лазебный О. Е., Свищева Г. Р.,
Пищулина С. Л., Симакин Л. В., Рожнов В. В.

Институт общей генетики РАН
Москва, Россия: snkashtanov@mail.ru

Ареал соболя (*Martes zibellina* L.) расположен на огромной территории от северных областей Приуралья до островов Тихого океана и занимает более 700 млн га. Соболю, населяющий эти регионы, различается по ряду количественных признаков и выделен в географические популяции. Наиболее крупные соболи обитают на западном и восточном краях ареала: Урал и полуостров Камчатка, а также север Красноярского края и юго-запад Алтая (Бакеев и др., 2003). Масса зверей из популяций юга Дальнего Востока примерно в два раза меньше, чем с полуострова Камчатка. Соболи Восточной Сибири по массе тела занимают промежуточное положение. Различаются популяции соболей и по окраске волосяного покрова, светлоокрашенные соболи распространены на Урале и в Западной Сибири. Забайкалье и юг Якутии — зона обитания тёмноокрашенного со-

боля (до 60 %). Правобережье реки Амур, горная система Сихотэ-Алинь населены светлоокрашенными соболями, особи с тёмным мехом здесь практически не встречаются.

Сравнительный анализ по признакам окраски волосяного покрова и массе тела географических популяций соболей, проведённый за последних 400 лет, показывает временную стабильность выраженности этих признаков в исследуемых популяциях (Сабанеев, 1875; Монахов и др. 1981).

Границы материковых популяций, влияние миграционных потоков и уровень генетической дифференциации популяций — вопросы, которые исследуются в настоящем сообщении. Несомненно, что генетическая структура современных популяций соболя сформировалась в результате целого ряда процессов, происходивших в различные исторические периоды. Во время коренных ландшафтных изменений на границе плейстоцена и голоцена соболь пережил ледниковые периоды в разных местах Европы, Сибири и Дальнего Востока. Наиболее вероятными автохтонными группировками можно считать североуральскую, алтайскую, ангарскую, камчатскую, охотскую и сихотэ-алинскую (Бакеев и др. 2003; Юргенсон, 1933). Предполагается, что именно в этих очагах сохранились популяции соболя, из которых и произошло, с наступлением более благоприятных климатических условий, расселение в границах современного ареала.

Другой важный фактор, определяющий границы популяций и уровень дифференциации, — это миграционные способности вида. История массовых миграций соболя зафиксирована в течение последних 120 лет. Результаты мечения соболей в Баргузинском заповеднике показывают, что соболь может перемещаться на расстояния до 300 км (Черников 1991). В прошлом веке с целью восстановления численности были проведены реинтродукции. В основном использовали восточносибирские популяции и в меньшей степени популяции бурейнского хребта и полуострова Камчатка. В результате искусственного расселения часть современных популяций соболя можно признать гибридными.

Нами исследовалось генетическое разнообразие популяций вида с помощью полиморфных локусов ядерного и митохондриального генома (D-петля). Из созданной коллекции были отобраны семь выборок: три из Центральной Сибири и выборки с Восточных Саян, Сихотэ-Алиня,

полуострова Камчатка и Урала. Исследования 10 микросателлитных локусов выявили высокое аллельное разнообразие в популяциях на краях ареала Северный Урал и Сихотэ-Алинь, что можно объяснить нахождением этих популяций в рефугиумах периода раннего плейстоцена, в которых сохранился генофонд вида. Позднее после изменения климата вид расселился в рамках современного ареала. Искусственное расселение из районов Восточной Сибири, проходившее в середине прошлого века, оказало значительно меньшее влияние на генофонд вида. По результатам микросателлитного анализа было выявлено высокое сходство соболей трёх центральносибирских популяций, что позволяет предполагать существование сложных миграционных процессов на огромных территориях. Аллельное разнообразие изолированная популяция полуострова Камчатка по большинству микросателлитных локусов два раза ниже, чем у материковых популяций.

Данные анализа митохондриального генома подтверждают полученные результаты, так выборка особей с Северного Урала отличается максимальной величиной индекса нуклеотидного разнообразия. Подавляющее большинство (93 %) встреченных на Урале особей являются носителями оригинальных, не отмеченных в других регионах, гаплотипов, второй центр разнообразия — сихотэ-алинский (78 %). В трёх центральносибирских популяциях и популяции Восточных Саян доля оригинальных гаплотипов значительно ниже, чем у краевых, уровень нуклеотидного разнообразия в подавляющем большинстве случаев достоверно не различается, за исключением выборки Восточных Саян. Объединение трёх центральносибирских выборок не приводит к увеличению доли оригинальных гаплотипов. По величине индекса F_{st} объединённая центральносибирская выборка достоверно отличается от дальневосточной, но её отличия от восточносибирской остаются недостоверными. Минимальное значение нуклеотидного разнообразия характеризует выборку полуострова Камчатка, выборка отличается и наибольшей степенью дистанционности от остальных — значения F_{st} критерия при сравнении этой группы с другими оказывается в несколько раз более высоким. Состав митохондриальных линий в Камчатской популяции соболя в значительной степени отличается от остальных исследованных регионов и может рассматриваться в качестве реликтового.

Таким образом, нами исследовалось генетическое разнообразие как важный показатель состояния генетических ресурсов вида, определяющий возможности его дальнейшей эволюции в меняющихся условиях среды.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ И АДАПТАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ КЛОНАЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Кутлунина Н. А., Князев М. С., Беляев А. Ю.

Уральский федеральный университет
Екатеринбург, Россия: natakutlunina@mail.ru

Наличие вегетативного размножения позволяет растениям быстро захватывать территории, не зависеть от наличия опылителей и условий для вызревания и прорастания семян. Структуры вегетативного размножения или пропагулы нередко содержат большой запас питательных веществ, чем семена. Особенно ощутимы преимущества вегетативного размножения в аркто-альпийских условиях и на границах ареалов видов. Наличие спорадического семенного размножения позволяет клональным видам поддерживать достаточно высокий уровень генетической изменчивости (Ellstrand, Roose, 1987). Моноклональные популяции нередко формируются у инвазионных видов, что связано с особенностями заноса вида. Это наблюдается у *Elodea canadensis* в Европе, у *Fallopia japonica* var. *japonica* на Британских о-вах и в Европе (Hollingsworth, Bailey, 2000), у *Eichornia crassipes* в Китае (Li et al., 2006). Нечётная полиплоидия, анеуплоидия, гибридизация и другие причины могут приводить к полной стерилизации и отсутствию семенного размножения в этом случае, вегетативное размножение остаётся единственным способом воспроизводства. Один из последних примеров — формирование «мегаклона» *Gagea spathacea* в Центральной Европе (Pfeiffer et al., 2012). Утрата способности к семенному размножению является серьёзной потерей для популяции. Основными последствиями этого явления являются: «Храповик Мёллера», процесс, при котором в бесполом популяциях накапливаются

мутации; правило «Красной Королевы», согласно которому, видам необходимы постоянные изменения, чтобы адаптироваться к меняющимся условиям среды и аккумуляция вирусов, так как при семенном размножении многие вирусы не передаются потомкам через гаметы (Briggs, 1997; Hollingsworth, Bailey, 2000). Известны примеры массовой гибели генетически идентичных особей или клонов. В Великобритании между 1970 и 1980 годами произошла массовая гибель английского вяза (*Ulmus procera* Salisb.) из-за «голландской болезни» (Gil et al., 2004). Стерильный гибрид *Primula* x *scapeosa* повсеместно вымер из-за вирусной инфекции (Briggs, 1997). В то же время существуют примеры длительного существования клонов: *Populus tremuloides* — около 1 млн лет (Mitton, Grant, 1996), *Armillaria bulbosa* — более 10000 лет (Smith et al., 1992). Несомненно, способность организмов избавляться от вредных мутаций и вирусов является важным свойством, но не совсем ясно, каков масштаб времени действия этого фактора. Возможно, в достаточно короткий временной отрезок способность клональных организмов быстро продуцировать потомков одного генотипа, превосходит преимущества семенного размножения (Hollingsworth, Bailey, 2000). Нельзя забывать и о том, что широко распространены обычно клоны, имеющие высокий уровень гетерозиготности и сохранённые отбором (Гребельный, 2008).

Для оценки эволюционного потенциала и адаптационных возможностей клональных растений, нами изучено 12 видов вегетативно подвижных растений из разных семейств. У большинства изученных нами видов выявлено сочетание вегетативного и семенного размножения и формирование поликлональных популяций. У нескольких видов нами выявлены моноклональные популяции, эти примеры рассмотрим более подробно.

Широкоареальные солодки *Glycyrrhiza glabra*, *G. korshin-skyi* и *G. uralensis* сходны по репродуктивным особенностям. Несмотря на диплоидность и наличие семенного размножения, в большинстве популяций, особенно в краевых частях ареалов, абсолютно преобладает вегетативное возобновление, приводящее к формированию обширных куртин-клонов. Изоферментный и ДНК – анализ, проведённый у представителей рода *Glycyrrhiza* в уральской части ареала и в ряде сопредельных регионов Северной Евразии свидетельствует о наличии межвидовой гибридизации и

широком расселении гибридных форм. Длительное сохранение гибридных форм-клонов солодки в природных популяциях, создаёт условия для появления новых уникальных гибридных комбинаций и естественного отбора адаптивных форм.

Триплоидный тюльпан приречный *Tulipa riparia* ($3n=36$) и диплоидный тюльпан Биберштейна *T. biebersteiniana* ($2n=24$) способны размножаться вегетативно, но у первого вида семенное размножение происходит лишь спорадически, а у второго — постоянно. Генетическая и пространственная структура этих видов тюльпанов зависит от условий произрастания: на открытых участках формируются поликлональные популяции, в условиях недостатка освещения — клоны разного размера. В таких условиях у *T. biebersteiniana* нередко происходит переход на триплоидный уровень.

Методами изоферментного и ДНК-анализа исследованы популяции гладиолуса тонкого *Gladiolus tenuis* от реки Ясачка Спасского р-на Республики Татарстан до Мугоджарских гор в Казахстане. Установлено, что все исследованные популяции состоят из одного генотипа, то есть, к востоку от Волги произрастает один гигантский стерильный клон. У растений из клона обнаружен триплоидный уровень ($3n=45$) К западу от Волги *G. tenuis* является тетраплоидом ($4n=60$), фертилен, размножается вегетативно и семенным путём. В одной из популяций в Оренбургской области в ISSR-профиле нами обнаружены уникальные бенды, свидетельствующие о наличии соматической мутации. Соматические мутации давно известны, как один из источников генетической изменчивости клональных видов (Klekowski, 1984). При секвенировании фрагментов ДНК клона *Gagea spathaceae* (Pfeiffer et al., 2012) в нескольких популяциях обнаружены единичные инсерции и замены.

Ещё один пример широкого расселения стерильного клона выявлен нами у сердечника трёхнадрезного *Cardamine trifida*. Этот вегетативно подвижный вид в Уральской части ареала является нечётным полиплоидом и характеризуется частичной или полной стерильностью популяций (Князев и др., 2010; Кутлунина и др., 2012). Естественная стерилизация популяций происходила неоднократно, о чём свидетельствуют широкий спектр нарушений и генетическая уникальность клонов. Исследование популяций по реке Белой показало, что на протяжении 110 км расселён

один клон. Причём этот клон освоил практически все местообитания, известные у этого вида на Урале.

Подведём итоги. Для большинства видов переход к клональности является способом компенсировать отсутствие семенного размножения в неблагоприятных условиях. Полной стерилизации не происходит даже у триплоидов (*T. riparia*) и при наличии совместимых клонов, возможно редкое семенное размножение и поддержание генотипического и генетического разнообразия.

Стерильные клоны могут существовать на больших территориях при отсутствии семенного размножения и генетической рекомбинации. Выживают и сохраняются отбором обычно только отдельные особи, наиболее приспособленные, имеющие высокий уровень гетерозиготности. Половое размножение может разрушить удачные комбинации, это одна из причин, обуславливающих тактические преимущества клонов. Преодолеть генетическое однообразие возможно в результате соматических мутаций. Однако такие мутации носят точечный характер и не могут оказать существенного влияния на уровень генетической изменчивости клональных видов.

Исследования поддержаны грантом № 13-04-01458-а и частично ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 ГК № 14.740.11.1032.

ОТ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО ПЕРЕНОСА ГЕНОВ К ПОЛОВОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ: ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ПОЯВЛЕНИЯ АМФИМИКСИСА У ДРЕВНЕЙШИХ ЭУКАРИОТ

Марков А. В.

Палеонтологический институт РАН
Москва, Россия: markov_a@inbox.ru

Для большинства эукариот характерен амфимиксис («половое размножение») — чередование сингамии и редукционного деления, сопровождающегося гомологичной рекомбинацией (кроссинговером).

Причины широкого распространения амфимиксиса являются предметом дискуссии. Математические модели показывают, что амфимиксис может повышать эффективность отбора, разобщая ассоциации между локусами и способствуя как накоплению полезных мутаций (Fisher, 1930; Muller, 1932), так и отбраковке вредных (Muller, 1964; Kondrashov, 1988). Экспериментально подтверждено адаптивное преимущество амфимиксиса при высоких темпах мутагенеза (Chao et al., 1997; Morran et al., 2009) в переменчивых и неблагоприятных условиях (Colegrave, 2002; Becks, Agrawal, 2010; Gray, Goddard, 2012), при необходимости вести эволюционную «гонку вооружений» с паразитами (Morran et al., 2009, 2011). Остаётся неясным, достаточны ли эти преимущества амфимиксиса для объяснения его распространённости и эволюционной устойчивости (Kondrashov, 1993; Otto, Lenormand, 2002).

Спорным является и вопрос о происхождении амфимиксиса. Обычно постулируется существование предковых апомиктических эукариот, которые затем постепенно приобрели амфимиксис (Margulis, Sagan, 1986; Kondrashov, 1994; Wilkins, Holliday, 2009). Однако генетические свидетельства наличия амфимиксиса (ныне или в прошлом) обнаружены во всех крупных кладах эукариот, включая таксоны, ранее считавшиеся первично-бесполыми, что позволяет предположить существование амфимиксиса уже у древнейших эукариот (Schurko et al., 2009). На такую возможность указывают древность молекулярных систем, необходимых для амфимиксиса, и их глубокая интегрированность в фундаментальную структуру эукариотической клетки (Марков, Куликов, 2005; Gross, Bhattacharya, 2010).

При помощи моделирования нами получены косвенные аргументы в пользу того, что появление амфимиксиса могло быть предпосылкой появления эукариот, и что амфимиксис мог развиваться из механизмов горизонтального переноса генов (ГПГ) под действием отбора на повышение интенсивности межорганизменной рекомбинации.

Разработана модель, имитирующая эволюцию популяции гаплоидных одноклеточных организмов, размножающихся делением. Популяция характеризуется численностью (N), размером функционально важной части генома (числом генов в геноме, G) и частотой мутирования в расчёте на ген за поколение (M). Дополнительные параметры позволяют регули-

ровать соотношение вредных и полезных мутаций, степень их влияния на «качество генов» (F), интенсивность отбора и характер зависимости приспособленности (вероятности выживания) от F . В модели имитируется один из типов прокариотического ГПГ — генетическая трансформация, сопровождающаяся гомологичной рекомбинацией. В каждом поколении каждый ген индивида с вероятностью T замещается гомологичным геном другой случайно выбранной особи.

В зависимости от параметров популяция «процветает» или «вырождается». В первом случае отбор эффективно отбраковывает вредные мутации и закрепляет полезные; средняя величина F не снижается. Во втором случае происходит рост мутационного груза, что проявляется в снижении F .

Моделирование показало, что рост генома снижает эффективность отбраковки вредных и накопления полезных мутаций. Для любой комбинации параметров (кроме случая полного отсутствия вредных мутаций) существует максимально допустимый размер генома G_{max} . Увеличение генома сверх этого предела обрекает популяцию на вырождение.

ГПГ способствует генетическому благополучию популяции (за исключением случая, когда величина M достаточно низка, чтобы вырождения не было даже без ГПГ, а полезных мутаций не бывает). Даже редкий, эпизодический ГПГ полезен для популяции, однако его позитивный эффект максимален при высокой интенсивности ($T > 0.2$), что не характерно для прокариот, но типично для эукариот с облигатным амфимиксисом. Интенсивный ГПГ позволяет организмам иметь значительно более крупные геномы, не подвергаясь риску вырождения. Позитивный эффект ГПГ усиливается с ростом N , тогда как без ГПГ численность слабо влияет на генетическое благополучие.

Моделирование показало, что росту интенсивности ГПГ в ходе эволюции прокариот препятствует «суицидальный эффект» генов — модификаторов ГПГ. Суть эффекта в том, что аллели, способствующие ГПГ, систематически уничтожаются, замещаясь аллелями, препятствующими ГПГ, тогда как обратного замещения не происходит. В результате аллели, препятствующие ГПГ, ведут себя как «эгоистичные гены», распространяясь в генофонде вопреки тому, что они снижают приспособленность индивидов и популяций. Выйти из этого эволюционного тупика можно

лишь путём перехода к полногеномной реципрокной рекомбинации, при которой все гены-участники сохраняют шанс перейти к потомкам. Тем самым устраняется «суицидальный эффект», что делает интенсивную межорганизменную рекомбинацию эволюционно стабильной.

Результаты согласуются с гипотезой о том, что переход к амфи-миксису мог быть итогом эволюции механизмов ГПГ в условиях, когда отбор благоприятствовал росту интенсивности межорганизменной рекомбинации. Такие условия могли сложиться в докембрийских микробных сообществах на ранних этапах эукариогенеза. Интенсивная рекомбинация могла быть необходима прото-эукариотам, во-первых, потому что симбиогенез привёл к увеличению генома, что снизило эффективность отбраковки вредных и накопления полезных мутаций. Во-вторых, рост концентрации кислорода и инвазия интронов группы II (мобильных элементов, предположительно попавших в ядерный геном из генома митохондриального симбионта) вели к ускорению мутагенеза, повышая риск вырождения. Интенсивная рекомбинация нейтрализовала эти негативные эффекты.

Вероятным промежуточным звеном на пути от ГПГ к амфи-миксису является реципрокная конъюгация с образованием цитоплазматических мостиков между клетками, передачей геномной ДНК и с возможностью каждой клетки быть как донором, так и реципиентом (Gross, Bhattacharya, 2010). Такая конъюгация описана у галофильных архей *Haloferax* (*Halobacterium*) *volcanii* (Rosenshine et al., 1989; Ortenberg et al., 1998).

РОЛЬ КРИТИЧЕСКИХ ПЕРИОДОВ И НЕСЕЛЕКТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ В ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ

Николенко А. Г., Салтыкова Е. С., Гайфуллина Л. Р.,
Соколянская М. П.

*Институт биохимии и генетики УНЦ РАН
Уфа, Россия: a-nikolenko@yandex.ru*

В 1897 году П. И. Броунов описал закономерность чередования периодов стойкости организма к внешним воздействиям и периодов повышенной чувствительности и назвал последние «критическими периодами». Согласно современным данным эмбриологии периоды ускоренного развития действительно совпадают с повышением чувствительности к благоприятным и неблагоприятным воздействиям (Балахонов, 1990). П. Г. Светлов предложил теорию квантованности онтогенеза, отнеся моменты критических периодов в развитии животных к сопряжению детерминации морфогенетических процессов и повышению чувствительности клеток к повреждающим агентам (Светлов, Корсакова, 1971; Светлов, 1978). Была продемонстрирована передача по наследству изменённых признаков, приобретённых яйцеклетками нагретых самок мышей.

Ещё больший интерес для изучения критических периодов представляют собой насекомые, особенно с полным циклом превращения: количество критических периодов в процессе онтогенеза существенно возрастает. В цикле работ В. А. Ратнера был проведён поиск связи между феноменом «критических периодов» и его молекулярно-генетической реализацией. Было показано, что сходство по признаку и по рисунку локализации мобильных генетических элементов (МГЭ) проявили линии, полученные принципиально разными путями: «селекционные» — путём длительного жёсткого отбора по фенотипу, «температурные» — путём разовой температурной обработки в чувствительные периоды развития (Ратнер, Васильева, 1993). И. Ю. Раушенбах обнаружила, что в результате селекции температурным фактором отбираются генотипы с наиболее жизнеспособными комплексами генов-модификаторов, контролирующих экспрессию ЮГ-эстераз в критические моменты развития дрозофилы (Раушенбах, 1997).

Нам показалось интересным исследовать роль критических периодов в функционировании иммунной системы насекомых. При этом, исходя из предварительных экспериментов, наиболее перспективными предполагались подпороговые (сублетальные) факторы среды. Важным условием эффективной адаптации в процессе индивидуального развития, когда значимость всех элементов иммунной системы резко возрастает, и при действии внешней среды происходит «запечатление оперативной памятью» (Корочкин, 2002) необходимых процессов, могут стать периоды повышенной чувствительности.

В первой серии наших экспериментов была показана возможность преадаптации отдельных особей насекомых с полной стадией превращения под воздействием патогена или биологически активного вещества. У насекомых сокращались сроки отдельных стадий онтогенеза, повышался репродуктивный потенциал. Таким образом, наблюдалась преадаптация (или иммунизация) насекомых к действию экстремальных факторов окружающей среды. Длительность сохранения иммунизации зависела от множества факторов. Дольше всего, часто в течение всей жизни, иммунная память (формирующие её реакции гуморальных и клеточных механизмов) сохранялась при воздействии фактора на организм насекомого в критические периоды его развития. Эти периоды приходятся на моменты частичной или полной перестройки организма в период, предшествующий процессам линьки личинки в куколку и куколки в имаго. При этом возрастала роль более специфичных защитных биохимических систем.

Во второй серии экспериментов на комнатной мухе мы наблюдали эффект наследственной передачи ряда адаптивных признаков. Наследовался повышенный уровень активности антиоксидантной системы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, дифенолоксидазы. Индуцированные в родительском поколении дополнительные молекулярные формы фенолоксидазы проявлялись в двух-пяти последующих поколениях без дополнительной стимуляции. Причём эти формы индуцировались у личинок родительского поколения в процессе иммунизации именно в критические периоды онтогенеза. Кроме того, в последующих поколениях сокращались сроки развития личинок и куколок комнатной мухи, повышалась выживаемость и вес куколок, что может свидетельствовать о накоплении пластического материала. Аналогичные результаты были получены в экспериментах с нелетальными дозами патогена.

Третья серия экспериментов была посвящена изучению эффектов адаптации на уровне популяции. Три линии комнатной мухи в течение трёх лет (25 поколений) на стадии личинки подвергались воздействию дозами битоксибациллина разной степени эффективности. При жёсткой селекции только СК50 существенного роста уровня резистентности не наблюдалось, вероятно, из-за отсутствия исходного материала для селекции. В двух других линиях одинаково высокий уровень резистентности к инсектициду сформировался как при воздействии сублетальных концентраций СК10, соответствующих смертности в контроле, так и при чередовании сублетальных и летальных концентраций.

Особенно интересно, что в процессе моделирования экспериментальной эволюции этих популяций мух выявлено формирование разных жизненных стратегий, отличающихся продолжительностью стадий онтогенеза, а также выживаемостью и плодовитостью имаго.

До последнего времени основное внимание уделялось изучению жёсткой селекции насекомых-вредителей. На наш взгляд, значительный пробел заключается в игнорировании эффекта низких доз инсектицидов, преобладающих в краевых зонах обработок. До сих пор считается, что малые дозы ксенобиотиков, в лучшем случае, не проявляют никакой активности в отношении насекомых, а применение любых инсектицидов строго укладывается в схему «доза-эффект» (Simon et al., 2009). Наши эксперименты показали, что эффект низких доз может повлиять на способы реализации адаптивного потенциала насекомых и обеспечить быстрое формирование резистентности к инсектициду помимо прямой селекции. Таким образом, проблема управления популяциями насекомых-вредителей требует знания их специфики, в том числе и закономерностей формирования защитных реакций.

Насекомые — самая крупная и успешная группа видов из всех ныне обитающих животных на Земле. Появление метаморфоза у насекомых в процессе прогрессивной эволюции расширило возможности их адаптации к окружающей среде. Мелкие ползающие, плавающие и летающие существа добились за миллионы лет удивительных успехов в освоении самых разных экологических ниш. Не исключено, что множество критических периодов онтогенеза стал одним из краеугольных камней расцвета этого таксона.

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БЫЧКОВЫХ РЫБ (Gobiidae, Pisces) ПОНТО-КАСПИЯ

Праздников Д. В.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: pdvfish3409@rambler.ru

Семейство бычковые (Gobiidae) включает около 1 900 видов, большинство из них обитает в морских и солоноватых водах тропиков и субтропиков. В бассейне Понто-Каспия — примерно 50 видов бычков, из которых кариологически изучено меньше половины.

Цитогенетические исследования бычковых рыб показали значительную хромосомную гетерогенность, прежде всего в подсемействе Gobiinae, где диплоидное число хромосом у разных видов варьирует от 29 до 52, а число хромосомных плеч от NF=38 до NF=96. Кариотипическое разнообразие частично связано с возникновением хромосомного полиморфизма, наблюдаемого у Понто-Каспийских видов бычков, что может быть обусловлено, помимо хромосомных перестроек, особенностями геологической истории данного региона (изоляции популяций и вторичные контакты между ними), а также дизъюнктным ареалом ряда видов (например, Каспийское — Чёрное море, Северо-Западная часть Чёрного моря — Азовское море). Наибольшее число видов, у которых обнаружен хромосомный полиморфизм, принадлежит к роду *Ponticola*. В результате кариологических исследований был выявлен хромосомный полиморфизм у 4 видов этого рода: *P. eurycephalus*, *P. gorlap*, *P. platyrostris* и *P. syrman*.

У *Ponticola eurycephalus* из северо-восточной части Чёрного моря обнаружен хромосомный полиморфизм по Робертсоновским транслокациям. Так, в изученной популяции число хромосом варьировало от $2n=32$ до $2n=35$ с постоянным числом хромосомных плеч (NF=46). Другой случай хромосомного полиморфизма, обусловленного перичентрическими инверсиями, выявлен нами у *Ponticola platyrostris* из Азовского моря (Таманский п-ов). Были найдены кариоморфы, состоящие из 46 акроцентрических хромосом, а также морфы, имеющие парные и непарные субтелоцентрические хромосомы. Изучение кариотипа *P. platyrostris* на

репрезентативной выборке позволило обнаружить хромосомную морфу, имеющую две негомологичные субтелоцентрические хромосомы, возникшие, вероятней всего, в результате двух перичентрических инверсий.

Наиболее сложный вариант хромосомной изменчивости наблюдается у *Ponticola gorlap*, для которого характерен полиморфизм одновременно по двум типам перестроек и межпопуляционная дифференциация кариотипов (Праздников и др., 2013). Общее число обнаруженных кариоморф по всем четырём изученным популяциям составило одиннадцать. Цитогенетические данные, полученные из разных популяций *P. gorlap*, показали особенности хромосомного полиморфизма в каждой из них. В популяциях из рек Большой и Малый Узень присутствуют, наряду с базовым кариотипом, состоящим из 46 акроцентрических хромосом, кариоморфы, состоящие из 45 и 44 хромосом с различной морфологией, возникшие в результате разных хромосомных мутаций. Особенностью этих популяций является наличие хромосомной морфы с $2n=44$, которая несёт в себе две различные Робертсоновские транслокации, приведшие к появлению непарных мета- и субметацентрических хромосом.

Наибольший уровень хромосомного полиморфизма у *P. gorlap* наблюдается в популяции из Волги (район Чебоксарского водохранилища), состоящей из восьми кариоморф. Число хромосом ($2n$) в этой популяции варьирует от 43 до 46, для неё характерно отсутствие базового кариотипа, а каждая кариоморфа несёт в себе инвертированные участки хромосом. Особенностью популяции из Чебоксарского водохранилища является наличие большого числа гетерозигот по Робертсоновской транслокации, а также хромосомной морфы, состоящей из 43 хромосом и являющейся гетерозиготой по инверсии и транслокации ($3m+3st+37a$). Если в целом оценивать хромосомную изменчивость по всем изученным популяциям *P. gorlap*, то можно предположить, что она обусловлена шестью хромосомными перестройками (тремя Робертсоновскими транслокациями и тремя перичентрическими инверсиями).

В результате кариологических исследований был обнаружен хромосомный полиморфизм по Робертсоновским транслокациям и межпопуляционная изменчивость у *Ponticola syrman*. Для этого вида характерен дизъюнктивный ареал, поэтому вероятно, что межпопуляционная дифференциация кариотипа связана с таксономической неоднородностью *P. syrman*.

Помимо выше рассмотренных видов из рода *Ponticola*, хромосомный полиморфизм, обусловленный двумя хромосомными мутациями (центрическими слияниями и инверсиями), был обнаружен у кавказских речных бычков *P. constructor* и *P. syrius* (Васильева, Васильев, 1994).

Предковым кариотипом для Понто-Каспийских бычков считается кариотип, содержащий 46 акроцентрических хромосом ($2n=46a$) (Васильев, Григорян, 1993). В настоящее время такое строение кариотипа характерно для ряда видов: *Neogobius fluviatilis*, *N. melanostomus*, *Proterorhinus marmoratus* и других. Основным направлением эволюционного преобразования кариотипов бычковых рыб Понто-Каспийского бассейна является изменение числа хромосом в сторону уменьшения, главным образом, за счёт Робертсоновских транслокаций. Такое направление кариотипической специализации хорошо прослеживается на примере *Ponticola gorlap*, у которого сохранился недифференцированный и неспециализированный кариотип из 46 акроцентрических хромосом, от него путём перестроек формируются более сложные (специализированные) по структуре кариотипы. К наиболее кариологически продвинутому можно отнести кариотип *Ponticola kessleri*, который содержит минимальное число хромосом $2n=29$, 30 ; $NF=46$ (нечётное число хромосом связано с Y-аутосомной транслокацией).

Необходимо отметить, что направление кариотипической эволюции Понто-Каспийских видов бычков отличается от направления видов из северной части Тихоокеанского бассейна. Основным направлением преобразования кариотипов большинства тихоокеанских бычков является изменение морфологии хромосом без изменения их числа, в основном за счёт перичентрических инверсий.

Автор глубоко благодарен д. б. н. В. П. Васильеву за помощь в проведении цитогенетических исследований.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФЕНОМЕНЫ ОТДАЛЁННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Слынько Ю. В., Волков Р. А.

Институт биологии внутренних вод РАН
Борок (Ярославская обл.), Россия: syv@ibiw.yaroslavl.ru

Подавляющее большинство исследований отдалённой гибридизации направлены на обнаружение эффектов интрогрессии генов, эколого-генетических последствий инкорпораций, а также поиск универсальных маркеров для идентификации гибридов (Maug, 1965; Vrijenhoek, 1972; Грант, 1984; Verspoor, Hammar, 1991; Камптон, 1991; Wyatt et al., 2006; Hayden, 2010). Вместе с тем, ключевой проблемой в понимании эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации является проблема эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов. Сочетание у отдалённых гибридов разнородных геномов может сообщать эволюции последнего дополнительную направленность, что позволяет рассматривать гибридов в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие (Нейфах, Тимофеева, 1977; Корочкин, 1983). Семейство карповых (Cyprinidae) наиболее объёмно по числу видов (2100) и по числу случаев естественной гибридизации (162) (Schwartz, 1981; Слынько, 2000). Изучение данной проблемы проводилось на гибридах плотвы (*Rutilus rutilus*) и леща (*Abramis brama*), гибридизация между которыми относится к категории «b» «от случая к случаю» по классификации Э. Майра (Maug, 1965), когда гибриды первого поколения фертильны и способны к скрещиванию с родительскими видами. Численность гибридов в отдельных популяциях может достигать 36–71 % (Fahy et al., 1988). Межвидовая гибридизация «от случая к случаю» рассматривается как особый тип размножения, сочетающий основные признаки полового процесса (синкария, редукционное деление) и апомиксиса (бесполое размножение, полногеномное наследование) (Яковлев и др., 2000). При этом апомиксис облегчает освоение новых территорий, обеспечивает двукратное преимущество в темпах воспроизводства по сравнению с бисексуальными популяциями, позволяет тиражировать в ряду поколений

одни и те же высокоприспособленные генотипы, без снижения гетерозиготности (Vrijenhoek et al., 1977). Предполагается, что успешность гибридизации обеспечивается путём формирования генетической программы системного ответа в ответ на структурные преобразования генома (Левонтин, 1978; Чадов, 1981). Наиболее эффективно коадаптация негомологичных геномов может обеспечиваться премейотической сегрегацией родительских геномов, более того упорядочение и пространственное разобщение гаплоидных геномов после сингамии позволяет преодолеть даже значительные различия в последовательностях ДНК (Беннет, 1986; Яковлев и др., 2000). В результате работ Вилсона по гибридизации с данными «протеиновой таксономии» и Медникова по таксопринтам был сделан вывод, что важнейший молекулярный барьер, препятствующий межвидовой гибридизации, заключается в различии регуляторных систем родительских геномов (Wilson et al., 1974; Шварц, 1980; Владычская, Кедрова, 1982), поэтому именно эти системы подвержены изменениям, когда такое скрещивание произошло. Вместе с тем исследований, затрагивающих вопросы взаимодействия отдельных фрагментов ДНК при гибридизации у рыб, сравнительно немного (Avisé et al., 1987; Pitts et al., 1997; Alves et al., 1998; Хрисанфова и др., 2004; Wyatt et al., 2006; Луданный и др., 2007; Челомина и др., 2008; Hayden et al., 2010; Hayden et al., 2011). Функциональное взаимодействие родительских субгеномов, особенно таких, как рибосомный кластер ДНК, играющего ключевую роль в процессах сплайсинга и транскрипции, у гибридов всё ещё остаётся недостаточно изученным. Доказано, что следствием этого взаимодействия являются многочисленные эпигенетические явления, такие как изменения в модификации гистонов и ДНК, дифференциальная экспрессия многих генов, активация транспозонов, амплификация или делеция определённых участков генома (Song et al. 1995, Lee and Chen 2001, Adams and Wendel 2004). Широко известным эпигенетическим феноменом, связанным с отдалённой гибридизацией есть явление ядрышкового доминирования (Navashin 1927). По современным данным ядрышко представляет собой область генома, где находятся повторяющиеся участки 45S рДНК, каждый из которых состоит из районов, кодирующих 18S, 5.8S и 25S рРНК, а также с спейсерных участков (Volkov et al. 2004). Отдельные повторяющиеся участки 45S рДНК, как правило, почти идентичны в пределах генома, что

связано с согласованным (концертным) характером их эволюции. Показано, что на молекулярном уровне ядрышковое доминирование представляет собой дифференциальную инактивацию (silencing) в геноме гибрида 45S рДНК одного из родителей (Reeder 1985, Pikaard 2000). В результате исследования молекулярных механизмов межвидовой гибридизации и полиплоидии у покрытосеменных растений было впервые доказано, что при аллополиплоидизации у растений участки 45S рДНК одного из родителей могут подвергаться выборочной элиминации, реорганизации и замещения на 45S рДНК другого родителя (межлокусная конверсия) (Volkov et al. 1999; Volkov et al. 2007). Позднее было показано, что дифференциальная экспрессия родительских на 45S рДНК у отдалённых гибридов может характеризоваться особенностями строения межгенного спейсера, в частности, количеством субповторов ниже сайта инициации транскрипции (Komarova et al. 2004). Кроме того, было установлено, что в противоположность 45S рДНК наследование 5S рДНК у гибридов растений имеет аддитивный характер (Hemleben et al. 1998; Volkov et al. 2001).

При изучении гибридов карповых рыб было известно, что данные гибриды леща и плотвы в первом поколении являются диплоидами и имеют полные гаплоидные наборы хромосом каждого из родителей. Симметричный характер гибридов был также подтверждён при изучении характера наследования нескольких белковых маркеров (Яковлев и др. 2000). Проведены тщательные исследования по морфологической и генетической изменчивости гибридов первого и последующих поколений (Yakovlev, Slynko, 1997; Слынько, 2000; Хрисанфова и др., 2004) и особенностям раннего развития (Слынько, Слынько, 2010). Обнаружен эффект сегрегации родительских геномов при гаметогенезе гибридов первого поколения и сформулирована гипотеза об особом типе размножения гибридов позвоночных животных — бисексуальный апомиксис (Яковлев, Слынько, 1998; Яковлев и др., 2000). На примере гибридов рыб впервые для позвоночных животных был обнаружен феномен элиминации одного из родительских фрагментов ITS1 рибосомного кластера уже в первом поколении гибридов. Примерно у половины гибридов первого поколения (F1) Лещ-Плотва наблюдается утрата фрагмента ITS1 одного из родительских видов. При этом элиминация ITS1 отцовского вида наблюдается в несколько раз чаще, чем материнского (Slynko and Stolbunova 2010). Впервые

разработана и проведена схема скрещиваний, позволяющая интрогрессировать мтДНК одного вида в геном другого вида в условиях эксперимента. В отличие от растений, у рыб различные варианты 45S рДНК могут длительно сосуществовать в геномах полиплоидных форм, не подвергаясь гомогенизации (Krieger and Fuerst 2002). Кроме того, было показано, что у межвидовых гибридов рыб разного уровня плоидности могут элиминироваться видоспецифичные варианты 5S рДНК одного из родителей и возникать новые варианты (Qin et al. 2010; He et al. 2012). В этом смысле рыбы, по-видимому, также отличаются от покрытосеменных растений, для которых характерно аддитивное наследование родительских вариантов 5S рДНК. До сих пор остаётся неясным, какой механизм отвечает за утрату фрагментов одного из родительских рДНК при гибридизации. Мы допускаем следующие возможности:

- 1 — в генах рДНК происходят локальные перестройки, которые нарушают посадку праймера на ДНК-мишень;
- 2 — происходит полная элиминация всего кластера 45S рДНК одного из родительских видов или его полная замена на 45S рДНК другого родителя (межлокусная конверсия);
- 3 — утрачивается вся хромосома одного из родителей, которая несет 45S рДНК.

МУТАЦИИ, ЗАТРАГИВАЮЩИЕ ОКРАСКУ, КАК ВОЗМОЖНЫЕ ЭНХАНСЕРЫ ПРОЦЕССА ДОМСТИКАЦИИ. АМЕРИКАНСКАЯ НОРКА (*Neovison vison*) И СОБОЛЬ (*Martes zibellina*) КАК МОДЕЛЬ

Трапезов О. В., Трапезова Л. И.

*Институт цитологии и генетики СО РАН,
Новосибирск, Россия: trapezov@bionet.nsc.ru*

Чарльз Дарвин и последующие исследователи процесса доместикиции, исследуя палеонтологические и культурно-исторические материалы, проводя сравнение домашних животных с ныне живущими в приро-

де их дикими сородичами, указывали, что одомашнивание это не только разведение животных в неволе. Помимо целенаправленной работы и бессознательного отбора животных, оно часто сопровождается увеличением показателей размножения, изменением пропорций органов и частей тела, у домашних животных появляются сложные формы поведения [Дарвин, 1951; Богданов, 1937; Боголюбский, 1940; Кисловский, 1940; Hale, 1969; Price, 1984; Zeder, 2006].

В ходе многолетнего эксперимента по воспроизводству процесса доместикиции на модельном объекте из семейства *Canidae* – серебристо-чёрной лисице *Vulpes vulpes*, академиком Д. К. Беляевым было сформировано положение о дестабилизирующем отборе [Belyaev, 1969, 1970, 1972, 1979, Belyaev 1979]. Автор показал, что необходимой предпосылкой для успешного процесса доместикиции пушных зверей является существование полиморфизма в проявлении оборонительной реакции на человека в исходной популяции животных [Trut, 1999].

С целью верификации универсальности положений дестабилизирующего отбора был организован доместикационный эксперимент на представителях другого семейства. В задачу работы входило изучение влияния мутаций, затрагивающих окраску меха на проявление оборонительной реакции на человека в промышленных популяциях у двух видов из семейства *Mustelidae*: американской норки (*Neovison vison*) и соболя (*Martes zibellina*).

В исследование были взяты норки *стандартной* тёмно-коричневой окраски (генетический символ – +/+) и норки окраски *сапфир* (генетический символ – *a/a p/p*). Норка окраски *сапфир* имеет также другие названия: *алеутская серебристая*, *королевский сапфир*. Комбинативный тип сапфировой окраски обусловлен следствием того, что мутантные гены алеутской (*a/a*) и *серебристо-голубой* (*p/p*) окрасок меха взаимодействуют аддитивно и у двойных гомозигот (*a/a p/p*) возникает новый тип пигментации меха сапфировой окраски [Ness et al., 1988].

В исследование были взяты соболя *стандартной* тёмно-коричневой окраски, а также животные с абберрантной окраской — *обширной белой пятнистостью* на лапах, кончике хвоста, мордочке и туловище. Размер и цвет пятен сильно варьируется: окраска пятен может быть не только белой, но и жёлтой различной интенсивности. У пятнистых соболей глаза часто

бывают синими или голубыми, а нос частично или полностью депигментирован. Предварительные исследования наследования белой пятнистости показали, что этот признак обусловлен полудоминантным геном с рецессивным летальным эффектом. В гетерозиготном состоянии он вызывает развитие белой пятнистости, а в гомозиготном — белой окраски волосяного покрова. Гомозиготные формы гибнут на пренатальной или постнатальной стадии развития. Отмечался лишь единичный случай рождения белого соболя, дожившего до 45-дневного возраста [Колдаева, 2004].

Как показали исследования большинство зверей в фермерских популяциях, как норок, так и соболей, в соответствии с принятой методикой тестирования (“*hand catch test*”), характеризуются трусливым поведением. Доля животных с максимальным проявлением агрессивного поведения и доля зверей с максимальной экспрессивностью доместикационного поведения встречается в одинаковой степени редко, в пределах: 0,02–0,3 %.

В группе ручных зверей, как по соболям, так и по норкам, доля цветных мутантных особей в два раза превышает долю животных со стандартной окраской меха ($p < 0,01$; $p < 0,001$ соответственно).

В группе зверей с агрессивной реакцией на человека этот разрыв между долями цветных и стандартных животных не столь значительный. Среди трусливых зверей соотношение между цветными и стандартными особями носит промежуточный характер.

Из результатов оценки поведения в баллах, средний балл реакции на человека по всему массиву исследованных американских норок, как у *стандартных*, так и у дирецессивных *сапфировых* (*a/a p/p*), незначительно смещён в сторону агрессивности.

У соболей, как у *стандартных* по окраске, так и у *пятнистых*, картина симметрично противоположная — средний балл смещён в сторону ручного поведения. Причём эффект смещения в ручном направлении особенно сильно проявляется у соболей с абберрантной пятнистой окраской. Этот результат достигается за счёт того, что доля зверей в группе с ручным поведением, как по *сапфировым* норкам, так и по пятнистым соболям двукратно превышает долю зверей со стандартной окраской меха. Количество агрессивных животных в выборке пятнистых соболей вообще представлено единичными особями.

В группе агрессивных норок *сапфировые* животные по экспрессивности проявления агрессивной реакции на человека не отличаются от животных *стандартной* окраски ($-1,64 \pm 0,01$ и $-1,63 \pm 0,02$ балла соответственно) ($p > 0,01$).

В группе норок с положительной реакцией на человека эффект усиливающего влияния на экспрессивность ручного поведения дирецессивной *сапфировой* окраски очевиден: если по стандартным нормкам средний поведенческий балл составил $+1,69 \pm 0,06$, то по нормкам окраски *сапфир*, он равен $+2,00 \pm 0,04$ ($p < 0,001$). По соболям регистрируется тот же эффект: абберрантные по окраске *пятнистые* животные достоверно более ручные, чем звери *стандартной* окраски ($+2,23 \pm 0,12$ и $+1,56 \pm 0,01$ соответственно) ($p < 0,001$).

Кроме того, мутации, затрагивающие окраску меха, как у соболей, так и у норок проявляют своё действие в качестве модуляторов изменчивости оборонительной реакции на человека — дисперсия этого признака у цветных особей резко возрастает: σ^2 у *сапфировых* норок в два с лишним раза выше чем у *стандартных* (0,32 и 0,76 соответственно). Тот же эффект обнаруживается и у соболей: σ^2 у *пятнистых* животных в три раза выше, чем у *стандартных* (0,63 и 1,96 соответственно).

Одним из главных условий стихийной доместикации норок и соболей при их промышленном разведении явилась система их содержания в клетках, когда зверь находится от человека на расстоянии длины человеческой руки, что, несомненно, сопровождается отбором менее стрессируемых к присутствию человека особей. Поэтому на зверофермах постоянно возрастает количество стрессоустойчивых к антропогенной обстановке зверей, увеличивается доля животных легко дающихся в руки при зоотехнических мероприятиях, пересадках, бонитировке, вакцинациях. Этот процесс представляет собой движущий отбор на доместикационное поведение, и он, несомненно, возможен благодаря наличию полиморфизма в экспрессии оборонительных реакций на человека в промышленных фермерских популяциях, как норок, так и соболей, что и показывают представленные экспериментальные данные.

При этом выявлен плейотропный эффект влияния мутаций, затрагивающих окраску меха на пенетрантность и экспрессивность доместикационного поведения: у животных с абберрантной окраской волося-

ного покрова — и у сапфировых норок, и у пятнистых соболей — доля зверей с доместикационным поведением достоверно выше, а экспрессия самого доместикационного поведения выражена достоверно сильнее.

На подобные эффекты aberrаций окраски меха обращал внимание К.Э. Келер, который предлагал рассматривать в процессе одомашнивания эффекты, как он называл, «генов доместикации» у отдельных особей в фермерских популяциях лисиц и норок [Keeler, 1947]. Но это были всего лишь ссылки на наблюдения специалистов по разведению этих видов пушных зверей на специализированных зверофермах, не подкреплённые статистическими данными.

Возникает закономерный вопрос: почему aberrации окраски меха так сильно затрагивают поведение животных? В специальных опытах по изучению содержания моноаминов в головном мозге у норок, различающихся по реакции на человека, выделенных из обычной фермерской популяции, никогда ранее не подвергавшейся специальной селекции по поведению по отношению к человеку, было показано, что у норок с недоместикационным (агрессивным и трусливым поведением) обнаружен сниженный уровень серотонина в гипоталамусе и полосатом теле, а в последней структуре это сочетается и со сниженным содержанием метаболита серотонина — 5-оксииндолуксусной кислоты [Никулина и др., 1985].

Во многих исследованиях показано ингибирующее влияние серотонинэргической системы на проявление внутривидовой и хищнической агрессии [Попова и др., 1978; Eichelman et al., 1981; Pusilowski et al., 1983]. Было также обнаружено, что у доместичированных животных (крысы-пасюки) содержание серотонина выше [Никулина и др., 1985]. Однако такие изменения были обнаружены через 20 поколений селекции, тогда как у норок аналогичное явление наблюдалось среди зверей, никогда ранее не подвергавшихся специальной селекции на доместикационное поведение, но, тем не менее, проявлявших разную реакцию на человека. Эта неоднородность по активности моноаминергических систем мозга соответствует полиморфизму реакции на человека: норки с отрицательной реакцией на человека имеют пониженный уровень серотонина в гипоталамусе и полосатом теле.

Экспериментальные данные показали, что гены, затрагивающие окраску меха, также влияют на обмен нейротрансмиттеров различных отделов мозга [Попова и др., 1994; Войтенко и др., 2001].

Были выявлены изменения в метаболизме в мозге медиатора серотонина у норок сапфировой окраски (*a/a p/p*). Плейотропный эффект локусов *a/a* и *p/p* проявляется в изменении активности основных ферментов метаболизма серотонина — ключевого фермента биосинтеза триптофангидроксилазы и фермента катаболизма — МАО А. Серотонин является филогенетически древним медиатором мозга с чрезвычайно широким спектром действия, поэтому изменения в метаболизме серотонина в мозге могут, по-видимому, объяснить некоторые физиологические особенности мутантных животных. Обнаруженные изменения в метаболизме серотонина у норок сапфир (*a/a p/p*) дают основание связать более низкую агрессивность этих норок по отношению к человеку с повышенным синтезом серотонина в мозге.

В отношении aberrантных окрасочных форм у соболей отсутствуют экспериментальные данные о метаболизме серотонина и можно допустить действие подобного, как и у цветных норок, механизма, модулирующего обмен нейротрансмиттеров различных отделов мозга, и влияющего тем самым на поведенческий полиморфизм в промышленных популяциях этих животных.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ, ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ, ФИЛОГЕНИИ И ФИЛОГЕОГРАФИИ ЦОКОРОВ (*Rodentia, Spalacidae*) ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Цвирка М. В., Павленко М. В., Кораблев В. П.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
Владивосток, Россия: tsvirkamv@yandex.ru

Цокоры являются узкоспециализированной, приспособленной к подземному образу жизни, эндемичной группой грызунов Восточной Азии. Систематическое положение группы спорно — от ранга самостоятельного подотряда грызунов или особого семейства среди мышеобразных, до подсемейства в семействе хомяковых (Гамбарян, 1982; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1995). Согласно недавним исследованиям

на основе молекулярно-генетических маркеров современных цокоров рассматривают в составе семейства слепышовых Spalacidae как подсемейство Myospalacinae (Jansa, Weksler, 2004; Norris et al., 2004), представленное одним *Myospalax*, либо двумя *Myospalax* и *Eospalax* родами, сохранившимися только в Восточной Азии. По мнению разных систематиков, группа современных цокоров включает не более 7–10 видов (Wilson, Reader, 2005).

В середине 2000-х годов появились первые работы с использованием методов молекулярной генетики для анализа изменчивости, дифференциации, филогении и филогеографии цокоров. Можно выделить три основных направления этих исследований.

1. Таксономическое положение группы в целом. Построенная на основе анализа ядерного генома (IRBP гена) филогения мышеобразных выявила родство Spalacinae, Myospalacinae и Rhizomyiinae и базальное положение этой группы подземных роющих грызунов среди мышеобразных (Jansa, Weksler, 2004). На основе анализа маркеров митохондриального генома — 12S rRNA и цитохрома b, также показано, что цокоры составляют сестринскую группу по отношению к подсемействам Spalacinae и Rhizomyiinae и вместе с ними относятся к базальной группе в надсемействе Muroidea (Norris et al., 2004). Близкие выводы сделаны и по другим молекулярным маркерам, в том числе ядерным (Gogolevskaya et al., 2010; Тарасов и др., 2011).

2. Систематика внутри группы. По генам митохондриального генома (12S rRNA и цитохром b) реконструирована схема филогенетических взаимоотношений для нескольких видов цокоров Китая (Zhou, Zhou, 2008). Показано, что 7 исследованных видов формируют две группы, соответствующие морфологическому делению на подроды *Myospalax* и *Eospalax*. Уровень дифференциации между ними, по мнению авторов, достаточно высок, чтобы служить молекулярно-генетическим обоснованием родового ранга для *Eospalax*.

3. Внутривидовая изменчивость и филогеография. На основе исследования изменчивости гена цитохрома b показано существование филогенетической неоднородности и существенной популяционной структурированности у цокоров *Myospalax bailey* Цинхай-Тибетского нагорья (Tang et al, 2010). Предполагается, что новейшие тектонические процессы и оледенения в четвертичный период неоднократно способствовали

аллопатрической дивергенции популяций этого вида, и что сформировавшиеся географические группировки (региональные клады) в позднечетвертичное время сохранялись и эволюционировали в высокогорьях, а не мигрировали с более низких высот во время соответствующих фаз ледникового периода (Tang et. al, 2011). Появились исследования, которые можно отнести к экологической и популяционной генетике. Так, изучены параметры изменчивости митохондриального генома (цитохрома b) в трёх аллопатрических популяциях *Eospalax cansus*, обитающих в разных условиях внешней среды. Показано проявление очищающего отбора в популяции, обитающей в наиболее пессимальных условиях. (Zhang, Lin, 2013) Предпринимаются попытки сравнительного анализа популяционной динамики в прошлом у близких видов цокоров в связи с изменениями климата в позднечетвертичное время (Tang et al. 2013).

На фоне бурно развивающейся ветви молекулярной филогении и филогеографии позвоночных животных востока Азии, эти исследования пока немногочисленны и касаются в основном юго-западной группы видов, ареалы которых лежат целиком в пределах Китая. Виды цокоров из Северо-Восточного Китая практически не изучены. Проводимые нами исследования частично восполняют этот пробел и посвящены анализу дифференциации и филогении цокоров востока России молекулярно-генетическими методами. В качестве маркеров использовались RAPD-фрагменты ядерной ДНК и участок C-региона митохондриальной ДНК, характеризующиеся значительной изменчивостью и пригодные для решения вопросов генетической дифференциации на популяционном, внутривидовом и межвидовом уровнях.

В пределах территории России на основании количественных признаков (частотам RAPD-фрагментов, специфичным маркерам, гаплотипическому и нуклеотидному разнообразию, основным показателям генетической дифференциации — генетическим дистанциям, подразделённости популяций, точному тесту на дифференциацию и другим) нами установлено наличие пяти групп цокоров, которые, как было показано ранее, также различаются по структуре кариотипа, аллозимным и морфологическим характеристикам. Это *M. myospalax* (2n=44, NF=80-84), забайкальская (2n=64, NF=108-110) и приморская (2n=64 NF=110-112) формы *M. psilurus*, *M. aspalax* (2n=62 NF=114-116) и *M. armandii* (2n=62 NF=98-

100), который недавно выявлен в фауне России. По уровню генетической дифференциации в подсемействе *Myospalacinae* выделяются 4 дискретные группы (в квадратных скобках указаны значения генетических дистанций по RAPD и С-региону D петли, соответственно):

1) близкие виды и формы — две периферические (забайкальская и приморская) формы маньчжурского цокора *M. psilurus* между собой и парапатричные *M. aspalax* – *M. armandii* между собой [D=0.08 и 0.062-0.063];

2) неблизкие виды=формы, географически удалённые друг от друга *M. psilurus* из Приморья с *M. aspalax* и *M. armandii* [D=0.14 и 0.076-0.084];

3) неблизкие парапатрические виды=формы – *M. psilurus* из Забайкалья с *M. aspalax* и *M. armandii* [D=0.12 и 0.104-0.108];

4) виды, географически изолированные друг от друга — *M. tyospalax* с каждой из исследованных форм=видов [D=0.15-0.19 и 0.159-0.190].

Полученные данные предполагают видовую самостоятельность двух форм маньчжурского цокора из периферических популяций — *M. psilurus* (Приморье) и *M. epsilonus* (Забайкалье). Показано высокое сходство группы, включающей так называемые «новые» виды (*M. armandii*, *M. aspalax*, *M. psilurus* и *M. epsilonus*), и удалённость их от *M. tyospalax*. Парные сравнения между *M. tyospalax* и каждым из исследованных таксонов выявили максимальные различия по всем изученным генетическим характеристикам. В целом, результаты свидетельствуют об эволюционной молодости «новых» видов и незначительном сроке их географической изоляции, а также генетической обособленности и эволюционной зрелости *M. tyospalax*.

Реконструкции филогенетических отношений (NJ и MST) между разными видами цокоров, полученные по ядерным и митохондриальным характеристикам, строго поддержали монофилию изученного подсемейства *Myospalacinae* (бутстреп 100) и наличие четырёх эволюционных групп — *Myospalax tyospalax*, двух пар близких видов *M. armandii*–*M. aspalax* и *M. psilurus*–*M. epsilonus* и видов из Китая *M. smithii* с *M. rufescens* и *M. cansus*, взятых для сравнения в качестве внешней группы. В целом данная схема находится в соответствии с моделью, предложенной на основе морфологического анализа (Пузаченко и др., 2009).

На основании результатов анализа мы полагаем, что подсемейство *Myospalacinae* представлено одним родом, *Myospalax*, внутри которого существуют 3 группы видов — северные (*M. tyospalax*); северо-восточные (*M. armandii*, *M. aspalax*, *M. psilurus*, *M. epsilonus*) и южные (*M. smithii* и др.) — по уровню дифференциации соответствующих подродевому рангу.

Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-00795-а.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОТКРЫТЫХ ПРОСТРАНСТВ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Шереметьева И. Н.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток, Россия: sheremet76@yandex.ru

Сравнительная филогеография нескольких совместно обитающих видов является быстро развивающейся областью (Arbogast and Kenagy, 2001; Абрамсон, 2007; Холодова, 2010), которая пытается объяснить механизмы, ответственные за распределения различных видов и, дополняя другие биогеографические направления, помогает реконструировать историю отдельных регионов и целых биогеографических областей.

В результате серии горных оледенений в конце третичного и особенно четвертичного периода, территория восточной Азии претерпела серьёзные ландшафтно-климатические изменения (Величко, 2009). Кроме того, последние 4 тысячи лет в этом районе, происходили быстрые глобальные изменения, связанные с сельскохозяйственной деятельностью человека, что привело к увеличению доли открытых ландшафтов (Makohonienko et al., 2004). Возникающие в результате этих изменений разрывы ареалов и последующие расселения приводили к усложнению филогенетической структуры отдельных видов животных.

Мелкие млекопитающие — одна из важных составляющих природных экосистем. В связи с высокими скоростями эволюции и широким распространением, а также чуткой реакцией отдельных видов на изменения природных условий мелкие млекопитающие являются удобными

объектами для филогеографических исследований. В настоящее время имеется огромное количество работ по филогеографии видов и видовых группировок (таксономических или экологических) Северной и Центральной Америки и Европы, однако до настоящего времени степень изученности восточноазиатских видов остаётся недостаточной (Sakka et al., 2010; Iwasa et al., 2009; Xie and Zhang, 2005).

Целью настоящей работы на основе анализа собственных и литературных данных выявить закономерности пространственного распределения генеалогических линий у совместно обитающих видов Восточной Азии в связи с эволюционной историей региона.

Была проанализирована филогенетическая структура трёх совместно обитающих видов мелких млекопитающих дальневосточной полёвки (*Microtus fortis*), полевой мыши (*Apodemus agrarius*) и крысвидного хомячка (*Tscherskia triton*). Это виды открытых пространств, способные обитать в непосредственной близости от человека (в антропогенном биотопе). Кроме того, вдоль рек при благоприятных условиях они достаточно глубоко способны проникать в лес. В результате для анализа собственных и литературных данных (Xie and Zhang, 2005; Sakka et al. 2010) по филогеографии анализируемых видов была обнаружена сложная филогенетическая картина. Однако обнаружена тенденция разделения филологических линий на две географических группы «северную» (северо-восточный Китай, Корея и Дальний Восток России) и «южную» (юго-восточный Китай). При этом северо-восточный Китай, Корея и Дальний Восток России для этих видов является центром максимального разнообразия. При похолодании климата в четвертичный период этот район был отделён от остальной территории юго-восточного Китая пустыней Гоби, которая расширила свои пределы (Harrison et al., 2001; Zhang et al., 2008). Районы северо-восточного Китая, Кореи и Дальний Восток России не очень серьёзно пострадали от глобальных климатических изменений, кроме того, на обнажённом шельфе японского и жёлтых морей была распространена травянистая растительность (Ni et al., 2010), что позволило населению млекопитающих достаточно благополучно пережить тяжёлый период. При этом, вероятно, у дальневосточной полёвки в период с 10 до 9 тыс. лет назад произошла смена основных гаплотипов на материковой части ареала. При наступлении благоприятных условий виды открытых пространств смогли расши-

рить свой ареал, при этом немалую роль для распространения этих видов оказал человек, который вырубками лесов и пожарами (Куренцова, 1973) продолжает увеличивать количество мест пригодных для обитания.

ВЛИЯНИЕ ТИПА ПОИСКА УЧАСТКА ПРИ РАССЕЛЕНИИ НА ПОТОКИ ГЕНОВ

Щипанов Н. А.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: shchira@mail.ru

Удачной моделью для исследования миграционных процессов между генетически различимыми популяциями внутри вида является обыкновенная бурозубка. К настоящему времени у этого вида известны 72 хромосомные расы (Wojcik 2003; White et al., 2010), которые характеризуются различными кариотипами, образовавшимися за счёт слияния акроцентрических хромосом (Searle, Wojcik, 1998). Группы населения с уникальными наследуемыми наборами метацентриков, населяющие непрерывное пространство — хромосомные расы, распределены парапатрично (Hausser et al., 1994). На границах рас образуются гибридные зоны. Большинство гибридных зон не связано с преградами, ограничивающими миграцию особей, и их поддержание у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) объясняют пониженной приспособленностью гибридов (Searle, Wojcik, 1998, Bulatova et al., 2011, Polyakov et al., 2011), рассматривая их как зоны напряжённости “tenson zones” в соответствии с классификацией (Barton, Hewitt, 1985). Вместе с тем, даже между наиболее различными по кариотипу расами молекулярный анализ обнаруживает потоки генов (Horn et al., 2012).

Помимо явно видимого разделения на хромосомные расы, обыкновенная бурозубка демонстрирует не менее яркое разделение на популяции, достоверно различимые по частотам морфологических и генетических признаков (Lugon-Moulin et al., 2000, Ratkiewicz et al., 2003; Polly, 2007; Щипанов и др., 2011, Распопова, Щипанов, 2011, Бобрецов и др., 2012). Структурирование, оцененное с помощью *Fst*, наиболее велико на уровне популяций и минимально на уровне кариотипических рас, а уровень

различий между соседними популяциями часто больше, чем уровень различий между расами (Polly, 2007). Если на уровне хромосомных рас поддержание генетической разобщённости парапатричных форм можно объяснять различиями кариотипов, то в отношении популяций внутри расы это объяснение явно не подходит. Обыкновенная бурозубка — эвритопный вид (Churchfield, 1990; Shchipanov et al, 2005; Щипанов и др., 2010), способный преодолевать значительные (до 800 м шириной) водные преграды (Hanski et al., 1991). Трудно представить, что ограничение миграции между локальными популяциями этого вида во всех случаях вызвано внешними факторами. Ограничение потока генов между популяциями может быть связано с особенностями расселения (Shchipanov, 2007). Предположительно ослабление межпопуляционного потока может возникать за счёт различий в типе поиска участка расселяющимися зверьками. Гипотеза основана на представлении о различных типах поиска домашнего участка. Возможны два принципиально различных типа: «прямой поиск» когда зверьки с низкой социальной мотивацией перемещаются в случайном направлении и занимают первый незанятый участок, и «спиральный поиск» — когда зверьки с высокой социальной мотивацией целенаправленно ищут ближайший к месту рождения свободный участок (Waser, 1985). Очевидно, что зверьки со спиральным типом поиска имеют больше шансов заселить центральную часть популяции, в то время, как особи с прямым типом поиска будут отеснены на периферию. Ключевым для гипотезы является обнаружение различий в типе поиска. Изучение поведения обыкновенной бурозубки даёт основания для предположения о наличии в популяции особей этого вида с различными типами поиска. Для части зверьков запах конспецификов был значим при ориентации, а часть оказалась индифферентной к запаху (Тумасьян, Щипанов, 2013а). Как показали эксперименты в тесте «открытое поле» реактивность к запаху конспецифика у обыкновенных бурозубок коррелирует с пройденной на арене дистанцией и скоростью перемещения особи. Эти характеристики зависят от дофаминовой и сератониновой рецепции (Kabbaj, 2004) и могут рассматриваться как наследуемые. Для реагирующих на запах конспецифика землероек был предложен механизм «спирального поиска» (Тумасьян, Щипанов, 2013б). Индифферентные к запаху зверьки могут расселяться лишь по принципу «прямого поиска».

Для проверки предположения о том, что такая дифференциация особей значима для генного потока были проведены компьютерные симуляции. Распределение маркеров соседних популяций в зоне их взаимодействия было смоделировано для системы ячеек на трансекте. Размер ячейки соответствовал диаметру индивидуальной территории зверьков, каждую рассматривали как пул генов, выживание считали пропорциональным частоте гена в предыдущем поколении. Скрещивание считали свободным. Приток маркера каждой из популяций считали пропорциональным ожидаемой вероятности оседания особи на n -ой дистанции от места рождения (измеренной в диаметрах индивидуальной территории), генерируемой в одном из уравнений, для спирального или для прямого поиска (Waser, 1985). По результатам симуляции спиральный поиск сильно тормозит, но не прерывает полностью поток генов. Прямой поиск приводит к быстрому выравниванию частот гена во взаимодействующих популяциях. Смена типа поиска со спирального на прямой прерывает миграцию гена, но ширина зоны интерградации — достаточно велика. Пространственная дифференциация особей по типу поиска способна привести к разделению на локальные популяции, различаемые по частотам генов, но связанные между собой миграционными процессами. Такая подразделённость на субпопуляции, с одной стороны, способствует возникновению частотных различий, связанных с генетическим дрейфом, с другой — сохранению в системе взаимодействующих популяций редких аллелей (Алтухов, Победоносцева, 1979). Это хорошо соответствует выявленным различиям между парами популяций по случайному набору признаков (Polly, 2007; Щипанов и др., 2011) и меньшим различиям между расами (популяционными системами), сохраняющими более полный набор признаков.

Симуляция распределения (в пространстве) чистых рас и гибридов в зоне Москва/Селигер показала хорошее совпадение ожидаемых и фактических частот при смене типа поиска без учёта отбора против гибридов (Щипанов и др., 2008). Более тщательно результаты симуляции были проверены в гибридной зоне рас Кириллов и Печора. Была определена стандартная ширина клины и величина отбора против гибридов ($w = \sigma\sqrt{8/s}$, где w стандартная ширина клины, σ — стандартное отклонение дистанций расселения и s — величина отбора против гибридов). Отбор

против гибридов оказался низким и равен 0,07 для прямого и 0,003 для спирального поиска. Коэффициент отбора при симуляции для повсеместного прямого поиска стабилизирует клину в 1,5 раза шире, чем её натуральная ширина. Коэффициент отбора для спирального поиска недостаточен для стабилизации гибридной зоны. Наилучшее совпадение возникает при смене спирального поиска, в пределах чистой расы, на прямой поиск в гибридной зоне.

Полученные результаты позволяют предполагать, что наследуемые различия в социальной мотивации зверьков могут влиять на величину обмена генами между соседними популяциями, а, соответственно, на характер изменчивости в пространстве и уровни подразделённости видов.

Стендовые сообщения

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ КАК РЕЗУЛЬТАТ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Афанасьев П. К., Орлов А. М., Кордичева С. Ю., Рабчун М. А.

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
Москва, Россия: orlov@vniro.ru*

Изучение популяционно-генетической структуры различных видов животных в последние десятилетия активно развивается. Наибольшую известность при изучении популяционной структуры приобрели различные молекулярно-генетические маркеры. На сегодняшний день накоплен большой объём материала по генетической структуре популяций многих видов растений и животных, в том числе и рыб. С каждым годом увеличивается объём имеющейся информации о генетической структуре популяций, однако при изучении популяционной структуры вида неизбежно возникают вопросы о причинах, которые могли повлиять на современную картину популяционной организации того или иного вида.

В данной работе представлены имеющиеся данные о популяционно-генетической структуре тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus*, полученные с применением шести микросателлитных маркеров, и рассмотрены возможные причины, повлиявшие на формирование современной картины её популяционной организации.

Тихоокеанская треска образует относительно изолированные самовоспроизводящиеся популяции, совершает сезонные нерестовые и нагульные миграции. Нерест её происходит в зимне-весенний период. В северных районах сроки нереста несколько смещены к весне (март-апрель), а в южных — к зиме (январь-февраль). В северных районах треска на нерест отходит от берегов на материковый склон, а в южных — приближается к побережью, на участки с более низкими температурами. Икра у трески донная с клейкой оболочкой, личинки обитают в придонных слоях (Моисеев, 1953).

Изучение популяционной структуры тихоокеанской трески с использованием шести микросателлитных маркеров проведены на выборках, собранных в водах Британской Колумбии, юго-восточной Камчатки, Наваринского района, Корякского района, Карагинского залива, Камчатского залива, тихоокеанской и охотоморской сторон южных Курильских островов, юго-западного Сахалина, тихоокеанской и охотоморской сторон северных Курильских островов, залива Петра Великого и северной части Охотского моря (Бурякова и др., 2009, Бурякова и др., 2010).

Результаты проведённого исследования показали, что тихоокеанская треска формирует две крупные группировки. Первая включает в себя треску вод Британской Колумбии, северо-западной части Берингова моря (Карагинский залив, Наваринский и Корякский районы), северо-западной, северной и восточной части Охотского моря, восточной Камчатки (Камчатский залив и юго-восточное побережье), а также треску охотоморских вод Северных Курил. Вторая представлена треской вод юго-западного Сахалина, Приморья (залив Петра Великого), обеих сторон Южных Курил и тихоокеанского побережья Северных Курил. Кроме того, было показано, что треска тихоокеанских вод Южных Курил и тихоокеанских вод Северных Курил обособлена от выборок трески Охотского моря. Северокурильская треска охотоморских вод оказалась наиболее близка к треске северо-западной, северной и восточной части Охотского моря. В сравнении с северной частью ареала треска, населяющая его южную часть, оказалась наиболее дифференцированной. Граница, разделяющая северную и южную группировки трески, проходит примерно в районе 50° с. ш.

Что же могло стать причиной подобной популяционной организации трески? На наш взгляд, причина может быть скрыта в палеогеографических событиях в северотихоокеанском регионе и, вероятнее всего, связана с периодом плейстоценовых оледенений. Относительно расселения трески в Тихом океане существуют различные точки зрения. Согласно одной из них, треска проникла в Тихий океан в плиоцене, по другой — в период или во время ледникового похолодания (Световидов, 1940). А. Н. Световидов (1940) склонялся к версии, что треска распространялась с севера на юг, и в этом случае северные популяции должны иметь дифференциацию выше, чем южные, но по результатам микросателлит-

ных исследований наблюдается обратное. С учётом палеогеографических событий можно сделать ещё одно предположение: в период последующих похолоданий треска покидала северные участки своего ареала и заселяла более южные акватории. В связи с этим возможно вторичное заселение северной части ареала в период нового потепления, которое происходило уже с юга на север, что может объяснить более выраженную дифференциацию трески южной части ареала. В любом случае, для всестороннего понимания сложившейся популяционной организации трески необходимо изучение процессов, происходящих в период формирования её современной структуры. Значительный вклад в понимание процессов формирования популяционной структуры трески и влиявших на них факторов микроэволюции может дать изучение полиморфизма митохондриальной ДНК.

Данные исследования начаты при финансовой поддержке РФФИ в рамках гранта 13-04-00803 «Расселение и эволюционные взаимосвязи популяций тихоокеанской трески в Охотском море».

МЕЖВИДОВОЙ ПАРАЛЛЕЛИЗМ В ИЗМЕНЧИВОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У СОБОЛЯ (*Martes zibellina*) И АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*Mustela vison*)

Бекетов С. В.

*Научно-исследовательский институт
пушного звероводства и кролиководства
Родники (Московская обл.), Россия: svbketov@gmail.com*

Одним из первых, кто обратил внимание на параллелизм в изменчивости близких видов и родов животных и растений был Чарльз Дарвин. Впоследствии целый ряд ботаников и зоологов изучали параллельную изменчивость разных видов. Однако лишь Н. И. Вавилов подошёл к этому вопросу с генетических позиций.

Согласно закону гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова, закономерности в полиморфизме близких видов и родов дают возможность предугадывания нахождения в природе

или возможности получения искусственно, путем мутаций, инцухта или гибридизации, соответствующих форм. Нет сомнения, отмечал Н.И. Вавилов (1935), что установленные ряды системы не только будут пополняться недостающими звеньями, но и будут развиваться, особенно в отношении физиологических, анатомических и биохимических признаков (Вавилов, 1987).

На сегодняшний день в мире зарегистрировано несколько десятков пород и породных типов цветных лисиц и песцов. Известно свыше 200 цветовых вариаций окраски волосяного покрова американской норки (Nes et al., 1988).

И всё же, несмотря на огромное многообразие существующих цветовых форм, на зверофермах преимущественно разводят животных так называемых «стандартных» или «базовых» пород. Этот термин при рассмотрении близкородственных видов соболя и норки совпадает с понятием «дикий тип» для пород чёрного (тёмная окраска волосяного покрова) и салтыковского-1 (тёмно-коричневая окраска) соболя, а также внутривидовых типов: чёрного стандартного (тёмная окраска) и тёмно-коричневого (тёмно-коричневая окраска) у норки. Правда, подобная градация по окраске несколько условна с учётом полигенного наследования признака «затемнения» у пород так называемого «дикого типа».

Тем не менее, в этом контексте небезынтересно сравнить репродуктивные свойства самок зверей рассматриваемых пород и внутривидовых типов. К тому же у соболя, несмотря на достигнутые успехи при его разведении в неволе имеется ряд нерешённых проблем. Одна из них — невысокая репродуктивная способность самок, которую, как правило, отмечают у зверей с особо тёмной окраской волосяного покрова, наиболее предпочтительной с коммерческой точки зрения (Бекетов, Казакова, 2012).

В дальнейшем в ходе работы были проанализированы результаты щенения соболей пород: салтыковский-1 и чёрный соболь по материалам Центра информационного обеспечения пушного звероводства и кролиководства ГНУ НИИПЗК им. В. А. Афанасьева за 2000—2007 гг., а также двух типов норок: стандартная чёрная (СТЧ) и стандартная тёмно-коричневая (СТК) по данным Зверопрома РСФСР за период с 1979 по 1987 гг.

В перечисленных материалах наиболее полно отражены ежегодные сводки результатов размножения пород пушных зверей по отдельным зверохозяйствам Российской Федерации.

После того, как первичные данные были систематизированы и объединены в таблицы, статистический анализ непрерывных случайных величин (показатели воспроизводства) сводился к проверке гипотезы о равенстве средних двух генеральных совокупностей по двум выборкам с последующим статистическим анализом.

В случае выполнения предположения о нормальном распределении совокупностей, из которых взяты сравниваемые выборки, в расчёте использовали *t*-статистику Стьюдента. В противном случае применяли непараметрический *U*-критерий Манна-Уитни.

В ходе анализа данных было установлено, что межвидовое статистическое сравнение основных показателей воспроизводства стандартных пород соболей — чёрной и салтыковской с одной стороны и внутривидовых типов норок — стандартной чёрной и стандартной тёмно-коричневой с другой, даёт сходные результаты. При этом достоверные различия у соболя и норки были получены по таким основным показателям воспроизводства как плодовитость (количество живых и мёртвых щенков на благополучно оценившуюся самку) и доля пропустивших (покрытых но, не давших потомства) самок.

Согласно полученным данным средняя плодовитость самок тёмных соболей за 8 лет составила $3,42 + 0,238$, и тёмно-коричневых — $3,79 + 0,062$ ($p < 0,05$). Доля пропустивших самок тёмно-коричневых соболей к общему числу самок — $0,187 + 0,0260$ достоверно ниже, чем у тёмных $0,334 + 0,0583$ ($p < 0,001$).

Аналогично, плодовитость стандартной чёрной норки — $6,16 + 0,086$ и стандартной тёмно-коричневой — $6,63 + 0,230$ ($p < 0,01$), доля пропустивших самок, соответственно, $0,088 + 0,0173$ и $0,066 + 0,0077$ ($p < 0,01$).

Таким образом, выстраивается определённый параллелизм в изменчивости наследственно обусловленных признаков у соболя и норки, что подтверждает проявление закона гомологических рядов Н. И. Вавилова (Вавилов, 1987) в пушном звероводстве, в том числе на примере закономерной изменчивости воспроизводительной способности самок.

Следовательно, согласно полученным данным можно утверждать, что «затемнение» общей окраски волосяного покрова является маркерным признаком снижения репродуктивных свойств у самок соболей и норок стандартных пород («дикого типа»).

МЕХАНИЗМЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА У РЫБ: ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Брыков В. А.

*Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток, Россия: vlbrykov@mail.ru*

В последние десятилетия накопился огромный эмпирический материал, свидетельствующий о значительных вариациях в механизмах определения пола у позвоночных животных. Наиболее хорошо изучены механизмы дифференциации пола у высших позвоночных животных, млекопитающих и птиц, у которых пол определяется хромосомным механизмом. У млекопитающих пол определяется гетерогаметностью самцов (XY-система), самки несут в геноме две гомологичные X половые хромосомы, XX набор половых хромосом. У птиц гетерогаметны самки с набором хромосом WZ в противоположность самцам, у которых самцы гомогаметны — ZZ.

Наиболее интересная и запутанная ситуация с определением пола обнаруживается у рыб, где типы репродукции и генетические механизмы определения пола крайне разнообразны. В этом классе позвоночных обнаруживается практически все типы размножения: бесполой, гермафродитный и гонохорический, а также весь спектр различных типов определения пола — от средового до генетического. Многие виды рыб являются конститутивными или факультативными гермафродитами. У гонохорических видов обнаруживаются большинство, если не все возможные варианты механизма определения пола. У разных видов гетерогаметными могут быть самцы или самки; даже при наличии половых хромосом на определение пола могут оказывать существенное влияние аутомсомные локусы; половые хромосомы могут отсутствовать вовсе, и в этом случае обнаружи-

вается многолокусное определение пола; может быть несколько половых хромосом и даже несколько пар половых хромосом; у некоторых видов пол может определяться температурой, социальным поведением или другими факторами, в частности, pH среды. При этом даже эволюционно близкие виды рыб могут иметь различные механизмы дифференциации пола, что свидетельствует о возможности быстрого изменения (переключения) типов систем определения пола. Чем может быть обусловлено появление в эволюции рыб различных типов определения пола и быстрого изменения типов определения пола у близких видов, остаётся неизвестным.

Наиболее важное отличие рыб от млекопитающих и птиц заключается в стабильности внутренней температуры у двух последних. Возможно, что именно стабильностью протекания биохимических реакций в организме с постоянной температурой обусловлена стабилизация хромосомного определения пола у них. Зависимость внутренней температуры у рыб от температуры окружающей среды может быть основным фактором сохранения у рыб в эволюции нестабильного генетического определения пола. Каскадный и многоступенчатый путь биохимических реакций при формировании полов в условиях изменения средовой температуры и, соответственно, температуры организма, может часто приводить к сбою в реализации этих механизмов и формированию однополых популяций или даже видов.

Считается, что появление и поддержание генетического механизма определения пола обеспечило быструю адаптивную радиацию млекопитающих и птиц. Несмотря на более продолжительное время эволюции рыб по сравнению с млекопитающими и птицами и существование хромосомного определения пола у многих видов, механизм определения пола у них не столь консервативен. При этом огромное видовое разнообразие рыб даёт основания считать, что относительно жёсткий и однотипный генетический механизм определения пола не является обязательным для быстрой дивергентной эволюции внутри таксонов. Представляется, что несовершенный механизм определения пола обусловлен средой обитания рыб, в частности — адаптацией к факторам среды. Такие адаптации, приводящие к отсутствию необходимости закрепления (совершенствования) выгодных для таксона в целом механизмов, может быть сформулирован как «принцип эволюционной достаточности».

Вторая, не менее важная причина, может заключаться в том, что способность к быстрым изменениям в механизмах определения пола может быть связана с особенностями эволюции у рыб, и играть определяющую роль в огромном разнообразии в этой группе животных. Отсутствие в водной среде, особенно в океанах и озёрах, естественных барьеров, а также наружный способ оплодотворения у большинства рыб, затрудняет формирование популяционно-генетической структуры и образования популяций, потенциально способных к образованию нового вида. В соответствии с существующими эволюционными представлениями предполагается, что в изолированных и полуизолированных популяциях постепенно накапливаются генетические изменения, приводящие к формированию морфологически и генетически отличающихся форм, и со временем особи из разных популяций приобретают свойство нескрещиваемости («биологическая концепция вида»). Процесс этот может быть длительным и не всегда успешным, если времени для формирования изолирующих механизмов оказывается недостаточно. Представляется, что возможность быстрого изменения механизма определения пола теоретически может в течение короткого времени создавать репродуктивную изоляцию в популяциях на коротком временном интервале. Такие теоретические модели существуют, но обязательным моментом в этом процессе является свойство вида к инверсии пола под влиянием факторов окружающей среды, в частности — температуры, что характерно для многих видов рыб.

Ещё одна причина может заключаться в особенностях эволюции самих рыб. Как известно, в эволюции рыб неоднократно происходили события полиплоидизации, что, очевидно, сопровождалось дубликациями всего генома или большей части генов. Дубликация пол-определяющего гена, то есть появление двух и более генов, участвующих в определении пола в геноме одного животного, должно приводить к более сложным последствиям, чем дубликации обычного гена, кодирующего тот или иной фермент. В случае гетерогаметности пола появление в одном геноме двух генов может осложнить появление самок. Следовательно, должен существовать механизм, позволяющий в случае дубликации хромосом и пол-определяющего гена избегать подобных ситуаций. В этом случае возможны репрессия дублицированных копий гена, либо инактивация

их мутациями. И тот, и другой варианты обнаруживаются у рыб. При этом, возможно, что дублицированные пол-определяющие гены не исчезают, а остаются инактивированными в хромосомах дублицированных геномов. Однако в определённые периоды (например, при перемещениях) они могут становиться доминантными по отношению к предшествующему пол-определяющему гену и очень быстро менять механизм определения пола.

Таким образом, накапливающиеся экспериментальные данные дают основания полагать, что несовершенный механизм определения пола у рыб может иметь большое значение для адаптации популяций и вида в целом, и эволюции таксонов.

ЭВОЛЮЦИЯ КОДИРУЮЩИХ И НЕКОДИРУЮЩИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ В ГЕНАХ ГОРМОНА РОСТА ЛОСОСЁВЫХ РЫБ

Брыков В. А., Панькова М. В.

*Дальневосточный федеральный университет
Владивосток, Россия: vlbrykov@mail.ru; pamarine@gmail.com*

Дубликации генов имеют большое значение в эволюции живых организмов. Поэтому исследование эволюции дублицированных генов представляет большой интерес. В геноме большинства видов рыб ген гормона роста представлен двумя функциональными паралоогичными генами: GH1 и GH2. Значимость этого явления неизвестна.

В настоящем сообщении мы представляем полные нуклеотидные последовательности двух паралоогичных генов, включая 3' и 5' прилежащие регуляторные области, у четырёх видов рода *Salvelinus* (Pisces, Salmonidae): *S. m. malma*, *S. m. krascheninnikovi*, *S. taranetzi*, *S. levanidovi*.

Оба гена содержат 6 экзонов и 5 интронов. Длина каждого экзона двух генов идентична у всех видов. Общая длина экзонов составляет 697 пн. Открытая рамка считывания и высокая консервативность экзонных последовательностей предполагает функциональность обоих генов и высокую величину отбора по ним. Однако различие в филетических схемах

дивергенции кодирующих последовательностей свидетельствует о том, что экзоны GH1 гена более консервативны по сравнению с экзонами GH2 гена.

Интронные участки в обоих генах варьируют по длине и, как и следовало ожидать, накапливают мутации с более высокой скоростью по сравнению с экзонами. Тем не менее, сравнительный анализ в семействе Salmonidae показал, что интронные последовательности в генах-паралогах находятся под влиянием отбора. Так, внутри рода *Salvelinus* интроны гена GH2 накапливают мутации с более высокой скоростью, чем в гене GH1, что свидетельствует о разном давлении отбора на интронные последовательности в генах. В то же время при сравнении интронов у других видов из этого семейства (рода *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Hucho*, *Parahucho*) обнаружено, что эти последовательности более консервативны в гене GH2 по сравнению с интронами в GH1.

Отсутствие конгруэнтности филогенетической схемы дивергенции интронов генов гормона роста по отношению к схемам, основанным на морфологических признаках и дивергенции митохондриальной ДНК, даёт основания полагать, что величина отбора по интронным участкам может быть не только различной, но и разнонаправленной.

Таким образом, анализ кодирующих и некодирующих последовательностей двух генов GH показал, что один из генов может эволюционировать быстрее и находиться под меньшим давлением отбора по сравнению с другим геном. В то же время в других таксонах более консервативными могут быть последовательности другого гена-паралога.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ УГОЛЬНОЙ РЫБЫ *Anoplopoma fimbria* НА ОСНОВЕ ПОЛИМОРФИЗМА ДВУХ УЧАСТКОВ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК (СУТ В, СО1)

Кордичева С. Ю., Орлов А. М., Афанасьев П. К., Волков А. А.

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
Москва, Россия: kordicheva@rambler.ru*

Угольная рыба *Anoplopoma fimbria* является эндемиком северной части Тихого океана с непрерывным ареалом от южной Калифорнии по американскому побережью до центральной части острова Хонсю — по азиатскому, включая акватории Берингова и Охотского морей. Популяционная структура угольной рыбы, обитающей в азиатских водах, изучена крайне слабо, в отличие от американского побережья (Tripp-Valdez et al., 2012; McCraney et al., 2012). Тем не менее, на её популяционную структуру в азиатской части ареала и происхождение в российских водах существует несколько противоположных точек зрения. Некоторые исследователи считают, что в Берингово море и к тихоокеанскому побережью восточной Камчатки и Курильских островов она проникает из районов северо-восточной Пацифики, а азиатские воды являются зоной выселения данного вида (Кодолов, 1986). Другие полагают, что пополнение запасов угольной рыбы у восточной Камчатки и Курильских островов происходит не только за счёт мигрирующих из Берингова моря вдоль материкового склона взрослых рыб, но и за счёт заноса молоди первого года жизни Алеутским течением от Американского континента (Дудник и др., 1998). Существует предположение, что азиатские воды (включая акваторию Охотского моря) являются районами постоянного обитания угольной рыбы и составной частью её обширного ареала в северной части Тихого океана (Новиков, 1994). Также есть мнение о существовании в наших водах зависимой популяции угольной рыбы, численность которой определяется состоянием запасов в репродуктивной части ареала — северо-восточной части Тихого океана (Парин, 1988). В пользу последних двух гипотез свидетельствуют факты существования воспроизводства

рассматриваемого вида в российских водах — поимок нерестовых особей и сеголеток у побережья Камчатки и Курильских островов (Токранов, 2002; Орлов, Бирюков, 2003). Стоит отметить, что по данным мечения, проведённого в середине XX века, как отечественными учёными (Новиков, 1968), так и американскими специалистами (Edson, 1954), данный вид характеризуется миграциями на небольшие расстояния в пределах 40–90 миль, хотя отдельные особи могут совершать перемещения до 1 300 миль (Новиков, 1968). Возможно, что существует вероятность пассивной миграции мальков с Аляскинским течением из северо-восточной в северо-западную частей Тихого океана.

Изучение популяционной структуры угольной рыбы имеет как фундаментальное, так и прикладное значение. С одной стороны, она может рассматриваться в качестве модельного объекта исследований популяционных структур долгоживущих глубоководных видов рыб. По некоторым данным (Munk, 2001) возраст угольной рыбы может достигать 94 лет. С другой стороны — является перспективным объектом промысла и аквакультуры (Шубников, 1960; Kennedy, 1972).

Целью настоящего исследования является изучение популяционной структуры угольной рыбы и эволюционных взаимосвязей различных популяций на основе сравнительного анализа полиморфизма двух участков митохондриальной ДНК (мтДНК).

Материалом для данного исследования послужили образцы тканей рыб (фиксированные в спирте грудные плавники), собранные в четырёх основных районах обитания угольной рыбы в российских дальневосточных водах (юго-восточная Камчатка, западная часть Берингова моря, хребет Ширшова, банки Алеутско-Командорской гряды), а также одна выборка из вод Канады (по 50 образцов из каждого района).

Для исследования были выбраны два участка мтДНК с различной степенью полиморфности — COI (кодирует первую субъединицу цитохромоксидазы) и Cyt b (цитохром b). Все молекулярно-генетическое исследования (выделение ДНК, полимеразная цепная реакция, секвенирование нуклеотидной последовательности) проводилось по стандартным методикам.

Исследуемые образцы угольной рыбы были секвенированы, а полученные данные о нуклеотидной последовательности двух участков

мтДНК обрабатывались при помощи пакетов программ Geneious (<http://www.geneious.com>) и TCS (<http://darwin.uvigo.es/software/tcs.html>).

Для выяснения генетической изменчивости гена Cyt b нами были проанализированы на данный момент нуклеотидные последовательности образцов тканей 51-ой особи из двух районов северо-западной части Тихого океана (подводный хребет Ширшова и банки Алеутско-Командорской гряды), собранные в 2011 году.

Результаты проведённого анализа показали высокую полиморфность использованного генетического маркера (Cyt b) при формировании бескорневого филогенетического дерева с бутстреп поддержкой (10 000 реплик), построенного на основе генетических расстояний по Нею и рассчитанных с использованием данных о полиморфизме гена Cyt b в программе Geneious.

Выявленные гаплотипы у особей из обоих районов группируются в один кластер, представленный различными вариантами мтДНК, но в выборке присутствуют особи, у которых гаплотипы гена Cyt b значительно отличаются от основного представленного гаплотипа (бутстреп поддержка — 98). На основе этого можно предположить, что отличающиеся особи представляют собой мигрантов из других регионов северной части Тихого океана. Для получения более полной и достоверной информации об особенностях популяционной структуры угольной рыбы исследования полиморфизма гена Cyt b на образцах её особей из остальных участков ареала продолжаются.

Для исследования эволюционных и исторических взаимосвязей изучали участок митохондриальной ДНК, характеризующийся минимальной степенью полиморфности — COI. Для сравнения нуклеотидных последовательностей данного участка, секвенированных в лаборатории, использовался коктейль универсальных примеров, хорошо отработанный на других видах рыб (Ivanova et al., 2007). На данный момент получены нуклеотидные последовательности участка COI (19 рыб) из западной части Берингова моря, что позволило сравнить их с нуклеотидными последовательностями участка COI (29 рыб) из западных участков ареала угольной рыбы (Вашингтон, Британская Колумбия, Орегон, Калифорния, Алеутские о-ва). Все использованные данные об образцах 29 особей угольной рыбы из западной части ареала (последовательность митохон-

дриального участка COI, полное описание места поимки, размеры, персональный идентификационный номер и фотография) взяты из открытой базы данных BOLD (<http://www.boldsystems.org/>).

На данном этапе работы можно предположить, что на всём ареале обитания у угольной рыбы преобладает один основной гаплотип гена COI, широко распространённый как в западной, так и в восточной частях ареала. Это свидетельствует о том, что в процессе эволюционных изменений не произошло глобальной дивергенции вида, которая бы привела к его разделению на несколько разобщённых популяций. Однако всё же возможно, что под влиянием климато-океанологических факторов отдельные популяции ограниченное время могли пребывать в изоляции от основной популяции.

Дальнейшие исследования будут продолжены как по мтДНК, так и по уже отработанным микросателлитным локусам для более детального изучения популяционной структуры угольной рыбы на всем её ареале.

РОЛЬ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА БУРЫХ ЛЯГУШЕК

Ляпков С. М.

Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: lyarkov@mail.ru

Целью исследования было выявление у травяной (*Rana temporaria*, далее — Rt) и остромордой (*R. arvalis*, далее — Ra) лягушек характера зависимости от начальной численности генерации численности и размеров особей, завершивших метаморфоз (далее — метаморфов) и характеристик взрослых особей, а также зависимости от численности и размеров метаморфов характеристик взрослых особей.

Корреляция начальной численности генерации и численности метаморфов у Rt, положительная, но слабая ($R_s = 0,200$), у Ra — более сильная ($R_s = 0,771$). У обоих видов выявлена оптимальная начальная численность, при которой из водоёма выходит максимальное число метаморфов. Превышение этого оптимального значения начальной плотности наблю-

дается редко в сравнительно крупных нерестовых водоёмах и более часто — в самых малых водоёмах.

Влияние внутригенерационной изменчивости характеристик метаморфов (1989 и 1990 года рождения) на показатели приспособленности взрослых Ra исследовали с помощью группового мечения метаморфов и повторных отловов взрослых самок, у которых определяли длину тела (далее — L) и плодовитость (далее — F). Группы метаморфов различали в зависимости от их размеров (с выделением мелких, средних крупных) и сроков выхода (с выделением ранних и поздних). В пределах каждой из двух генераций бóльшая часть самок из группы поздних мелких размножалась впервые на год позднее других групп, поэтому у них наблюдались не самые низкие значения L и F . У ранних крупных и поздних крупных L больше, чем у ранних мелких, ранних средних и поздних средних. У поздних мелких L было достоверно больше, чем у ранних мелких и поздних средних. Этим различиям по L самок соответствовали не столь сильные различия по F .

У генерации 1989 г. р. выживаемость ранних самок и самцов от метаморфоза до данного возраста в среднем выше, чем поздних. У генерации 1990 г. р. — наоборот, поздние выживали лучше, чем ранние. У генерации 1989 г. р. выживаемость крупных (и самцов и самок) максимальна, а выживаемость мелких — минимальна. У генерации 1990 г. р. такая же закономерность свойственна только 3-летним самцам (но не самкам), а у более старших возрастов различия уже не наблюдались.

Удельная скорость размножения (R_0) самок 1989 г. р. соответствовала уровню выживаемости данной группы. Связь плодовитости с размерами метаморфов была относительно слабой, поэтому основной вклад в различия по величине R_0 вносила выживаемость каждого из возрастных классов самок. Размеры метаморфов данной группы также оказывали сильное влияние на R_0 : и среди ранних, и среди поздних она была минимальной у мелких и максимальной у крупных. Максимальным значением R_0 характеризовались поздние крупные, что соответствовало их максимальной выживаемости. Однако значение R_0 у всех ранних (0,895) было в 1,8 раза выше, чем у всех поздних (0,505).

Среди самок 1990 г. р. каждая из групп ранних характеризовались более низкими значениями R_0 , по сравнению с соответствующей группой поздних, что соответствовало их более низкой выживаемости до 4-летне-

го возраста. Наиболее слабым различиям по R_0 ранних и поздних крупных соответствовали наименьшие различия этих двух групп по выживаемости. Значение R_0 у всех ранних (0,405) было в 2 раза меньше, чем у всех поздних (0,8). Генерация 1990 г. р. отличалась от 1989 г. р. более низкими значениями R_0 у групп ранних (по сравнению с поздними). Это различие между генерациями прямо не связано ни с исходными размерами (и в 1989, и в 1990 г. ранние метаморфы были крупнее поздних), ни с численностью метаморфов: в 1989 г. численность ранних была существенно выше, чем у поздних, однако ранние выживали лучше поздних. Причиной этих различий между двумя генерациями по соотношению величин R_0 у ранних и поздних была более высокая выживаемость поздних (по сравнению с ранними) у генерации 1990 г. р.

Таким образом, преимущество в размерах у ранних (в сравнении с поздними) утрачивается при более высокой численности метаморфов. У крупных (в сравнении со средними и мелкими) — не утрачивается. Преимущество в выживаемости у ранних утрачивается при более высокой численности метаморфов. У крупных — наоборот, при более низкой численности. Преимущество в R_0 у ранних утрачивается при более низкой (!) численности. У крупных — не утрачивается.

Влияние межгенерационной изменчивости численности и размеров метаморфов на показатели приспособленности взрослых R_a было исследовано на основании данных по 6 различным генерациям метаморфов, покидающим один нерестовый водоём. Влияние начальной численности метаморфов было существенно сильнее, чем влияние их размеров, и достоверным — на R_0 , а также выживаемость, L и F 4-летних самок. Число вышедших метаморфов не ограничивало их выживаемость до первого размножения и R_0 данной генерации. Корреляции начальной численности генерации с характеристиками приспособленности взрослых R_a (12 генераций) были сильнее, чем у R_t (11 генераций). У R_a достоверная отрицательная корреляция начальной численности была выявлена с выживаемостью 3-летних самок, а также с L 3- и 4-летних особей и с F 3- и 4-летних самок. У R_t достоверная отрицательная корреляция начальной численности была выявлена только с выживаемостью 3-летних самок и самцов. Корреляция с R_0 у каждого из двух видов также была сильной отрицательной (хотя и недостоверной).

Изменения численности размножающихся самок одной популяции травяной лягушки и обитающей на той же территории популяции остромордой лягушки в течение 30-лет наблюдений позволили выявить 3 периода динамики численности: высокая нестабильная численность, её снижение, низкая нестабильная численность. У обоих видов снижение численности ежегодно размножающихся самок и, соответственно, — начальной численности соответствующей генерации, связано, прежде всего, со снижением предметаморфозной выживаемости. На снижение начальной численности каждой из генераций популяции R_a и R_t отвечают увеличением средних значений L самок и самцов, F , а также темпов роста, но вместе с тем — снижением возраста первого размножения и среднего возраста обоих полов. Эти изменения направлены, и, хотя они сравнительно быстрые, можно предположить, что они имеют ранг микроэволюционных.

Выводы:

1. Начальная численность генерации обычно не ограничивает численность метаморфов R_a и R_t исследованных популяций.
2. Численность метаморфов связана положительной корреляцией с выживаемостью до первого размножения у обоих полов и с R_0 у самок.
3. Размеры и сроки выхода метаморфов влияют на выживаемость взрослых особей, на F и R_0 самок в пределах данной генерации. Эти эффекты менее выражены при сравнении различных генераций из-за различий в численности вышедших метаморфов.
4. Отсутствие жёсткой связи темпов предметаморфозного роста и развития с компонентами приспособленности взрослых особей, а также высокая внутри- и межводоёмная изменчивость размеров и сроков выхода метаморфов у обоих видов указывает на низкую эффективность отбора по этим характеристикам личиночного этапа жизненного цикла.
5. Долговременные эффекты сильного изменения начальной численности в одной популяции, оказывающие существенное влияние на размеры взрослых особей и репродуктивные характеристики, сопоставимы с масштабами межпопуляционной изменчивости и могут представлять собой микроэволюционные изменения.
6. Увеличение плодовитости и темпов постметаморфозного роста в ответ на низкую начальную численность генерации, а также снижение

плодовитости и темпов роста и сдвигание полового созревания на более поздний возраст в ответ на высокую начальную численность генерации представляют собой именно адаптивные ответы, формирующиеся под действием отбора, а не эффекты средовых ограничений.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ САХАЛИНСКОГО ТАЙМЕНЯ *Parahucho perryi* (Salmonidae) И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЕГО РАССЕЛЕНИЯ

Маляр В. В., Скурихина Л. А., Олейник А. Г.,
Кухлевский А. Д., Брыков В. А.

*Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток, Россия: skurikhina@gmail.com*

Сахалинский таймень *Parahucho perryi* (Brevoort 1856) — уникальная, относительно редкая рыба, внесённая в Красные книги Сахалинской области, Российской Федерации и Международную Красную книгу. Этот вид занимает узкий, очаговый и неуклонно сокращающийся ареал, включающий западное побережье Японского моря от Татарского пролива до залива Петра Великого, Сахалин, Южные Курильские острова и остров Хоккайдо. Современные представления о необходимости сохранения внутривидового молекулярно-генетического разнообразия рыб в ходе хозяйственного использования способны помочь в выборе стратегии проведения охранно-восстановительных мероприятий. Существует два взгляда исследователей на их проведение: одни предлагают направлять основные усилия по восстановлению популяций только на речные бассейны, представляющие лучшие условия для обитания, другие считают, что необходимо срочно принимать меры для восстановления малочисленных популяций, так как заселение мест обитания этих популяций из других районов не способно принести положительных результатов. Второе мнение подтверждается рядом работ, выявивших консервативность генетических адаптаций локальных стад рыб к конкретной окружающей среде, сформировавшихся на протяжении тысяч поколений и представляется более обоснованным.

В связи с этим, была исследована генетическая изменчивость семи выборок *P. perryi*, общей численностью 56 экземпляров рыб, из водоёмов западного и восточного Сахалина и материкового побережья Приморья. Мы провели ПДРФ-анализ гена *Cytb*, контрольного региона (D-loop), 1–4 субъединиц надоксид-дегидрогеназы и прямое секвенирование гена COI митохондриальной ДНК, как наиболее быстро эволюционирующей части генома. Оба метода выявили внутривидовой полиморфизм исследованных участков и существенно более высокий уровень гаплотипического разнообразия *Parahucho perryi* в сахалинских популяциях (Набильский залив, оз. Айнское) по сравнению с приморскими (реки Тумнин, Максимова и Киевка) (0.8250 ± 0.11927 и 0.5482 ± 0.23691 соответственно). Уровень нуклеотидного разнообразия сахалинских популяций, на порядок превысил нуклеотидное разнообразие популяций материкового побережья ($0,00251$ и $0,0003243$ соответственно). Тестирование выборок, объединённых в группы по принадлежности к разным регионам (материковое побережье — остров Сахалин), на достоверность генетических различий по частотам гаплотипов с использованием χ^2 и по критерию FST показало достоверные различия по χ^2 при $p < 0,05$. Наиболее близкими по гаплотипическому составу оказались выборки из озера Айнское (западное побережье острова Сахалин) и реки Тумнин (северо-восток Приморского края) — районов, периодически имевших сухопутную связь в плейстоцене. Сахалинские выборки, представляющие западное (озеро Айнское) и восточное (Набильский залив) побережья острова Сахалин, по частотам гаплотипов достоверно различаются.

Генетические различия между популяциями материкового побережья и островом Сахалин подтверждаются также бимодальным распределением числа нуклеотидных замен между гаплотипами. Такое распределение свойственно для конспецифичных представителей пространственно изолированных популяций. При этом значения внутривидовой дивергенции, рассчитанные на основании данных ПДРФ-анализа и секвенирования нуклеотидных последовательностей не превышают 1 %.

Количественная оценка величины генетических различий между всеми парами выборок, заключающаяся в разложении общей молекулярной дисперсии частот гаплотипов на иерархические уровни и последующее определение степени генетической дифференциации в рамках

выделенной иерархии, показала, что большая часть молекулярного разнообразия *P. perryi* связана с генетическим разнообразием внутри выборок. При этом гипотеза разделения ареала на две части не была подтверждена. Причиной неоднозначности результатов проведённых анализов могут свидетельствовать как ошибка выборочности (обусловленная краснокнижным статусом вида), так и сложная картина пространственной генетической дифференциации популяций.

Топологии построенных МР и ВА деревьев и структура генеалогий гаплотипов указывают на то, что все популяции *Parahucho perryi* произошли от одного общего предка, обитавшего, вероятнее всего, на западном побережье Сахалина. Как известно, наибольшее генетическое разнообразие видов встречается в регионах, расположенных около или в местах предполагаемых предковых рефугиумов. При этом прослеживается тенденция уменьшения разнообразия по мере удаления от рефугиума, что вероятно отражает действие дрейфа генов (эффект основателя и «горлышка бутылки») в процессе расширения ареала. Оба проведённых нами анализа, выявившие более значительную гаплотипическую изменчивость сахалинских популяций по сравнению с приморскими, свидетельствуют о том, что сахалинские популяции *P. perryi* являются более древними.

Таким образом, основываясь на полученных результатах и принимая во внимание особенности формирования бассейна Японского моря и ихтиофауны острова Сахалин, можно сделать следующие выводы:

1 — сахалинские и приморские популяции *P. perryi* имеют достоверные генетические различия, что безусловно должно учитываться при проведении охранно-восстановительных мероприятий;

2 — сахалинские популяции являются более древними по сравнению с приморскими, и это позволяет предположить, что эволюция вида началась с лагун пологих сахалинских побережий;

3 — расселение популяций вдоль приморского побережья осуществлялось, вероятнее всего, с севера на юг;

4 — расселение *P. perryi* вдоль западного и восточного побережий Сахалина обусловлено палеогеологической историей острова и нуждается в дополнительном уточнении;

5 — создание единого банка ДНК сахалинского тайменя или обмен имеющимся материалом между группами исследователей для более

полного изучения разными методами может позволить наиболее достоверно выявить пути эволюции этого краснокнижного вида.

ТАНДЕМНЫЕ ПОВТОРЫ *IN SILICO* И *IN SITU* У ТРЁХ ВИДОВ РОДА *MUS*

Остромышенский Д. И., Комиссаров А. С., Подгорная О. И.

Институт цитологии РАН

Санкт-Петербург, Россия: necroforus@gmail.com

Тандемно-повторяющиеся последовательности (ТП) представляют собой уникальный для эукариот класс последовательностей ДНК. Уникальность свойств — следствие их структурной организации: они состоят из многократно тандемно-повторяющихся («голова-к-хвосту») коротких последовательностей (мономеров). В результате поле ТП приобретает способность к нетривиальной укладке (Vogt, 1990). ТП есть только в эукариотических, но не прокариотических, организмах. Их содержание в геноме у высших эукариот может достигать десятков процентов. Функциональное значение наличия ТП в геномах эукариот остаётся не выясненными. Причиной этого является ограниченный арсенал методов изучения ТП. ТП являются основными компонентами структурно значимых частей хромосом, таких как теломеры, центромеры и гетерохроматиновые районы. Первыми из представленных в геноме типов ТП описаны и клонированы сателлитные ДНК (сатДНК; Kit, 1961). Позднее определили их локализацию в ключевых участках хромосом. Предполагается, что огромные массивы ТП являются идеальным субстратом для негомологичных рекомбинаций, способствуя перестановкам, таким как робертсоновские транслокации (Garagna et al., 2001; Kalitsis et al., 2006). СатДНК (ТП) — максимально изменчивый компонент генома, вплоть до возможной видо-специфичности. Однако в догеномную эру, при наличии ограниченного количества клонированных сатДНК, не представлялось возможным выявить наличие определённого набора ТП у организмов даже одного рода.

Анализ прочитанной части генома дал колоссальный толчок развитию биологии, и анализ активно продолжается. Создаются базы дан-

ных, содержащие описания отдельных элементов (проект ENCODE). Но, к сожалению, ТП остаются за пределами интересов участников проекта, главным образом из-за отсутствия подходов к их анализу. Определение их функциональной роли как никогда актуально после чтения геномов, но для начала необходимо их выявить и классифицировать. Для большей части фрагментов с ТП не удаётся собрать достаточно длинные контиги и правильно расположить их на хромосомах. Последовательности, которые не удалось собрать и/или расположить на хромосомах, попадают в «неизвестную» хромосому. Центромерные и перицентромерные районы хромосом состоят в основном из повторов, поэтому они практически не собраны, а на каждой хромосоме оставлен участок размером 3 Mb (Golden Path Gap). Все контиги, как не-, так и картированные, находятся в базе данных WGS.

Для поиска ТП общепринятой практикой является использование программы TRF (Tandem Repeat Finder; Benson, 1999). Ищали ТП с длиной мономера до 2 т.н.п. и длиной поля не менее 3 т.н.п. в двух WGS сборках (MGSC и Celera), затем в эталонном собранном геноме мыши и в «неизвестной» хромосоме. Для классификации использовали только ТП из WGS сборок, как содержащие наименьшее количество артефактов сборки. Использовали эталонную геномную сборку (37.1) для предсказания расположения семейств ТП на хромосомах *in silico*, и оценки сборки гетерохроматиновых регионов (Komissarov et al., 2011).

Крупные кластеры ТП обнаруживаются в районах конститутивного гетерохроматина на концах хромосом, их присутствие по плечам хромосом незначительно. На основании классификации ТП методами биоинформатики и экспериментальной проверки распределения некоторых обнаруженных ТП в геноме мыши выдвинута гипотеза хромосомного «баркода» (Podgornaya et al., 2013). Гипотеза предполагает, что набор ТП в гетерохроматиновых районах участка каждой хромосомы уникален («баркод») и обеспечивает ассоциацию конкретных участков хроматина в интерфазном ядре. С помощью такого механизма в эмбриональном развитии обеспечивается правильное позиционирование хромосомных территорий, и, как следствие, векторная экспрессия при морфогенезе. Существующие представления об эмбриогенезе как результате работы «генных каскадов» объясняют дифференцировку клеток, но ничего не говорят о

формообразовании эмбриона. Однако геномная ДНК очевидно содержит «код» формообразования, отличный от триплетного кода экспрессии кодирующих генов.

Удобным объектом для изучения ТП и их эволюции является род *Mus*. Геном *M. musculus* отсеквенирован в 2003 году двумя независимыми группами (Celera и MGSC, Mouse Genome Sequencing Consortium), постоянно усовершенствуется, сравнительно хорошо собран, есть базы данных некартированных контигов. Анализ ТП в полногеномной сборке генома мыши (WGS) выявил восемь семейств ТП, состоящие из 62 подсемейств, из которых только два подсемейства описаны ранее как клонированные сатДНК.

Клонированные сатДНК *M. musculus* у *M. spicilegus* обнаружили сходный с исходным видом сигнал. Однако у *M. caroli* есть только перицентромерные сатДНК.

Мы сконструировали пробы к найденным ТП для проведения флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH). Показано, что ТП детектируются на большем количестве хромосом *M. musculus*, чем найдено в собранном эталонном геноме. Это связано с неполнотой геномной сборки. У близкородственного *M. musculus* вида *M. spicilegus* наблюдали схожий паттерн распределения сигналов; у более эволюционно далёкого вида *M. caroli* детектировали только отдельные ТП на значительно меньшем числе хромосом; есть уникальные для вида ТП.

Показано наличие ТП, детектируемых гибридизацией *in situ*, во фрагментарной базе данных генома *M. caroli* из Sequence Read Archive. Таким образом, у рода *Mus* подтверждается видоспецифичность ТП: если близкородственные виды содержат сходный набор ТП, то более удалённый вид того же рода обладает собственным набором ТП.

ТП являются мажорным, но слабо изученным компонентом эукариотного генома. Возможно, именно они несут структурный код для организации высоких уровней упаковки хроматина в интерфазном ядре. Сочетание методов биоинформатики и цитогенетики, новый метод изучения ТП любого генома, обеспечит выявление их возможной роли в эволюции организмов.

МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ И РЕАЛИЗАЦИИ СТРАТЕГИЙ УСТОЙЧИВОСТИ В ЛАБОРАТОРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ КОМНАТНОЙ МУХИ К БАКТЕРИАЛЬНОМУ ПРЕПАРАТУ

Салтыкова Е. С., Гайфуллина Л. Р., Соколянская М. П.,
Николенко А. Г.

*Институт биохимии и генетики УНЦ РАН
Уфа, Россия: saltykova-e@yandex.ru*

Продолжительная взаимосвязь между бактериями и членистоногими широко представлена в природе и играет важную роль в адаптации и эволюции насекомых. Болезнетворные микроорганизмы насекомых используются для борьбы с вредителями, использование иных подходов, на которых базируются классические методы контроля численности вредных насекомых, может потенциально повлиять на представление об эволюционных принципах развития взаимоотношений между насекомыми и микроорганизмами. Сравнительный анализ лабораторной популяции комнатной мухи, подвергающейся на протяжении нескольких поколений воздействию патогенного препарата, может объяснить эволюционную динамику формирования взаимоотношений системы хозяин-патоген.

Новая модель селекции битоксибациллином (БТБ) на протяжении 25 поколений лабораторной линии комнатной мухи Соорег, путём чередования сублетальной СК₁₀ и 10-кратнопревышающей СК₁₀, не только показала быстрый рост резистентности, по сравнению с селекцией СК₅₀₋₆₀, но и выявила иные механизмы развития устойчивости. Чередующийся тип селекции продемонстрировал общий рост активности протеаз, феноксидаз, снижение значимости неспецифических эстераз, изменилось соотношение двух типов гемоцитов — ламеллоцитов и плазматоцитов — в пользу последних.

К настоящему времени резистентность к инсектицидам отмечена у более 700 видов насекомых (Thacker, 2002; Lee et al., 2003). Через 4–6 лет применения препарат становится малоэффективным (Adams et al., 2006; Park et al., 2008), а это означает развитие и изменение взаимоотношений «хозяин—патоген». Основой борьбы с резистентностью является чередо-

вание препаратов разного механизма действия и их экологически обоснованные концентрации (Feitelson et al., 2007; Altenbuchner et al., 2008; Simon et al., 2009). Известно, что основной вклад в биохимические механизмы формирования резистентности вносят неспецифические эстеразы, глутатион-S-трансферазы, феноксидазы (Kolle et al., 2006; Andrews et al., 2008), однако модель «классической селекции» СК₅₀ не объясняла причин быстрого появления высокоустойчивых популяций вредителей. В наших исследованиях тип чередующейся селекции энтомопатогенным бактериальным препаратом битоксибациллином 25 поколений чувствительной линии комнатной мухи сублетальными концентрациями в сочетании с селективирующей концентрацией (10-кратная СК₁₀) существенно ускоряла рост резистентности мух, по сравнению с традиционной селекцией СК₅₀ (Yu, 2008). При этом, стимуляция личинок комнатной мухи сублетальными концентрациями битоксибациллина индуцировала широкий спектр защитных реакций, расширяла границы нормы реакции, а сочетание с селективирующей концентрацией закрепляло этот процесс на генетическом уровне, повышая уровень метаболических процессов и устойчивость в целом, что имеет важное эволюционное значение в процессе формирования устойчивости у насекомых.

Формирование резистентности при разных способах селекции идёт различными путями: в формировании резистентности к битоксибациллину у линии комнатной мухи, подвергнувшейся воздействию сублетальными концентрациями препарата, ведущую роль играют неспецифические эстеразы и ламеллоциты, а в линии, подвергнувшейся селекции чередующимися концентрациями, — протеазы, феноксидазы, эозинофилы и макрофаги. Использование инсектицидов против насекомых-вредителей вызывает не только гибель или формирование резистентности насекомых, но и влияет на их биотические параметры, формируя разные жизненные стратегии особей в лабораторной микропопуляции. Ранее были отмечены факты физиологических изменений при однократном и многократном воздействии инсектицидов, например, снижение плодовитости (Zhang et al., 2003) и массы тела (Nagapasupathi et al., 2005) имаго, увеличение продолжительности личиночной стадии (Liu, Shen, 2003; Ren et al., 2001). Наши исследования показали, что один и тот же препарат, в данном случае битоксибациллин, в зависимости от дозы, может оказывать различ-

ное влияние на биотические параметры насекомого. У личинок комнатных мух, селективированных БТБ на уровне СК₅₀₋₆₀ (линия R-БТБ об), на протяжении 25 поколений происходило незначительное формирование резистентности к селектанту, оставаясь в рамках толерантности, обеспечиваемой, скорее всего, механизмами неспецифической устойчивости. При воздействии сублетальными концентрациями резистентность у личинок комнатной мухи (линия R-БТБ сл) на начальных этапах формировалась медленно, как и в случае селекции более высокими концентрациями, но в 15-м поколении произошёл резкий скачок — ПР=25, в 20-м поколении ПР=29. При чередующейся селекции резистентность на начальных этапах формировалась намного быстрее (линия R-БТБ др.), а затем её скорость замедлилась, но, тем не менее, ПР в 15-м и 20-м поколениях превышал значение такового у линии R-БТБ сл и во много раз при селекции на уровне СК₅₀₋₆₀.

В обеих линиях селекция вызвала увеличение плодовитости имаго, продолжительности стадии личинки и репродуктивного периода, а также выживаемости на стадии пупария по сравнению с чувствительной линией. В то же время, при селекции сублетальными концентрациями значительно сокращается средняя продолжительность жизни имаго, но численность данной микропопуляции поддерживается за счёт высокой выживаемости личинок. При чередующейся селекции выживаемость личинок меньше, чем в чувствительной линии, а численность микропопуляции поддерживается за счёт удлинения репродуктивного периода и более высокой выживаемости на стадии пупария.

Наши более ранние исследования показали, что добавление препарата в пищу личинок в концентрации на уровне СК₄₀₋₅₀ после 14 селекций вызывало заметное снижение плодовитости имаго, укорочение репродуктивного периода, повышение выживаемости на преимагинальной стадии развития, увеличение продолжительности жизни имаго.

До сих пор в энтомологии господствует точка зрения о преимущественной роли высокой степени плодовитости и селективного отбора высоко устойчивых особей в формировании популяций насекомых (Сухорученко, 2000; Рославцева, 2006). Однако часто быстрое формирование и высокую степень устойчивости видов класса насекомых невозможно объяснить только этим (Салтыкова и др., 2002; Гайфуллина и др., 2004). Функциональные особенности защитных реакций насекомых складыва-

лись как результат приспособления к конкретным условиям жизни вида (Enayati, 2005; Onstad, 2010). При том, что изучаются особенности популяционного, видового, сезонного, онтогенетического развития защитных реакций насекомых, эти работы недостаточно объясняют скорость и степень развития устойчивости (Natori et al., 1999; Wang et al., 2008; Stone, 2010). Одним из вариантов появления устойчивых насекомых можно рассматривать сочетание действия низких доз каких-либо факторов на насекомых в определённые стадии развития, вызывающих широкий спектр индуцированных защитных приспособлений, расширяя границы нормы реакции защитных систем у насекомых. Любое последующее более жёсткое воздействие будет приводить уже к отбору именно таких особей, с более широкими границами нормы реакции и быстро индуцируемыми защитными системами (Nikolenko, Saltykova, Gayfullina, 2011).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОРЮШЕК РОДА *Osmerus* (Osmeridae, Salmoniformes) РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

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

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток, Россия: skurikhina@gmail.com

Корюшки рода *Osmerus* — мелкие, пелагические рыбы, имеющие циркумполярное распространение. Они включают в свой состав проходную анадромную (нагуливающуюся в морских водах, размножающуюся в пресных) и жилую карликовую (постоянно обитающую в пресных водах) формы. Жилая форма содержит озёрные и озёрно-речные экотипы. В настоящее время отечественные ихтиологи выделяют два вида: *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) — европейская корюшка, и *Osmerus mordax* (Mitchill) — с подвидами *Osmerus mordax mordax* Mitchill, 1814 — восточно-американская или канадская и *Osmerus mordax dentex* Steindachner et Kner, 1870 — тихоокеанская или азиатская зубатая корюшка, зарубежные — три вида: *Osmerus eperlanus*, *Osmerus mordax* и *Osmerus dentex*. Европейская

корюшка широко распространена в озёрах и реках северо-западной части Европы и её прибрежных морских водах от Бискайского залива до Баренцева моря. Восточно-американская населяет водоёмы и прибрежные воды атлантического побережья Северной Америки от залива Святого Лаврентия до реки Делавер. Типично проходной вид тихоокеанской корюшки имеет самый большой ареал, охватывающий бассейны Северного Ледовитого океана (к востоку от Белого моря до залива Коронации в Канаде) и северную часть Тихого (от Берингова пролива до Воньсана (Корея) и Хакодате (Япония) в Азии и до острова Ванкувер в Северной Америке). В бассейнах Белого и Баренцева морей европейская и тихоокеанская корюшки обитают симпатрично.

В последнее время при изучении филогенетических связей и эволюции семейства *Osmeridae*, в том числе и рода *Osmerus*, активно используются генетические маркеры и выполнено несколько значимых работ. Однако корюшки Российской части ареала при проведении филогенетических исследований в анализе представлены единично. В связи с этим мы исследовали уровень генетического разнообразия и провели анализ популяционной структуры и родственных взаимоотношений европейской и тихоокеанской корюшек 14-ти популяций (325 особей), обитающих в Российских водах. Было использовано два генетических метода:

1 — прямое секвенирование гена *cytb*, 1-ой субъединицы цитохром с-оксидазного комплекса (COI) мтДНК и 1-го интрона гена белка фактора репликации (*rpS7-1*) ядерной ДНК;

2 — ПДРФ-анализ участков A8/A6/COIII/ND3 и ND3/ND4, кодирующих 6-ую и 8-ую субъединицы АТФазного комплекса, 3-ю субъединицу цитохром С-оксидазного комплекса и 3-ю и 4-ую субъединицы NADH-дегидрогеназного комплекса мтДНК.

При сравнении показателей генетического разнообразия объединённых выборок *O. m. dentex* морских бассейнов (ПДРФ-анализ) выявлено, что максимальные значения наблюдаются в Охотском ($h=0.8321\pm 0.03734$; $\pi=0.005538$), Беринговом (0.6626 ± 0.07946 ; 0.002820) и Японском (0.6476 ± 0.13379 ; 0.001678) морях. Суммарно средние показатели разнообразия мтДНК для выборок азиатских морей (0.8053 ± 0.03068 ; 0.004693) значительно превышают средние значения для выборок Европейской части ареала (0.3883 ± 0.07563 ; 0.001374), представляющей Карское

(0.3000 ± 0.11778 ; 0.000532) и Баренцево (0.4397 ± 0.09417 ; 0.001823) моря.

Количественная оценка величины генетических различий методом AMOVA, показала, что 44.63 % общей дисперсии связано с межвидовой структурированностью, 6.17% — с популяционной структурированностью и 49.20 % — с генетическим разнообразием внутри популяций. Все компоненты дисперсии статистически существенны ($p < 0.001$). Основная часть молекулярного разнообразия тихоокеанской корюшки заключена внутри выборок (89.40 % для азиатского региона и 98.44 % для европейского региона). На обширном ареале, включающем азиатские и европейские популяции, на долю региональной компоненты *O. m. dentex* приходится только 10.08% дисперсии. В пределах азиатской части ареала выявлена умеренная структурированность между морями (7.85%, $p < 0.01$) и крайне низкая популяционная структурированность (2.74%, $p < 0.001$). Для объединённой выборки европейского региона все компоненты молекулярной дисперсии статистически незначительны.

Величины внутривидовой дивергенции, в соответствии с ПДРФ-анализом, имеют очень низкие значения и в среднем составляют 0.049 % для тихоокеанской корюшки и 0.001 % — для европейской. Межвидовая дивергенция при этом очень высока (12.94%). Оценки нуклеотидной дивергенции использовали в качестве мер генетических дистанций при кластеризации (методы UPGMA, NJ, MP) операционных таксономических единиц, в качестве которых рассматривали:

- 1) гаплотипы мтДНК;
- 2) выборки, представляющие исследованные популяции;
- 3) выделенные иерархические группировки. Топологии построенных деревьев практически не отличаются и характеризуется присутствием двух устойчивых компактных кластеров, объединяющих гаплотипы *O. eperlanus* и *O. m. dentex* в соответствии с видовой принадлежностью без какой-либо дифференциации в зависимости от географической локализации.

По данным секвенирования дивергенция между *O. eperlanus* и *O. m. dentex* для гена *cytb* и COI составляет 8.9 %, и для *rpS7-1*—2.6 %. На основании полученных оценок были построены NJ, MP и ВА дендрограммы, топологии которых оказались конгруэнтными. В соответствии с топологией данных деревьев, филум общего предка рода *Osmerus* де-

лится на две филетические ветви, которые впоследствии формируют высоко поддерживаемые кластеры, объединяющие особей по их видовой принадлежности. Дифференциации на популяции по их географической локализации не наблюдается. При введении в анализ восточно-американской корюшки *O. m. mordax* её дивергенция с *O. m. dentex* составила для мтДНК 9.7 %, для грS7-1–2.5 %; с *O. eperlanus* 9.7 % и 1.6 % соответственно.

Таким образом, на основании двух разных генетических анализов были получены сходные результаты, свидетельствующие о том, что *O. eperlanus* и *O. m. dentex* формируют устойчивые кластеры в соответствии с видовой принадлежностью, но без подразделенности на локальные популяции в зависимости от их географической принадлежности.

Полученные оценки дивергенции при введении в анализ восточно-американской корюшки равнозначны для всех исследуемых таксонов, соответствуют уровню видového статуса и позволяют согласиться с мнением систематиков считающих, что род *Osmerus* состоит из трёх самостоятельных видов: *Osmerus eperlanus*, *Osmerus mordax* и *Osmerus dentex*.

Проведённый генетический анализ европейской и тихоокеанской корюшек Российской части ареала существенно дополняет имеющиеся в научной литературе сведения, а также базу данных GenBank по корюшковым рыбам.

ОСОБЕННОСТИ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ, ПРОТЕКАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ФРАГМЕНТИРОВАННОГО ЛАНДШАФТА ЛЕСОСТЕПИ

Снегин Э. А.

Белгородский национальный исследовательский университет
Белгород, Россия: snegin@bsu.edu.ru

На протяжении пятнадцати лет на юге Среднерусской возвышенности в условиях сильно фрагментированного ландшафта велись наблюдения за популяциями малоподвижных видов наземных моллюсков, а

также особо подвижных форм летающих насекомых. Помимо демографических характеристик изучалась структура популяционных генофондов на основе многоуровневого подхода, включающего анализ менделирующих морфологических признаков, изоферментных локусов и ДНК-фингерпринтов (RAPD, ISSR, SSR).

В своей оценке состояния популяций исследуемого региона мы исходили из двух основных представлений. Согласно первому представлению, критерием стабильного существования популяции является уровень её аллельного и генотипического разнообразия. Известно, что если в изолированной малочисленной популяции длительное время отсутствует обмен генетической информации с другими внутривидовыми группировками, то аллельное разнообразие такой популяции уменьшается вследствие инбридинга. А это, в свою очередь, значительно понижает жизнеспособность этой группы, так как определённый уровень генетической изменчивости, являясь «мобилизационным резервом», обеспечивает устойчивость популяции как системы (Шмальгаузен, 1939; Franclin 1980; Falconer, 1981). Стоит отметить, что, 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 гомозиготизации. Именно это грозит несбалансированным, внезапно возникшим «антропогенным» популяциям. Однако стоит также отметить, что никакого объективного стандарта, по которому можно было бы сравнивать уровень гетерозиготности, не существует, так как в реальных популяциях гетерозиготность сильно отличается у разных таксонов, и эволюционное значение её до конца не понято (Nevo, 1978, Левонтин, 1978).

Согласно второму представлению в условиях антропогенного прессинга усиливаются ответные компенсаторные реакции со стороны популяционных генофондов. Это явление отражено в нескольких работах. Например, известно, что превращение популяции из открытой в замкнутую может значительно изменить селективную ценность генов (явление «генетической революции», Майр, 1968). В такой ситуации в более выгодном положении оказываются так называемые гены «солисты», которые наиболее жизнеспособны в гомозиготном состоянии в отличие

от «хорошо смешивающихся генов», которые доминируют в открытых группах. Также компенсаторные реакции популяций отражены в метапопуляционной модели (Hanski, 1998, 1999, Tomimatsu, Ohara, 2003), согласно которой при увеличении степени фрагментации местообитаний увеличивается уровень миграции между популяциями, что значительно уменьшает вероятность возникновения инбридинговой депрессии. Ряд демографических наблюдений (Ray, 2001) показывает, что для метапопуляций, состоящих из большого числа мелких популяций, что собственно мы и наблюдаем в районе исследования, фрагментация может оказаться не столь значимой, так как размеры демов невелики и случайные отклонения в успешности размножения в них будут приближаться к таковым в больших популяциях. Кроме того, согласно положениям «теории эволюции со смещающимся равновесием» (Wright, 1970), в подразделённой метапопуляции наблюдается увеличение изменчивости на фоне снижения гетерогенности в субпопуляциях.

Ещё один момент связан с особенностью лесостепного ландшафта, где исследуемые нами виды издавна обитают в условиях фрагментации ареала. В таких изолированных или полуизолированных популяциях длительное время шёл отбор против рецессивных аллелей, отсюда отрицательное воздействие инбридинга в них намного меньше, чем в группах, которые сравнительно недавно оказались в условиях изоляции (Naikola et al., 2001; Tomimatsu, Ohara, 2003; Хански, 2010). Кроме того, считаем немаловажным отметить имеющиеся факты противодействия инбридинговой депрессии со стороны генов-модификаторов (Ланде, Берроуклаф, 1989), а также компенсаторных комплексов генов, нейтрализующих отрицательные эффекты высокого уровня гомозиготности (Струнников, 1974).

Основные выводы, полученные нами в ходе исследований, сводятся к следующему.

Усиливающаяся дифференциация популяций, вследствие разобщённости и разных векторов естественного отбора, о которой говорят увеличивающиеся индексы подразделённости (F_{st} и Φ_{st}), вызывает появление оригинальных групп. В некоторые из них, вследствие естественного отбора и компенсаторных реакций генома, начинают доминировать особи толерантные к воздействию человека, в частности, с более активной репарационной системой, препятствующей мутационному давлению. Кро-

ме того, усиливающаяся разобщённость популяций вызывает повышение уровня гомозиготности по одним и тем же «революционным» аллелям, которые обеспечивают длительное существование изолированных групп в условиях фрагментированного ландшафта.

Антропогенный фактор, усиливающий явление инсультризации, одновременно выступает в качестве фактора увеличивающего миграционные процессы между популяциями. Через сенозаготовку и транспортировку сельхозпродукции из малоизменённых крупных популяций улитки переносятся в небольшие по площади естественные биотопы, где, либо пополняют генофонды изолированных групп, либо основывают новые колонии (в том числе и на месте ранее погибших). Это обеспечивает необходимый для выживания вида уровень обмена генами между группами, составляющий 1—2 особи за поколение.

Достоверно высокие значения коэффициента инбридинга и низкая эффективная численность характерны для популяций уязвимых видов моллюсков *Helicopsis striata*, *Cepaea vindobonensis*, *Helix pomatia*, что подтверждает их охранный статус. Особо охраняемый вид *Lucanus cervus* (жук-олень), судя по структуре популяционных генофондов и эффективной численности, в районе исследования обладает высокой жизнеспособностью. Чрезвычайная генетическая близость групп этого вида, несмотря на их сильную разобщённость, поддерживается повышенной миграционной активностью. Это позволяет рассматривать население *L. cervus* в районе исследования, как единую панмиктическую популяцию.

Эврибионтные виды моллюсков *Chondrula tridens* и *Bradybaena fruticum*, традиционно являющиеся индикаторами антропогенного воздействия, в силу своей биологии и метапопуляционной структуры демонстрируют мозаику приспособительных возможностей своих генофондов, по состоянию которых в некоторых случаях весьма сложно судить о степени влияния человека. В этом отношении более стенобионтные и уязвимые виды, популяционная структура которых сохраняет первобытный характер, оказываются лучшими «контролерами» сукцессионных процессов.

В заключение стоит отметить, что прямое наблюдение за динамикой генофондов и демографической структурой популяций продемонстрировало значительное отклонение от прогнозов, построенных нами

ранее на основе интегральных показателей математических моделей. Этот факт налагает определённые ограничения на использование этих моделей для получения реальной картины эволюционных преобразований, протекающих в условиях урбанизации.

Секция ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Устные доклады

КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ ГРЫЗУНОВ КАВКАЗА КАК МОДЕЛИ В ИЗУЧЕНИИ ПРОБЛЕМ ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Баскевич М. И., Потапов С. Г., Миронова Т. А.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва Россия: mbaskevich@mail.ru*

Изучение криптических видов открывает новые возможности для рассмотрения проблем вида и видообразования. Существование таких видов позволило доказать обоснованность биологической концепции вида по сравнению с морфологической. С другой стороны, существование криптических видов согласуется и с получившей в последние годы широкое распространение эволюционной (филогенетической) концепцией вида (Cracraft, 1983). По-существу, филогенетическая концепция вида смыкается с морфологической (Майр, 1968). Однако в случае использования хромосомных признаков, по которым, чаще всего и различаются криптические виды, можно судить и о степени репродуктивной изоляции сравниваемых форм. Это обстоятельство сближает эволюционную концепцию вида с биологической. В понимании проблем видообразования также имеется ряд дискуссионных моментов, подходы к решению которых могут быть намечены при изучении криптических видов, и в частности, видов-двойников. Так, существование симпатрических видов-двойников иногда рассматривают как одно из доказательств симпатрического видообразования (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Воронцов, 1999; и др.). Однако многие придерживаются мнения, что эти виды формируются аллопатрично и что их эволюция не отличается в принципе от эволюции других видов, а перекрывание ареалов видов-двойников может произойти при их расселении (Майр, 1968; Степанян, 1972, и др.).

В докладе рассматриваются проблемы вида и видообразования на моделях криптических видов грызунов Кавказа. В качестве моделей

криптических видов использованы виды-двойники одноцветных мышовок Кавказа и представители подрода *Terricola*. Используются собственные и литературные данные, основанные на цитогенетическом и молекулярно-генетическом анализе, а также методах многомерной морфометрии, совокупное применение которых позволяет оценить процессы диверсификации предлагаемых к рассмотрению модельных объектов, криптических видов грызунов Кавказа.

Группа одноцветных мышовок Кавказа объединяет 6 кариоформ, рассматриваемых в рамках 4-х криптических видов, характеризующихся аллопатрическим распространением с оптимумом ареалов в субальпийском поясе Большого и Малого Кавказа: *S. caucasica* (2n=32, NF=48, 2n=32, NF=46), *S. kluchorica* (2n=24, NF=48), *S. kazbegica* (2n=42, NF=52, 2n=40, NF=50), *S. armenica* (2n=36, NF=52) (Соколов и др., 1981, 1986; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, Малыгин, 2009). Степень хромосомных отличий между видами группы предполагает их репродуктивную изоляцию, что согласуется с биологической концепцией вида. По результатам сравнительной кариологии (рутинная, G-, C-, AgNOR-окраска хромосом) и данным секвенирования гена *cytb* подтверждена видовая дифференциация одноцветных мышовок Кавказа и их подразделённость на западную и восточную группы. Этот результат, вероятно, связан с событиями плейстоценовой истории и может рассматриваться в рамках аллопатрической модели формообразования. Использование в молекулярных исследованиях в качестве внешней (базальной) группы *S. subtilis*, известной из отложений позднего плиоцена Восточной Европы (Топачевский, 1965), может служить подтверждением выше упомянутой гипотезы. В то же время, принимая во внимание, выявленную корреляцию в распространении видов-двойников и кариоформ одноцветных мышовок Кавказа с вариантами поясности, можно высказать предположение о взаимосвязи эволюции этой известной с плиоцена (Верещагин, 1959) группы Кавказских эндемиков с формированием высотно-поясной структуры Кавказа и их более раннюю диверсификацию.

На территории Российской части Кавказа обитают два сосуществующих кариологически дискретных вида-двойника подрода *Terricola*: кустарниковая, *T. majori* (2n=54, NF=60), населяющая лесной пояс, и дагестанская, *T. daghestanicus* полёвки. Последняя представлена в России

только двумя кариоформами (2n=52, NF=58; 2n=54, NF=58) из 11-ти географически замещающих хромосомных форм (2n=38-54, const NF=58), населяющих субальпийский пояс Большого и Малого Кавказа (Иванов, Темботов, 1972; Хатухов и др., 1976; Ахвердян и др., 1992; и др.). Ареалы *T. majori* и *T. daghestanicus* отчасти перекрываются при отсутствии гибридизации в местах контакта, что свидетельствует в поддержку биологической концепции вида. Реконструированная филогения (*cytb*) *Terricola* фауны России не выявила близости видов-двойников *T. majori* и *T. daghestanicus*, обитающих в смежных высотных поясах гор Кавказа. Напротив, *T. daghestanicus* оказалась ближе к другим представителям *Terricola* фауны России, нежели к *T. majori*. Таким образом, полученные данные не подтверждают реальности видообразования без изоляции: за счет различных направлений отбора на градиенте природных условий («градиентная» модель — Moritz et al. 2000) и свидетельствуют скорее в пользу аллопатрического пути видообразования. Полученные данные, основанные на результатах фенетического анализа неметрических признаков, а также пропорций черепа у сосуществующих на Кавказе видов-двойников *M. (T.) majori*, *M. (T.) daghestanicus* и аллопатрического вида *M. (T.) subterraneus* в совокупности с молекулярными и хромосомными результатами, использованы для обсуждения и косвенного подтверждения гипотезы возвратного изоморфизма. Эта гипотеза объясняет происхождение сосуществующих видов-двойников в рамках аллопатрической модели, подтверждением чего в данном случае могут служить резкие различия между *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* по генотипическим признакам, а их сходство по фенотипическим характеристикам, может быть объяснено как явление вторичное, возникшее после перекрывания их ареалов.

Таким образом, полученные на двух моделях криптических видов грызунов Кавказа данные, свидетельствуют в поддержку биологической концепции вида и аллопатрического видообразования.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 12-04-01139а.

АССОРТАТИВНОСТЬ СПАРИВАНИЯ И ПОДДЕРЖАНИЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ И ЛАБОРАТОРНЫХ КУЛЬТУРАХ НАСЕКОМЫХ

Беньковская Г. В., Никоноров Ю. М.

Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН
Уфа, Россия: bengal2@yandex.ru

В современном мире, в условиях изменений окружающей среды под действием климатических факторов и антропогенного влияния, особую значимость приобретает способность популяции к поддержанию внутреннего гомеостаза. Эта способность обеспечена популяционным адаптивным потенциалом. Она может выражаться как способность к сохранению широкой нормы адаптивных реакций всеми особями популяции, что не всегда возможно, либо как способность к формированию подразделённой структуры с образованием различающихся по скорости и устойчивости реакции на происходящие изменения субпопуляционных групп. Результатом подразделённости структуры популяций становится в первую очередь снижение уровня конкуренции, что способствует поддержанию эффективной численности популяции, её адаптивного потенциала и сохранению генофонда. Таким образом, фенотипический полиморфизм, реализующий генетический полиморфизм в популяциях насекомых, становится базой, на которой основано благополучие популяции и вида в целом.

Одним из механизмов поддержания устойчивого полиморфизма в популяции можно считать формирование репродуктивных барьеров, чему способствует ассортативность спаривания. Этот эффект — основа для проявления действия частотнозависимого отбора, в результате которого происходит не только дифференциация субпопуляционных групп, но и сохранение в составе генофонда редких генотипов (Завадский, 1968; Шишкин, 1987). Таким образом, ассортативность спаривания — один из основных факторов формирования подразделённой структуры популяции.

Работы по ассортативности спариваний дрозофилы (Марков, Куликов, 2006) показали, что в основе её лежит иммунохимический меха-

низм распознавания партнера, реализуемый в ходе поведенческих актов выбора. Нарушение правил выбора влечёт за собой проявление другого репродуктивного барьера — гибридной несовместимости (Rieseberg et al., 2004). Насколько общими являются принципы выбора партнера, мы наблюдали в течение ряда лет в природных популяциях колорадского жука, в лабораторных выборках из природных популяций этого же вида и в лабораторных линиях комнатной мухи. При всех различиях процесса выбора партнёра и поведения при спаривании, для обоих видов характерно ощупывание самцом антенн самки непосредственно перед началом копуляции. Однако проявления ассортативности были связаны с очень сильно различающимися (на первый взгляд) характеристиками.

В популяциях колорадского жука — вида, настолько эволюционно молодого и полиморфного, что до сих пор нет чёткого подвидового разделения, — существует устойчивый сбалансированный полиморфизм, внешним выражением которого является разнообразие рисунка покровов (Фасулати, 1985; Беньковская, 2008; Удалов и др., 2010).

В серии экспериментов нам удалось показать, что при всём разнообразии можно выделить 3 основных морфотипа, различающихся по степени меланизации покровов — ахромисты (А), меланисты (М) и интермедиаты — промежуточный тип (П), различающиеся по ряду эколого-физиологических характеристик (Беньковская, 2006, 2007, 2009; Беньковская, Никоноров, 2008). Пятилетние результаты наблюдений в природных условиях, при которых регистрировали пары имаго *in copulo*, а затем определяли их морфотипы, а также наблюдения над спариванием в лабораторных условиях в тесте с возможностью выбора партнера показали, что в тотальной группе спаривавшихся имаго (всего 375 пар) из всех возможных вариантов спаривания отсутствовал только один — самка М × самец А. В ряде случаев, когда такая пара находилась, попытки спаривания прекращались после ощупывания самцом антенн самки (10 случаев).

Глубокие генотипические различия между морфотипами А и М находят отражение и в таких показателях приспособленности, как продолжительность жизни и плодовитость при спаривании. В лабораторных условиях в течение 1 летнего сезона мы вели регистрацию продолжительности жизни для 40 пар имаго, принадлежавших к разным морфотипам.

В нашем эксперименте как самки, так и самцы морфотипов А и М жили в среднем на 30 суток дольше, чем представители морфотипа П (соответственно, 80—95 суток и 50—54 суток). В то же время, плодовитость при спариваниях в тестах без выбора партнёра (пары формировали искусственно) была максимальной в варианте П×П, хотя жизнеспособность потомства была в этом варианте низкой.

Такие резкие колебания плодовитости и жизнеспособности потомства свидетельствуют о наличии определённой ассортативности, и о различных репродуктивных стратегиях у имаго разных морфотипов.

В лабораторной популяции комнатной мухи, ведущей начало от линии Соорег, мы обнаружили сосуществование долго- и короткоживущих особей. Путём селекции по срокам массовой репродукции удалось выделить как гетерогенные, так и инбредные линии рано размножающихся и короткоживущих особей (линия *Sh28*) и особей, живущих в 1,5–2 раза дольше (линия *L2*), со сроком массовой репродукции, сдвинутым на 2 недели (Беньковская, 2010). Поддержание в одной популяции таких субпопуляционных групп возможно, как мы считаем, благодаря ассортативности. При проведении серии реципрокных скрещиваний между особями из инбредных линий *Sh28* (средняя продолжительность жизни 25 сут.) и *L2* (средняя продолжительность жизни 45 сут.) мы наблюдали снижение плодовитости при спаривании самок *Sh28* с самцами из другой линии.

Биологический смысл и значение ассортативности спаривания в лабораторных линиях комнатной мухи, отличающихся, как и многие лабораторные линии других видов насекомых повышенной плотностью, заключается в дифференциации во времени развития потомства, что снижает конкуренцию за ресурсы и способствует поддержанию в популяциях устойчивого полиморфизма, повышающего шансы сохранения популяции в изменяющихся условиях. В этом случае мы также наблюдаем сосуществование в одной популяции группы особей с различными стратегиями жизни. И хотя принято делить на *r* и *K*-стратегов виды (Солбриг, Солбриг, 1982) или популяции (Скулачев, 1998), мы предполагаем, что подразделение по жизненным стратегиям — общее явление, характерное для популяций многих видов как внутрипопуляционный полиморфизм.

Работа поддержана грантом РФФИ № 12-04-01450-а.

КАРИОЛОГИЯ ЛИННЕЕВСКОГО ВИДА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ, ПОЛИТИПИЯ И ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ

Булатова Н. Ш.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: ninbul@mail.ru*

Нобелевская премия за открытие новой области науки, ведущей к пониманию роли хромосом в наследственности и эволюции, была присвоена в 1933 г. американскому профессору Томасу Ханту Моргану. Благодаря совершенствованию методов, за 80 последующих лет анализ хромосом прошёл ряд уровней, прогрессируя от классической цитогенетики до хромосомики, с всё большим проникновением в молекулярную структуру и функционирование хромосомного генома. Опыт кариологии растений и двукрылых в применении к вопросам вида и видообразования воплощён в труде Т. Добжанского (*Genetics and the origin of species*), опубликованном Колумбийским университетом в США в 1937 г. и по существу венчающем классическую моргановскую школу. Как выходец из русской цитогенетической школы (ученик Г. А. Левитского), Добжанский своей всемирно известной книгой смог выразить передовые теоретические и экспериментальные направления ведущих школ своего времени, хромосомной Т. Моргана и генетико-географической Н. И. Вавилова, в исследовании биологических видов.

Линнеевский вид как система — принцип Вавилова (1930), основанный на изучении культурной флоры в мировом масштабе ботанико-географическим методом. Адекватный подход в применении к млекопитающим на поколение позже был обеспечен исследованиями кариотипа. Начиная со сводки по числу хромосом у позвоночных животных, опубликованной в послевоенной Швейцарии (Matthey 1949: *Les Chromosomes des Vertebres*), повсеместно возрос интерес к изучению хромосомных наборов у диких видов.

С изложения содержания сводки Р. Маттея по млекопитающим Н. Н. Воронцовым в 1956 г. (публикация 1958 г.) начинаются и до сих пор

актуальны исследования по природной изменчивости хромосом в разных таксономических группах. К настоящему времени хромосомный анализ млекопитающих в СССР и современной России прошёл этапы от кариосистематики рутинного уровня (Орлов, 1974) и сравнительной цитогенетики на уровне дифференциальной окраски хромосом (Орлов, Булатова, 1983; Раджабли, Графодатский, 1977, 1978) до сравнительной хромосомики (Графодатский, 2004; Grafodatsky et al 2011).

Применение новых методов не только позволяет углубиться в строение хромосом и генома, но открывает новые перспективы анализа внутривидового полиморфизма, политипии и не доступных ранее исследованию гибридных зон на видах отечественной териофауны модельных групп р.р. *Sorex*, *Microtus* (Bulatova et al 2011; Horn et al 2012; Polly et al 2013; Булатова и др. 2013).

Исследования поддержаны грантом РФФИ 12-04-0183.

СМЕНА ГАПЛОТИПА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК В ИСТОРИИ ПОПУЛЯЦИИ И ВИДА

Гребельный С. Д.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: sgrebelnyi@gmail.com

Согласно господствующим представлениям митохондриальная ДНК передаётся от материнского организма к его потомкам неизменной. Потомки, развившиеся из яиц одной самки (или одного гермафродитного организма), лишь по прошествии многих поколений показывают заметные различия, связанные с накоплением нуклеотидных замен при репликации мтДНК, сопряжённой с делением митохондрий и несущих их клеток. Считается, что митохондрии спермиев не передаются потомству, рекомбинация в митохондриальном геноме отсутствует, а потому естественное клонирование материнских митохондрий делает их хорошим материалом для определения филогенетической близости организмов и оценки времени дивергенции популяций, видов и более высоких таксонов.

Самый простой случай нарушения привычной ситуации, при которой в ходе обычной, дарвиновской эволюции вместе с постепенным накоплением морфологических отличий виды накапливают нуклеотидные замены в митохондриальной ДНК, наблюдается при гибридогенезе (Даревский, 1958; Боркин и Даревский, 1980; Даревский и Даниелян, 2001). Однополо-женские виды ящерицы, появившиеся благодаря скрещиванию и неспособные из-за нарушения мейоза к двуполому размножению, размножаются партеногенезом. Они отличаются по морфологическим признакам (и по ядерным маркерам) от обоих предковых видов, но наследуют митохондриальный геном только одного из них — того, самка которого участвовала в скрещивании.

Более необычная ситуация выявляется при изучении перманентных гибридов, поддерживающихся в природе путём постоянной межвидовой гибридизации — это европейская съедобная лягушка *Rana esculenta* (Бергер Л., 1976; Lada et al., 1995.), карповые рыбы *Rutilus* и *Abramis* (Яковлев и Слынько, 1998), рифообразующие кораллы *Acropora* (Vollmer and Palumbi 2002). Они сохраняют двуполое размножение благодаря погеномному расхождению хромосом (в мейозе весь гаплоидный набор хромосом, полученный от одного предка, отходит к одному полюсу веретена). В этом случае гибридная форма, ясно отличающаяся от породивших её форм и нередко описываемая систематиками как самостоятельный вид, может нести мтДНК одного, либо другого родительского вида.

Ещё более странную картину мы наблюдаем, когда нарушается преемственность митохондриального гаплотипа, и животные, принадлежащие, судя по морфологическим признакам к одному виду, в некоторых частях ареала несут мтДНК чужого вида. Но весьма близкие митохондриальные гаплотипы обнаруживаются у представителей разных видов и даже родов. Такие примеры наиболее подробно изучены у полёвок — *Myodes* (= *Clethrionomys*) и *Alticola* (Lebedev et al., 2007; Абрамсон, 2007), и их традиционно объясняли последствиями древней гибридизации. Именно ей пытаются объяснить теперь новые данные, относящиеся к филогенетическим взаимоотношениям белого *Ursus maritimus* и бурого *U. arctos* медведей (Hailer et al., 2012). Датированная по нескольким ядерным генам дивергенция этих видов произошла около 600 тысяч лет назад, но мтДНК показывает сходство, гораздо более близкое, чем наблюдается между гео-

графически удалёнными друг от друга популяциями бурого медведя. Это странное несоответствие заставляет исследователей полагать, что в связи с четвертичными колебаниями климата белый медведь, подобно островным популяциям полёвок, всего несколько тысяч лет назад претерпел резкое сокращение численности, приведшее к межвидовой гибридизации. Однообразие его митохондриальных гаплотипов будто бы указывает на то, что все ныне живущие белые медведи — потомки немногих участвовавших в гибридизации самок бурого медведя.

Наконец, совершенно удивительный случай полиморфизма мтДНК отмечен для североамериканского красного волка *Canis rufus*. Эта форма, долгое время рассматривавшаяся как самостоятельный вид, вовсе не имеет собственного митохондриального генома. Все изученные особи красного волка были носителями мтДНК койота *Canis latrans* или обычного, серого волка *Canis lupus* (Wayne and Jenks, 1991). Подобную замену митохондриального гаплотипа на гаплотип домашней собаки позднее обнаружили у многих особей койота в урбанизированных районах США (Adams et al., 2003).

Все перечисленные случаи изменения гаплотипа мтДНК были объяснены описавшими их исследователями как результат внесения мтДНК извне, от другого вида. Собственно, с образованием новой формы или вида изменялся не сам гаплотип, а формальный статус популяции. В своих филетических реконструкциях мы понимаем, что гибридизация служит механизмом новообразования, а мтДНК только исполняет роль консервативного маркера. Гибридное видообразование (появление оригинального сочетания признаков, определяемых многочисленными ядерными генами), если систематики признают его свершившимся фактом, происходит скачком, а мтДНК лишь постепенно накапливает, как предусмотрено дарвиновской традицией, мелкие ненаправленные изменения, по прошествии значительного времени позволяющие строить кладограммы. Такое понимание процесса соответствует укоренившемуся у зоологов пониманию значения мтДНК для филогении и генеалогии.

В рамках наших привычных представлений митохондриальный геном считается развивающимся совершенно независимо от ядерного; лишь немногие специалисты (см. напр. Kondrashov, 1997) рассматривают его как гармоничную, неотъемлемую часть большого генома эукариотической клетки. Преобразование митохондриальных генов в крупном

масштабе эволюционного времени должно происходить синхронно с остальными генами, тем более что большая часть генов, продукты которых работают в митохондриях, локализована в ядре и, следовательно, охвачена рекомбинационными процессами, составляющими суть мейоза и сопровождающими половое размножение. Однако об участии мтДНК в рекомбинации сейчас известно только по работам, посвящённым дрожжам, мидиям и по медицинским наблюдениям (Kraytsberg et al., 2004). В тканях человека обнаружены дефектные митохондрии, содержащие продукты рекомбинации отцовской и материнской ДНК.

Хорошо известно, что гены, локализованные в митохондриальной хромосоме, имеют копии в хромосомах ядра (так называемые *numts*). Полная копия митохондриальной хромосомы пока обнаружена только в ядре растений (*Arabidopsis*). Среди животных самая большая нуклеотидная последовательность (12536 bp), дублирующая в ядре текст мтДНК, составляет 74% её полной длины. Она обнаружена у «крупных кошек» рода *Panthera*, в который отнесены тигр, снежный барс, ягуар, леопард и лев (Kim et al., 2006). Авторы работы обоснованно полагают, что ими обнаружена копия мтДНК далёкого предка современных видов, попавшая в ядро ещё до дивергенции рода. Многочисленные небольшие фрагменты мтДНК обнаружены также в ядерном геноме человека.

Прямых указаний на перенос ядерных копий обратно в хромосому работающей митохондрии и на существование регулярного обмена между митохондриальной хромосомой и её апробированной отбором архивной копией пока нет. В пользу существования такого переноса к настоящему времени говорят следующие косвенные свидетельства.

1) некоторые гены работающих митохондрий имеют интроны и множественные повторы, характерные для ядерной ДНК.

2) мтДНК организована очень экономно и почти не содержит «пустых», некодирующих участков. В течение длительной эволюции от самых простых эукариотических клеток до млекопитающих её организация была упорядочена, «олигомеризована», и у большинства современных многоклеточных организмов содержит от 16 до 18 тысяч нуклеотидных пар, кодирующих 36—37 локусов. Но у партеногенетических видов, утративших мейоз, митохондриальная хромосома почему-то накапливает тандемные дубликации, и её длина достигает 27 тысяч пар и более.

3) интроны, присутствующие в *pumt(ax)* не просто засоряют занесённую в ядро мтДНК, а выполняют определённую функцию. Вероятно, они нужны как инструмент рекомбинации. Гены, прослеженные в разных линиях эукариотических организмов и перенесённые в ядро в разные периоды эволюции, довольно быстро наполняются интронами и содержат, примерно, одинаковое их число (Ahmadinejad et al., 2010).

4) в древних и более молодых *pumt(ax)* интроны нередко располагаются в тех же местах даже у совсем неродственных видов, которыми приобретены независимо.

5) в некоторых группах организмов — у гидроидов, сцифомедуз, некоторых известковых губок (Hydrozoa, Scyphozoa, Porifera) митохондриальная хромосома разделена на несколько мелких хромосом (Lavrov and Lang, 2005; Kayal et al., 2013), что можно считать аргументом в пользу существования загадочного механизма рекомбинации, способствующего эволюции митохондриального генома.

СИСТЕМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ВИДА У ПРОСТЕЙШИХ

Довгаль И. В.

*Институт зоологии НАН Украины
Киев, Украина: dovgal@izan.kiev.ua*

Один из создателей общей теории систем Л. Берталанфи определяет понятие системы как совокупность элементов, находящихся во взаимодействии. Н. И. Вавилов одним из первых начал рассматривать биологический вид как систему, относя к элементам этой системы (подсистемам) подвиды, формы, расы и т. п. С развитием популяционной генетики в качестве подсистем вида начали рассматривать популяции. На этом базируется наиболее популярная сейчас биологическая концепция вида, основанная на представлениях о наличии успешного полового размножения в пределах одного генофонда и изоляции последнего от других генофондов. Соответственно, понимание вида как целостной системы означает, что между особями данного вида существуют не только

связи по происхождению, но, прежде всего, реальное взаимодействие в данный момент времени.

Однако в случае с простейшими применение биологической концепции вида связано с разного рода трудностями, а в отношении агамных простейших она оказывается вообще неприменимой, что отмечают Ф. Добжанский, Э. Майр, Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. Алексеев и другие. Соответственно, проблема вида у простейших имеет два основных аспекта: особенности видовой формы существования у простейших, обладающих половым процессом, и проблема вида у облигатно агамных форм. В связи с этим, разными авторами предлагались различные классификации вида. Например, А. В. Янковский предложил подразделить виды на агамные (или клональные); агамно-амфимиктические (или факультативно-амфимиктические) и облигатно-амфимиктические. Сходную классификацию предлагал и Ю. И. Полянский.

К числу особенностей жизненного цикла агамно-амфимиктических протистов относится преобладание агамного размножения и его чрезвычайная быстрота. Благодаря этому происходит быстрое нарастание численности популяции, при котором получается большое число генетически однородных особей (клон). При этом у таких протистов обнаружены механизмы, компенсирующие гомозиготацию, например, системы типов спаривания, препятствующие копуляции или конъюгации в пределах клона.

Несколько иные механизмы служат для обеспечения целостности вида у агамных простейших. Согласно определению Н. В. Тимофеева-Ресовского, агамный вид — это система близких биотипов, обладающих близкородственными генотипами, населяющих определённую территорию (или акваторию) и связанных общностью своей эволюционной судьбы. У ряда видов агамных простейших обнаружена внутривидовая изменчивость, позволяющая судить о сложной структуре вида. Так, известны морфологические биотипы у раковинных амёб, межштаммовые различия у голых амёб (по устойчивости к температуре, спирту, метионину). Сложная структура вида обнаружена у паразитических агамных простейших, в частности, у кишечных амёб. Различные формы внутривидовой изменчивости широко представлены у других агамных форм — трипаносом, лейшманий, трихомонад, амёб группы «*limax*». Следовательно, приведённые

выше высказывания об отсутствии видов у агамных простейших на практике опровергаются. Как отмечает Э. Майр: «...опыт систематики агамных организмов показывает, что при описании видов здесь возникает не больше трудностей, чем в группах с половым размножением той же примерно степени изученности, а возникающие трудности принципиально сходны».

Имеются сведения о том, что у агамных простейших наблюдается целый ряд механизмов, повышающих полиморфизм популяций, и не связанных с изменением генома, таких как модификация, длительная модификация, эпигенетическая изменчивость. Возможно также, что обмен генетической информацией происходит при так называемых «агамных слияниях» или парасексуальных процессах. Л. Н. Серавин и А. В. Гудков различают следующие типы агамных слияний.

1. Псевдокопуляция — когда имеет место полное слияние двух особей (наблюдалась у амёб и солнечников). При этом цитоплазма может перемешиваться и происходит (в случае многоядерности) случайный обмен ядрами особей.

2. Плазмодизация — слияние многих клеток и образование многоядерного плазмодия, не способного передвигаться по субстрату (у амёб и трипаносом).

3. Псевдоконъюгация — частичное, с помощью цитоплазматических мостиков, временное слияние простейших (у солнечников и раковинных амёб).

Правда, во многих случаях агамные слияния связаны с нападением на крупную добычу. Однако одновременно может происходить (и, как показано в ряде экспериментов, происходит) обмен ядрами и другими ДНК-содержащими органеллами. Даже если при этом не происходит непосредственного обмена фрагментами генома (или полным геномом), при таких слияниях возможно взаимодействие между ядрами слившихся особей, подобное взаимодействию ядер в гетерокарионтическом мицелии грибов класса Deuteromycetes. Принципиальная возможность такого взаимодействия экспериментально показана, в частности, для *Amoeba proteus* А. Л. Юдиным.

Таким образом, не только для агамно-амфимиктических, но и для агамных простейших характерна видовая форма существования. При этом пути обеспечения целостности вида у одноклеточных и мно-

гоклеточных организмов также сходны. Среди многоклеточных также представлены факультативно-амфимиктические и клональные виды, по отношению к которым, соответственно, неприменимы биологическая концепция вида и понятие популяции. Вид у простейших имеет сходную с видом многоклеточных организмов системную организацию. В качестве подсистем в обоих случаях можно рассматривать популяции (для амфимиктических форм), подвиды, расы, биотипы, стадии жизненного цикла и т. п. Единственным существенным отличием, по нашему мнению, является то, что гаметы амфимиктических протистов представляют собой целостные организмы, часто морфологически неотличимые от вегетативных особей и подверженные воздействию сходного комплекса факторов внешней среды.

***Aegilops tauschii*: АЛЛЕЛЬНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ФЕРМЕНТНЫХ ГЕНОВ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДА**

Дудников А. Ю.

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

Aegilops tauschii — дикий диплоидный злак ($2n = 14$, геном DD), преимущественно самоопылитель, широко распространённый в центральной Евразии. Большой интерес в мире к изучению *Ae. tauschii* связан с его исключительной практической значимостью: геном D *Ae. tauschii* вошёл в состав генома мягкой пшеницы. *Ae. tauschii* является наиболее важным диким родичем мягкой пшеницы: в селекционной работе он используется как донор хозяйственно-ценных генов для её улучшения.

Также *Ae. tauschii* является идеальным модельным объектом для эволюционно-генетических исследований. Он существует в промежуточном состоянии незавершённого адаптивного видообразования: *Ae. tauschii* дивергировал на два подвида, ssp. *tauschii* и ssp. *strangulata*, которые чётко и существенно различаются генетически; при этом генетический барьер между подвидами отсутствует; промежуточные, «гибридные», генотипы

в природных условиях элиминируются естественным отбором как менее приспособленные.

В данной работе были исследованы электрофоретически 307 образцов *Ae. tauschii* из различных мировых коллекций и коллекции автора: 160 образцов подвида *tauschii* и 147 — подвида *strangulata*, представляющих весь ареал вида от Турции до Киргизии. Было изучено 20 ферментных генов, полиморфных у *Ae. tauschii*; 10 из них были существенно полиморфными.

Климатические данные для каждого из 307 местообитаний были взяты из базы данных WORLDCLIM компьютерной системы ArcGIS. Было использовано 49 климатических параметров: осадки, минимальная, максимальная и средняя температуры — для каждого месяца, а также суммарное годовое количество осадков. Полученные данные были исследованы такими методами многомерного статистического анализа как главные компоненты, множественный анализ соответствий и 2-block PLS. Было показано, что вариабельность климатических условий среди местообитаний *Ae. tauschii* хорошо отражается «двумя ортогональными векторами».

«Первый вектор» в основном определяется отрицательным вкладом уровня осадков и минимальных температур зимнего периода.

«Второй вектор» в основном определяется отрицательным вкладом максимальных температур летнего периода и положительным вкладом уровня осадков в конце весны и летом.

Ae. tauschii характеризуется высоким уровнем вариабельности по «второму вектору», при этом наиболее высокий уровень вариабельности свойственен подвиду *tauschii*. Такое разнообразие по «второму вектору» отражает большую толерантность вида к вариабельности температуры и осадков во время летнего периода.

Для подвида *strangulata* характерен также высокий уровень вариабельности по «первому вектору». При этом местообитания *ssp. strangulata* чётко «распадаются» на два отдельных кластера: местообитания в районе прикаспийского Ирана, характеризующиеся приморским климатом, с зимой тёплой и с высоким уровнем осадков, — и все остальные местообитания. «Кластер местообитаний приморского Ирана», в свою очередь, чётко разделяется на западный прикаспийский Иран (WPI), характеризующийся наиболее высоким уровнем осадков в регионе, и относительно «менее

влажный» восточный прикаспийский Иран (EPI). Было отмечено, что эти три группы образцов, из местообитаний в климатически различных зонах (WPI, EPI и остальной ареал подвида *strangulata*), чётко различаются также и по аллельной вариабельности ферментных генов в пространстве двух первых осей диаграммы рассеивания, полученной методом множественного анализа соответствий.

В отличие от подвида *strangulata*, для подвида *tauschii* характерен относительно небольшой уровень вариабельности по «первому климатическому вектору».

«Разброс» местообитаний *Ae. tauschii* в пространстве главных компонент по «первому климатическому вектору» отражает процесс адаптивной внутривидовой дивергенции: *ssp. strangulata* «предпочитает» местообитания с климатом «приморского типа», с тёплой и влажной зимой, в то время как *ssp. tauschii* занимает в основном местообитания с «континентальным климатом», с относительно сухим и холодным зимним периодом.

Было отмечено, что аллельная вариабельность ферментных генов *Acp1*, *Ak*, *Est2*, *Est5*, *Got1*, *Got2* и *Got3* коррелирует с климатом по «первому вектору». Очевидно, эти гены были вовлечены в процесс адаптивной внутривидовой дивергенции *Ae. tauschii*.

У *ssp. tauschii* для ферментных генов *Cat2* и *Fdp* было отмечено соответствие аллельного полиморфизма — вариабельности климата по «второму вектору». По-видимому, *Cat2* и *Fdp* были в числе генов, аллельная вариабельность которых «помогла» подвиду *tauschii* в его успешной географической экспансии далеко на восток от Каспийского моря.

Проведённое исследование показало, под воздействием каких климатических факторов происходило разделение *Ae. tauschii* на подвиды, а также выявило ряд ферментных генов, аллельный полиморфизм которых был вовлечён в адаптивные процессы в популяциях вида. Изучение в дальнейшем полиморфизма последовательностей ДНК этих генов, а также сравнительный анализ кинетических характеристик кодируемых этими генами ферментов, даст возможность получить интересные результаты в области генетических основ адаптивного видообразования на таком модельном объекте, как *Ae. tauschii*.

ВОПРОСЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ *Orchidaceae*, ПУТИ КОАДАПТАЦИИ ОРХИДНЫХ С ОПЫЛИТЕЛЯМИ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Кривошеев М.М.

Башкирский государственный университет
Уфа, Россия: m.m.krivosheev@mail.ru

В настоящее время представители крупнейшего по числу видов семейства цветковых растений — *Orchidaceae*, по всему ареалу находятся под угрозой исчезновения. Многие учёные, изучающие жизнь орхидей, сходятся во мнении, что редкость этих растений, их низкая толерантность к изменениям в среде, эволюционно связаны с особенностями их репродукции и с большим видовым разнообразием.

Семейству *Orchidaceae* присущи несколько индивидуальных черт, в совокупности не характерных более ни какому другому семейству цветковых растений. В первую очередь, это — «суперэнтомофильность» цветка орхидных, обуславливающая появление множества негенетических механизмов репродуктивной изоляции разных видов. Огромное число семян, их микроскопические размеры обеспечивают материал для естественного отбора. Известно (Gandawijaja, Arditti, 1983; Partomihardjo, 2003), что мелкие семена орхидных могут преодолевать значительные расстояния (до нескольких десятков километров). Эти особенности, вероятно, провоцирует появление множества генетически близких, но экологически изолированных полиморфных форм орхидей, и, в конечном итоге, возникновение огромного числа видов этого семейства.

В то же время высокая специализация опыления часто приводит к недостатку опылителей. Дефицит последних обуславливает развитие у некоторых орхидей способности к автогамии и самосовместимости, а так же к снижению уровня специализации опыления. Особенно явно такие адаптации проявляются в экстремальных условиях — на краю ареалов видов, что практически подтверждается недавними исследованиями (Шибанова, 1996, 2006; Блинова, 2008, 2009; Хомутовский, 2011).

Кроме того, примерно 1/3 всех видов орхидных характерна обманная аттракция. Указывается, что большинство орхидных, исполь-

зующих обманную аттракцию, испытывают недостаток опылителей (Vale et al., 2011). Вероятно, что в связи с этим у продвинутых таксонов сем. *Orchidaceae* автогамия в эволюционном плане сочетается с высокоспециализированной энтомофилией (Аверьянов, 1991). Нами показано что, безнектарным орхидным, использующим обманную аттракцию (большинство из них относятся к стеблекорневым жизненным формам), характерно широкоспециализированное опыление (см. глава 5). Орхидеи, производящие нектар, имеют меньший уровень самосовместимости (это могут подтверждать данные по качеству семян) и обычно их женский репродуктивный успех выше, чем у безнектарных видов (Tremblay et al., 2005), а специализация опыления значительно уже.

Предполагается, что автогамия в жизни многих видов орхидей, обитающих в средней полосе, играет значительную роль (Блинова, 2008). В первую очередь, это касается безнектарных орхидных стеблекорневых жизненных форм (роды *Dactylorhiza* и *Orchis*), но вполне вероятно, что такие тенденции характерны и другим видам орхидных, например, представителям рода *Cypripedium* (высокая степень самосовместимости характерна *C. macranthos* (Tremblay et al., 2005), а так же *C. shanxiense* (Аверьянов, 1999), и уклоняющимся формам *C. calceolus* (Андропова, Филиппов, 2007). Одновременно с этим у некоторых безнектарных таксонов семейства происходит уменьшение числа цветков в соцветии, часто до одного (Аверьянов, 1991), что так же является фактором повышающим вероятность перекрёстного опыления.

Адаптации к самоопылению могут проходить у орхидных в очень короткие эволюционные сроки: фактически даже незначительная часть выживших и доживших до генеративного состояния инбредных диаспор уже в следующем поколении могут дать потомство способное к самосовместимости. При недостатке опылителей отбор в этом направлении должен идти очень быстро. И, наоборот — при достаточности опылителей и повышении уровня аутбридинга отбор будет направлен на исключение инбредных, более слабых особей. Такие тенденции проявляются в конкретных условиях, в конкретных местах обитания той или иной популяции, и именно этим обусловлена высокая генетическая разнородность, проявляющаяся как в пределах всего семейства орхидных, так и в определённых родах и видах орхидей.

Множественные негенетические механизмы репродуктивной изоляции являются факторами адаптационной толерантности орхидей, которые проявляются в определённых условиях за короткие (в эволюционном смысле) сроки. Чёткая дифференциация экологических ниш орхидных во многом обеспечивает их экологическую репродуктивную изоляцию, что, с одной стороны, сохраняет возможность естественной гибридизации, а с другой — обеспечивает высокий полиморфизм видов этого семейства в эволюционном плане.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ ВРАНОВЫХ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ

Крюков А. П.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток, Россия: kryukov@ibss.dvo.ru

Современная филогеография призвана реконструировать историю становления и последующую эволюцию популяций и видов, основываясь на данных о географическом распределении молекулярно-генетических параметров. Прослеживание генеалогических линий обычно проводится по быстро мутирующим митохондриальным генам. Сравнительная филогеография рассматривает совместную эволюцию близкородственных видов, либо сообществ экологически сходных комплексов, либо имеющих общие ареалы видов с различной экологией. В свою очередь, предлагаемые филогеографические гипотезы позволяют лучше понять локальную биогеографию, локализовать рефугиумы, оценить эндемизм фауны и флоры.

Широко ареальные виды семейства врановых птиц Corvidae — удобная модель для решения таких вопросов. В работе прослежены генеалогии некоторых митохондриальных генов ряда видов врановых с целью построения картин филогеографии для выявления общих закономерностей в их структуре. Кроме того, сделана попытка анализа исторических процессов в плейстоцене-голоцене путём реконструкции становления видовых ареалов.

Большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos* — восточно-азиатский политипический вид. На филогенетической сети гаплотипов митохондриального гена цитохрома В выделяются две группы, соответствующие, главным образом, материковым и островным популяциям. Островная группа представлена основным гаплотипом острова Сахалин и связанными с ним небольшим числом мутаций гаплотипами островов Хоккайдо, Хонсю и Кюсю. Материковая группа объединяет гаплотипы популяций Приморского и Хабаровского краёв, Магаданской области и Кореи, а также островов Тайвань и Рюкю. Неожиданным оказалось обнаружение значительной дивергенции гаплотипа острова Чеджу (юг Кореи), отстоящего от материка всего на 100 км. Судя по полученной картине, можно предположить наличие центра видообразования на материке с производным от него вторичным центром на Сахалине, от которого произошли популяции других островов — Курильских, Хоккайдо, Хонсю и Кюсю. Они образуют звездообразную структуру, соответствующую модели быстрого расширения ареала. Популяция Чеджу могла отделиться от предковой линии на раннем этапе распространения врановых из юго-восточной Азии, центром происхождения которых считается Австралийская область. Предложена гипотеза заселения ареала, согласно которой японский архипелаг заселялся двумя путями — сначала с юга, позже с севера через Сахалин.

Обыкновенная ворона *Corvus corone* s.l. включает чёрные и серо-чёрные фенотипические формы со спорным статусом (вид-полу-вид-подвид), связанные известными зонами гибридизации в Европе и Сибири. До сих пор не обнаружено явных генетических различий между серой и чёрной воронами, несмотря на применение ряда подходов. Однако в пределах ареала восточной чёрной вороны нами обнаружены два резко отличающихся митохондриальных гаплотипа. Один из них соответствует образцам из восточной части ареала: Камчатки, Амурской области, Хабаровского и Приморского краёв, Сахалина, Японских о-вов и Корейского п-ва. Другой распространён на всем остальном ареале, включая популяции чёрной вороны Сибири, серой вороны и европейской чёрной вороны. При этом оба гаплотипа присутствуют в популяции Камчатки и севера Сахалина, что свидетельствует о вторичном характере контакта в этих местах. Построение гипотезы формирования ареала вороны всё ещё представляет большие трудности.

Евразийская сорока *Pica pica* обладает хорошо выраженной филогеографической структурой. Анализ контрольного участка мтДНК обнаружил подразделение на западную и восточную группы популяций. Изолированный камчатский подвид оказался генетически близок к западной группе. Восточная группа включает подвиды *P.p.sericea* и *P.p.jankowskii*, занимающие юг Дальнего Востока России и Корею. Причём нуклеотидная изменчивость в ней гораздо выше, чем в восточной, при равном гаплотипическом разнообразии. Это может свидетельствовать о сохранении здесь предкового полиморфизма и о состоянии этой популяции, приближенном к исходному для вида. Схема формирования ареала сороки предполагает расселение из двух центров, локализованных в древних азиатских очагах земледелия.

Голубая сорока *Cyanopica cyanus* вошла в учебники как вид с дизъюнктивным ареалом. Некоторые авторы предполагали происхождение европейского изолята за счёт выпуска птиц, привезённых испанскими или португальскими моряками из Азии в средние века. Однако обнаружение глубокой дивергенции ($p=5-6\%$) по двум митохондриальным генам между птицами из обеих частей ареала опровергает эту точку зрения и заставляет подразумевать их длительную изоляцию. Кроме того, это доказывает видовую самостоятельность европейской и азиатской голубой сороки.

Всего нами проанализировано 10 видов врановых птиц (Haring, Gamauf, Kryukov, 2007). Обнаружено два типа филогеографической структуры: с подразделением на западную и восточную группы популяций по мтДНК (ворона, евразийская сорока, голубая сорока, грач и галка) и генетически гомогенные (ворон, кукушка и кедровка). Наличие этих двух типов может быть объяснено различными экологическими предпочтениями видов. Первый тип относится к птицам открытых пространств и редколесий; кроме того, они в той или иной степени обладают социальными связями. Важно отметить, что времена дивергенции восточных и западных кластеров у разных видов первого типа близки. Их происхождение предполагается из двух или нескольких рефугиумов. Виды второго типа принадлежат к лесным территориальным птицам, распространившимся из единого лесного южно-сибирского рефугиума (кукушка и кедровка), либо убиквистам (ворон), пережившим оледенения на месте. Таким образом, экологическое осмысление данных сравнительной филогеографии продуктивно.

ЧТО ТАКОЕ «МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ» В МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ?

Мина М. В.

Институт биологии развития РАН
Москва, Россия: mvmina@bk.ru

Исследователи микроэволюции строят обобщения на основании изучения немногих «модельных» объектов. Тут есть две проблемы: выбор объекта и определение границ экстраполяции результатов его изучения. Идеальный модельный объект должен демонстрировать интересующий исследователя феномен и быть удобным для изучения, а полученные при его изучении результаты экстраполируемы на широкий круг объектов. С этих позиций я хочу рассмотреть крупных африканских усачей рода *Barbus* (= *Labeobarbus*), изучением которых многие годы занимаются участники Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции. Эти усачи чрезвычайно разнообразны по внешнему виду и по пропорциям черепа (Nagelkerke et al. 1994; Mina et al. 1996, 2011, 2013).

Различия по морфологическим признакам отмечаются как между аллопатрическими, так и между симпатрическими формами, причём между симпатрическими формами различия много больше, чем между аллопатрическими. Некоторые симпатрические формы, судя по имеющимся данным, являются «безмерными биологическими видами» sensu Майр (1971), и многие формы могут быть описаны как виды (по сути — морфологические) с не меньшими основаниями, чем формы, описанные как виды в других группах рыб.

В процессы аллопатрической и симпатрической дивергенции вовлечены разные комплексы признаков, в первом случае — пропорции нейрокраниума, во втором — пропорции спланхнокраниума, в первую очередь — челюстных костей. Между аллопатрическими популяциями обнаруживаются чёткие различия по мтДНК, между симпатрическими формами такие различия иногда наблюдаются, а иногда нет (Dimmick et al. 2001; de Graaf et al. 2010).

Дивергенция аллопатрических популяций крупных африканских усачей вполне подобна таковой в других группах рыб. Наиболее вероят-

ная причина симпатрической дивергенции — разделение ресурсов. Её конечным результатом может быть образование видов (изолированных генофондов), но в процессе их образования на протяжении длительного времени между симпатрическими формами происходит обмен генами. Локальный комплекс форм в этот период слагается многомерными гантелевидными структурами (Kondrashov & Mina, 1986), причём мощность перемычек между крайними вариантами весьма различна. Перемычки создаются за счёт потомков как от скрещиваний крайних вариантов (четко различающихся морфотипов), так и от скрещиваний особей одного и того же морфотипа, не имеющих характерных признаков морфотипа родителей (Мина и др., 2013), причём величина различий между сибсами зависит от условий (Mina et al., 2012).

Коль скоро симпатрическая дивергенция может приводить к видообразованию, есть основания полагать, что виды, возникшие в составе локального комплекса, в дальнейшем могут расселиться за пределы области существования локального комплекса и дать начало новым видам. Такой сценарий, в своё время, считал возможным Майерс (Myers, 1980), по отношению к локальному комплексу южно-азиатских усачей рода *Puntius sensu lato* из озера Ланао на Филиппинах. Дивергенцию форм, слагавших этот комплекс, он рассматривал как начальную стадию макроэволюции.

В фауне Эфиопии мы находим только один вид, *Varicorhinus beso*, который, вероятно, является обособившимся морфотипом, входившим в какой-то локальный комплекс форм крупных усачей. Этот вид отличается от усачей настолько, что был отнесён к другому роду, но его фенетические аналоги имеются в некоторых локальных комплексах форм усачей. Другим примером, уже вне границ Эфиопии, может быть *Barbus canis* из озера Киннерет в Израиле, фенетически близкий к некоторым формам из локального комплекса озера Тана (Mina et al. 2001). В водоёмах Эфиопии не известны локальные комплексы форм, в состав которых не входила бы хотя бы одна генерализованная форма.

Таким образом, крупные усачи, безусловно, интересны для исследователей микроэволюции, однако они малопригодны в качестве модельных объектов. Их существенный недостаток состоит в том, что половой зрелости и дефинитивного состояния морфологических признаков они достигают поздно (большинство в возрасте 4–5 лет, лишь некоторые сам-

цы — в 2 года) и их трудно содержать и разводить в экспериментальных условиях. Более удобным модельным объектом были бы мелкие и рано созревающие южно-азиатские усачи родов *Puntius* и *Poropuntius*, которые тоже образуют «флоки» форм.

Локальные комплексы форм («пучки видов», «флоки видов») существуют во многих группах рыб, чаще всего они обнаруживаются в озёрах, наиболее известны «флоки видов» цихлид в Великих озёрах Африки (Виктории, Танганьике, Малави). Локальные же комплексы форм крупных африканских усачей, судя по всему, возникали в реках. Примечательно отсутствие таких комплексов в озёрах Рифтовой долины (Звай, Лангано, Аваса). Очевидно, пути и механизмы образования «флоков» различны в разных группах рыб, и видимое сходство ситуаций не является основанием для широких экстраполяций результатов изучения частных случаев. Так, результаты исследований крупных африканских усачей можно без большого риска экстраполировать на других карповых (семейство Cyprinidae), в первую очередь — представителей подсемейств *Varbinae* и *Schizothoracinae*, но не на рыб из других отрядов. Между тем, многие авторы проводят экстраполяции, никак не обосновывая их правомерность, руководствуясь исключительно сходством наблюдаемых ситуаций, и это происходит не только при изучении «флоков видов» у рыб. Подобные действия, несомненно, препятствуют познанию истинной природы исследуемых явлений.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ГОЛЬЦОВ РОДА *Salvelinus*

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

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

Гольцов рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) можно рассматривать как модельную группу для анализа многих эволюционных проблем. Высокая экологическая пластичность гольцов позволяет им осваивать самые разнообразные биотопы, что, с одной стороны, порождает

значительную морфоэкологическую изменчивость на обширном ареале, а с другой, создаёт предпосылки для образования различных популяционных систем, представляющих богатый материал для изучения процессов микроэволюции, возникновения биоразнообразия на видовом и внутривидовом уровнях.

Таксономический состав рода *Salvelinus* уже продолжительное время представляет тему для обсуждения и дискуссий. Показательно, что таксономические проблемы существуют на нескольких иерархических уровнях внутри рода *Salvelinus*: выделение подродов, число современных видов, а также состав подвидовых таксонов. Наши исследования генетической дифференциации и дивергенции между разными таксонами гольцов на основе PCR-RFLP анализа фрагментов мтДНК (Олейник и др., 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2010; Oleinik et al., 2004) позволили получить представление об эволюции основных филогенетических линий внутри рода *Salvelinus*. Согласно предложенной филогенетической гипотезе, гольцы рода *Salvelinus* (включая *Salvethymus*) являются монофилетической группой лососевых рыб, дивергировавшей от общего предка, без разделения на подродовые таксоны. Спецификой рода *Salvelinus*, является существование двух групп таксонов, с филогенетическими проблемами разной степени сложности. Первая группа объединяет таксоны с высокой дивергенцией и длинными внешними ветвями (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*), вторая – все остальные таксоны с невысокой дивергенцией, формирующие короткие внутренние ветви на дендрограммах. Общую топологию дендрограмм рода следует охарактеризовать как сложную, неустойчивую к эффекту притяжения длинных базальных ветвей при филогенетических реконструкциях. В итоге, кластеризация базальных ветвей с большей степенью вероятности представляет нефилогенетический сигнал, и, таким образом, не может интерпретироваться как отношения монофилетических групп.

В филогенезе рода прошло четыре цикла дивергенции митохондриального генома. Первый этап филогенеза связан с последовательной дивергенцией базальных ветвей (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi* и *S. leucomaenis*). Позже произошло обособление линии *S. curilus* (*S. m. krascheninnikovi*) и последующее разделение общего предка рода на два митохондриальных филума, дивергенция которых привела к об-

разованию четырёх монофилетических групп: арктической, западной тихоокеанской, берингийской и группы *S. alpinus*. На последнем этапе проходила диверсификация внутри филогенетических групп. Процессы видообразования гольцов рода *Salvelinus* преимущественно определялись глобальными климатическими и географическими изменениями в позднем кайнозое.

Предложенная гипотеза в той или иной степени вступает в конфликт с гипотезами морфологической эволюции рода. В наибольшей степени это касается существования общей филогенетической линии *S. alpinus complex* (Savvaitova, 1980, Савваитова, 1989) или *S. alpinus complex* и *S. malma complex* (Behnke, 1984, 1989). Реконструкция филогении рода *Salvelinus* выявила парафилетичность видов *S. alpinus* и *S. malma*, которые объединяют таксоны, дивергировавшие в разное время и от разных предковых митохондриальных линий. По нашему мнению, в случае с филогруппами *S. alpinus* основные причины парафилии могут заключаться в противоречиях, связанных, во-первых, с представлениями о таксономическом ранге гольца Таранца и его родственных отношениях с арктическим гольцом, во-вторых, с нерешённой проблемой взаимоотношений *S. taranetzi* Азии и *S. a. erythrinus* Северной Америки. Сделан вывод, что если принять во внимание многочисленные филогенетические сигналы о единстве популяций гольца Таранца Азии и *S. a. erythrinus* Северной Америки (арктическая филогенетическая группа), то проблема парафилии *S. alpinus* для филогении мтДНК перестаёт существовать, поскольку *S. taranetzi* является самостоятельным таксоном видового ранга. Отметим, что, предполагая идентичность *S. taranetzi* и популяций *S. a. erythrinus* Северной Америки, мы не отрицаем существование между ними определённого уровня дивергенции, вследствие вероятной фрагментации ареала и последующей эволюции в условиях изоляции расстоянием. В то же время, *S. a. alpinus*, *S. a. salvelinus* и *S. a. oquassa* образуют близкородственную группу, монофилия которой подтверждается всеми генетическими маркерами (Grewe et al., 1990; Phillips, Pleyte, 1991; Wilson et al., 1996; Brunner et al., 2001; Осинин, 2001; Taylor et al., 2008; Alekseyev et al., 2009).

Исследование филогеографии мальмы на большей части ареала выявило три филогенетические группы гаплотипов мтДНК, ко-

торые соответствуют трём предполагаемым подвидам: *S. m. malma*, *S. m. krascheninnikovi* и *S. m. lordi* (Олейник и др., 2005, 2010, 2011; Oleinik et al., 2004, 2007). Однако реконструкция филогенетических отношений гольцов рода *Salvelinus* не подтвердила монофилетические отношения между основными филогруппами мтДНК мальмы. Полученные результаты свидетельствуют не только о значительной дивергенции между подвидами, и предполагают их происхождение от разных предковых филогенетических линий. *S. m. krascheninnikovi* дивергировала от общего предка рода на ранних этапах эволюции. *S. m. malma* образует монофилетическую группу с *S. alpinus*, а *S. m. lordi* — с *S. confluentus*. В результате объединение их в рамках одного вида приводит к образованию парафилогенетической группы. Объективной причиной отсутствия монофилии митохондриальных линий является нерешённость таксономических проблем и продолжающиеся дискуссии о взаимоотношениях между мальмой и арктическим гольцом, которые трансформировались в отношении между *S. malma complex* и *S. alpinus complex* или внутри *S. alpinus* – *S. malma complex*. В то же время, проведённые исследования указывают на то, что подразделённость на подвиды (или даже географические формы) скрывает подлинную глубину дивергенции внутри *S. malma*. Предполагаемые подвиды различаются по комплексу морфологических признаков, структуре кариотипов, аллозимным и микросателлитным локусам ядерной ДНК. При этом степень генетической дивергенции между *S. m. malma*, *S. m. krascheninnikovi* и *S. m. lordi* значительно превосходит оценки как между симпатричными, так и аллопатричными популяциями каждого из таксонов (Олейник и др., 2005), или межпопуляционную дивергенцию *S. alpinus* (Oleinik et al., 2007).

Альтернативой объединения в полнокомплексный вид *S. alpinus* – *S. malma complex* является переосмысление содержания соответствующих таксонов и разделения их на несколько видов. С этих позиций, в качестве самостоятельных видов можно рассматривать *S. alpinus*, *S. taranetzi*, *S. malma*, *S. curilus*, *S. lordi*, формирующих на филограмме монофилетические группы (*S. alpinus*, *S. malma*), (*S. taranetzi* (*S. confluentus*, *S. lordi*)) и самостоятельную филогенетическую группу *S. curilus*.

Работа выполнена при финансовой поддержке программ ДВО РАН (06-I-П110-015, 06-I-П111-025, № 09-I-П23-03).

АССОРТАТИВНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ — УНИВЕРСАЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ РЕПРОДУКТИВНОЙ ИЗОЛЯЦИИ

Орлов В. Н.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: orlovvic@yandex.ru

Широкое применение молекулярных методов возродило интерес к генетической концепции вида (ГКВ). В отличие от биологической концепции — ГКВ предлагает рассматривать филогруппы, связанные гибридными зонами, т. е. формально репродуктивно не изолированные, в качестве самостоятельных видов, если гибридизация ограничена относительно узкой полосой. Многие филогруппы отвечают этому условию, их общее число может приближаться к числу известных современных видов млекопитающих.

«Согласно нашему определению ГКВ, видообразование представляет собой накопление генетических изменений в 2 линиях (Bateson 1909), которое создаёт генетическую изоляцию и защиту интегрированности 2 соответствующих генных пулов» (Baker, Bradley, 2006). Положения ГКВ были сформулированы на заре генетики и в таких формулировках продержались до современных работ включительно. Полагают, что само накопление генетических различий создаёт «генетическую» изоляцию» и защищает интегрированность генных комплексов, однако механизм подобной защиты оставался не изученным. И было непонятно, чем отличается «генетическая» изоляция от репродуктивной.

Для того чтобы ответить на вопрос, что такое «генетическая изоляция» и как она защищает филогруппы, можно обратиться к известной модельной группе, надвиду обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Mammalia). В этом надвиде известно 5 филогрупп, первоначально описанных как криптические хромосомные виды и более 70 хромосомных рас, в зонах контакта которых обнаруживаются разнообразные гибридные зоны, широкие (десятки км), с гибридами простыми гетерозиготами, и узкие (1-5 км), с гибридами комплексными гетерозиготами.

Цитогенетики всегда были уверены, что хромосомные формы, популяции с различными хромосомными перестройками, принципиаль-

но отличаются от популяций с одинаковым кариотипом, на этом основана хромосомная теория видообразования. Однако молекулярные исследования с использованием микросателлитных маркёров плеч хромосом показали, что у обыкновенной бурозубки любые Rb соединения хромосом не влияют на поток генов (Horn et al., 2011). В разных типах гибридных зон между хромосомными расами, узких и широких, гибриды оказались плодовитыми и разные типы гибридных зон не влияют на поток генов, не задерживают молекулярные маркеры, гаплотипы и микросателлитные аллели (Григорьева и др., 2011).

Между тем, удалось показать, что между хромосомными расами Западная Двина — Москва, Западная Двина — Селигер и Селигер — С.-Петербург обыкновенной бурозубки, разделёнными узкими гибридными зонами, сохраняются статистически достоверные различия по функционально важным морфометрическим особенностям челюстного аппарата (Орлов и др., 2013). Следовательно, узкие гибридные зоны всё-таки обладают некоторым изолирующим эффектом, хотя и не полным. Этот странный, на первый взгляд, феномен обнаруживается не впервые, как у млекопитающих, так и у птиц.

Было показано, что в этих узких гибридных зонах в 2 раза уменьшается наблюдаемая численность гибридного потомства по сравнению с теоретически ожидаемой, исходя из уравнения Харди-Вайнберга (Орлов и др., 2012, 2013). Очевидно, такое уменьшение доли гибридов создаёт определённый изолирующий эффект, которым можно объяснить различия контактирующих рас по функционально значимым морфологическим признакам, поддерживаемым отбором. Само сужение межрасовых гибридных зон связано именно с уменьшением доли гибридов. В тоже время, двукратное уменьшение доли гибридов не создает барьера для нейтральных молекулярных признаков.

Узкая гибридная зона между филогруппами обыкновенных бурозубок, *aganeus* и *antiorii*, описанная в Швейцарских Альпах, оказывается препятствием для распространения не только морфологических, но и молекулярных признаков (Brünner et al., 2002). Мы показали, что в этой гибридной зоне численность гибридов уменьшается в 5 раз по сравнению с теоретически ожидаемой.

Подобное уменьшение доли гибридов не может быть следствием их эмбриональной смертности. В природе не известны гибридные зоны с бесплодными или нежизнеспособными гибридами. Различия численности найденных гибридов и теоретически ожидаемых — это результат ассортативного скрещивания, когда бурозубки преимущественно скрещиваются с особями своей формы, своей популяции.

Сделан вывод, что защищённость генных комплексов контактирующих филогрупп и хромосомных рас возникает в результате ассортативного скрещивания. То, что в ГКВ называют «генетической изоляцией» — оказывается неполной этологической изоляцией, которая, тем не менее, прерывает поток генов. Ассортативное скрещивание между филогруппами и хромосомными расами обыкновенной бурозубки формируется в эволюции под влиянием отбора против гибридов с пониженной приспособленностью, поскольку имеются данные, указывающие на пониженную плодовитость межрасовых гибридов — комплексных гетерозигот у обыкновенной бурозубки (Borodin, 2008). Для возникновения ассортативного скрещивания достаточно даже небольшого понижения плодовитости гибридов. Если приспособленность гибридов не отличается от приспособленности исходных форм, то формируются широкие гибридные зоны.

Идея формирования репродуктивной изоляции в результате отбора была высказана ещё Альфредом Уоллесом (Wallace, 1889). Совершенство изолирующих механизмов под влиянием отбора было показано на аллопатрических и симпатрических популяциях некоторых видов животных и растений и в экспериментальных скрещиваниях географических популяций *Drosophila*. Сходно в гибридных зонах между морфологическими и хромосомными формами млекопитающих возникает этологическая изоляция в результате отбора против гибридов с пониженной приспособленностью, отбора, направленного на преимущественное скрещивание внутри исходных форм. Ассортативное скрещивание можно рассматривать в качестве универсального механизма репродуктивной изоляции.

РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ПОНЯТИЕ ВИДА У ПТИЦ

Рубцов А. С.

Государственный Дарвиновский музей
Москва, Россия: alexrub@darwin.museum.ru

Проблеме вида посвящено огромное количество литературы, однако сама проблема всё ещё далека от своего решения. Главный вопрос: действительно ли виды реально существуют в природе, либо они — плод нашего воображения, подобно, например, семи цветам радуги. Ответ на этот вопрос зависит от «системы координат», в которой мы описываем виды. Будем различать:

- 1) «одномерные» виды, существующие в пространстве морфологических признаков (обитающие совместно на определённой территории),
- 2) «двумерные» виды, описываемые в географическом пространстве их ареалов.

Одномерные виды реально существуют (по крайней мере, у птиц), что подтверждается «народной систематикой» (виды, выделяемые папуа-сами Новой Гвинеи, в целом соответствуют видам, выделяемым европейскими орнитологами), в то время как собственно проблема вида связана именно с описанием двумерных видов. Исходя из этого, можно определить процесс видообразования — как установление симпатрии между дивергирующими таксонами и, соответственно, виды — как морфологически различимые группы организмов, способные сосуществовать на определённой территории на протяжении длительного времени.

Всё разнообразие современных концепций вида (а их более 20) можно свести к двум основным: «биологической» и «филогенетической» (Крюков, 2003). Проблема реальности видов в рамках филогенетической концепции не рассматривается, а способ выделения видов находится в зависимости от методов исследования: использование морфологических, акустических или разных молекулярно-генетических маркёров даёт принципиально различные результаты. В этой связи биологическая концепция выглядит более обоснованной, хотя и она не лишена существенных недостатков. Главный из них — использование критерия репродук-

тивной изоляции в качестве единственного при описании видов в ряде случаев приводит к неверной интерпретации эволюционного процесса: формам, находящимся на ранних стадиях дивергенции, приписывается статус самостоятельных видов, и наоборот, формы на финальных стадиях видообразования рассматриваются как конспецифичные. Поясню сказанное двумя примерами.

Группа североамериканских клестов (*Loxia curvirostra*) включает в себя около 9 форм, различающихся по морфологическим и акустическим признакам (Parchman et al. 2006). Эти формы адаптированы к разным пищевым ресурсам, и между ними существует репродуктивная изоляция, т.е. с точки зрения биологической концепции вида они могут быть описаны как разные виды. В то же время они не различаются по мтДНК и показывают незначительные различия по AFLP-маркерам, что указывает на их крайне близкое эволюционное родство. Очевидно в данном случае мы имеем дело с начальной стадией морфологической дифференцировки, которая, по всей видимости, имеет крайне малые шансы закончиться видообразованием. При достаточном количестве пищевых ресурсов разные формы клестов специализируются на разных кормовых объектах и не скрещиваются друг с другом. В данном случае репродуктивная изоляция возникает автоматически в силу особенностей биологии клестов: брачные пары образуются между членами одной стаи, а стаи формируются по кормовым предпочтениям. Подобная ситуация может сохраняться относительно долгое время (на протяжении, вероятно, нескольких столетий или тысячелетий), но недостаточное для завершения процесса видообразования (по данным молекулярно-генетических исследований для этого требуется от 100 тыс. до 5 млн лет; Price, 2008). Изменение климатических условий будет вызывать устойчивую нехватку корма для одной или нескольких форм, в результате чего эти формы будут переходить на другие пищевые растения, что автоматически приведёт к гибридизации и слиянию разных форм клестов.

Обыкновенная (*Emberiza citrinella*) и белшапочная (*E. leucocephala*) овсянки хорошо дифференцированы морфологически и симпатричны на значительной части их ареалов, где в ряде мест образуют смешанные популяции с полной репродуктивной изоляцией (Рубцов, 2010). Они вполне заслуживали бы статуса самостоятельных видов, если

бы одновременно не существовали гибридные популяции, в некоторых из которых доля фенотипических гибридов достигает 35-40 %. Обе формы не различимы по мтДНК, но показывают значительные различия по ядерным маркерам (интрон ядерного гена и AFLP). Построение филогении по морфологическим и акустическим признакам показало, что обыкновенная овсянка образует наименьший кластер с огородной овсянкой (*E. cirius*), а белошапочная — с овсянкой Стюарта (*E. stewarti*), то есть эти виды не являются сестринскими, и для оценки времени их дивергенции можно использовать генетические дистанции между другими парами видов (Рубцов, Опаев, 2012). По данным сиквенирования мтДНК генетическая дистанция между огородной овсянкой и овсянкой Стюарта составляет 8.8 %, между огородной и белошапочной овсянками — 8.3 %, что соответствует примерно 4–4.5 млн лет независимой эволюции. Вероятно, на протяжении своей эволюционной истории они неоднократно вступали в гибридизацию, что привело к полному заимствованию мтДНК при сохранении видоспецифических различий. На основе данного примера видно, что репродуктивная изоляция — не единственный механизм поддержания морфологической обособленности видов.

Решение проблемы вида видится в попытке синтеза биологической и филогенетической концепций и введением нескольких таксономических категорий довидового ранга: экологическая раса — подвид — полувид. Эти категории не должны использоваться в биологической номенклатуре (для удовлетворения требования объективности вида), но обозначать последовательные стадии процесса видообразования.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЧУМЫ *Yersinia pestis*: КОНЦЕПЦИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ СРЕДЫ

Сунцов В. В.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: vvsuntsov@rambler.ru

Современные филогении, построенные на основе молекулярно-генетических методов, как правило, не находят удовлетворительного функционально-адаптационного толкования и порой далеки от экологической валидности. Поэтому в эволюционной биологии остаются высоко востребованными естественные модели эволюционных, в том числе видообразовательных процессов, в которых экологические, генетические и молекулярные аспекты демонстрируют высокую степень согласованности, на которых можно проследить механизмы адаптиогенеза на генетическом и молекулярном уровнях и которые могут стать объектами для разработки эколого-молекулярно-генетического синтеза. Мы предлагаем адекватную, относительно простую модель — экологический сценарий происхождения возбудителя чумы — микроба *Yersinia pestis* от исходного псевдотуберкулезного микроба *Yersinia pseudotuberculosis* O:1b в условиях ультраконтинентального климата позднего плейстоцена южной Сибири и Центральной Азии.

Микробы *Y. pseudotuberculosis* и *Y. pestis* — хорошие дискретные виды, в норме обитают в принципиально разных средах, занимают разные экологические ниши (и адаптивные зоны). Возбудителя псевдотуберкулеза относят к убиквитарным гетеротопным микроорганизмам. Во внешней (внеорганизменной) среде основным местом локализации псевдотуберкулезного микроба является органический субстрат (экскременты, моча), где в холодных условиях, при низких положительных температурах 4–15°C, он приобретает свойство инвазивности. Его фундаментальная экологическая ниша характеризуется жизненной формой психрофильного слабопатогенного возбудителя кишечного сапрозооноза.

Возбудитель чумы — паразит теплокровных млекопитающих (Rodentia, Ochotona), передаётся блохами. Местом его локализации в ор-

ганизме теплокровного хозяина служит лимфо-миелоидный комплекс. В организме блохи он обнаруживается только в содержимом пищеварительного тракта, то есть в среде, производной от теплокровного хозяина, и не проникает в ткани насекомого. Это свидетельствует о слабой эволюционной связи блохи и микроба. По основным характеристикам взаимоотношений со средой чумной микроб занимает фундаментальную экологическую нишу возбудителя трансмиссивного факультативно-внутриклеточного зооноза, высокопатогенного облигатного паразита крови норовых млекопитающих.

Известно, что экологические ниши предкового псевдотуберкулезного и дочернего чумного микробов сформировались не позднее среднего-раннего плейстоцена, не менее 0,4–1,9 млн лет назад. Освоение потенциальной (затем первично реализованной) экологической ниши — паразитарной системы «монгольский сурок-тарбаган *Marmota sibirica* — блоха *Oropsylla silantiewi*» чумным микробом началось много позднее, только в сартанское время позднего плейстоцена 22–15 тыс. лет назад. То есть, формирование микроба чумы проходило не в процессе коэволюции микроба и окружающей его постепенно изменяющейся среды, а путём относительно быстрого перехода в новую свободную экологическую нишу.

Встаёт вопрос: какими свойствами обладала среда, которая поддержала персистирование переходных форм в «инадаптивном», то есть компромиссном, адаптированном в краткосрочной перспективе, состоянии между двумя фундаментальными экологическими нишами и довела процесс видообразования до завершения?

Наиболее существенными факторами-предпосылками, определившими иницирующую роль монгольского сурка в возникновении возбудителя чумы, были поведение, связанное с устройством зимовочной пробки, и его физиология как гетеротермного зимоспящего семейно-колониального животного. У сурков в течение зимней спячки периоды глубокого сна (торпора) чередуются с короткими периодами бодрствования (эутермии). В течение осенне-зимне-весеннего времени сурки не вполне синхронно просыпаются 11–15 раз, примерно дважды в месяц. Таким образом, каждый зверёк в течение подземной жизни в холодное время года имеет два гомеостатических состояния, между которыми лежит промежуток физиологической гетеротермии. Температурный континуум (5–37°C)

гостальной составляющей промежуточной среды обеспечил, по нашим представлениям, то неперенное условие, при котором проходила постепенная эволюционная адаптация психрофильного сапрозоонозного микроба, локализованного в фекальных компонентах «пробки» зимовочной норы сурка-тарбагана, к обитанию в крови активного хозяина. Выявление этой гетеротермной (гетероиммунной) среды открыло путь к созданию градуалистической модели происхождения возбудителя чумы.

Переход в новую видовую нишу начинается с малых физиологических изменений, в частности, поведения. Формирование возбудителя чумы также началось с изменения поведения, но не самого микроба, а поведения личинок блохи сурков *O. silantiewi*. Для *O. silantiewi* в популяциях монгольского сурка, в холодный период года характерно проявление факультативного личиночного паразитизма. Личиночный паразитизм травматическим путем через скарификации в ротовой полости обеспечил тривиальное заражение крови, то есть травматическим путем открыл «ворота» для проникновения псевдотуберкулезных клеток из фекалий в кровь спящих сурков.

В нашей модели континуальная промежуточная среда не имеет каких-либо дискретных температурных состояний, не структурирована на температурно-иммунологические субниши, не квантована. Отсутствие дискретных температурных кластеров промежуточной среды предполагает отсутствие в переходной популяции дискретных, прерывистых форм внутрипопуляционного полиморфизма и позволяет обозначить только две терминальные устойчивые эволюционные формы: исходную — псевдотуберкулезного микроба и эквифинальную — чумного микроба.

Выявление и описание промежуточной среды между экологическими нишами предкового псевдотуберкулезного и дочернего чумного микробов открывает широкие перспективы развития теории эволюции возбудителя чумы и других высокопатогенных микроорганизмов на молекулярно-генетическом уровне и ставит предложенный экологический сценарий в ряд перспективных дидактических эвристических эволюционных моделей.

КОНЦЕПЦИЯ ВИДА У ЗЕЛЁНЫХ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Темралеева А. Д., Пинский Д. Л.

Институт физико-химических
и биологических проблем почвоведения РАН

Пушино (Московская обл.), Россия: temraleeva.anna@gmail.com

Зелёные микроводоросли широко распространены в водных и наземных экосистемах. Многие десятилетия морфологическая концепция вида, рассматривающая вид как группу морфологически идентичных или сходных организмов (Futuyma, 1998), доминировала в систематике водорослей. Однако выбор морфологического критерия для точной видовой диагностики достаточно сложен. Многие морфологически сходные таксоны зелёных водорослей вследствие конвергентной эволюции и упрощения морфологии до одноклеточных или простых нитчатых форм являются полифилетичными (Lewis, McCourt, 2004). Например, *Stichococcus Nägeli* и *Klebsormidium* P. C. Silva, Mattox & W. H. Blackwell в традиционной классификации зелёных водорослей рассматривались как близкородственные таксоны (Mattox, Stewart, 1984; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996). Оба рода представляют собой однорядные неветвящиеся нити, размножающиеся вегетативным клеточным делением или фрагментацией на 1 или 2-х клеточные сегменты. Однако в филогенетическом плане они состоят в дальнем родстве и относятся к разным отделам в системе водорослей, а порядок *Klebsormidiales* в начальном понимании (Van den Hoek et al., 1995) является полифилетичным. За последнее десятилетие была показана полифилия ряда родов зелёных водорослей: *Coccomyxa* (Rodríguez et al., 2008), *Trebouxia* (Škaloud, Peksa, 2010), *Trentepohlia* (Rindi et al., 2009), *Scenedesmus* (An et al., 1999; Hegewald, Wolf 2003), *Chlamydomonas* (Pröschold et al. 2001; Pröschold, Leliaert, 2007), *Chlorella* (Luo et al., 2010) и другие. Конвергентная эволюция, особенно у простых форм микроорганизмов, может привести к недооценке биологического разнообразия, как было уже неоднократно продемонстрировано в исследованиях криптических видов зелёных водорослей (Kroken, Taylor, 2000; Lewis, Flechtner, 2004; Fawley et al., 2005; Verbruggen et al.,

2009; Škaloud, Peksa, 2010; Moniz et al., 2012). С другой стороны, фенотипическая пластичность может привести к резкому увеличению количества видов вследствие принятия различных морфологических форм зелёных водорослей за различные виды, а, следовательно, к переоценке видового разнообразия. Например, видовое богатство некоторых родов зелёных водорослей является удивительно большим, например род *Chlamydomonas* состоит из 1 166, *Scenedesmus* — из 450, *Chlorella* — из 104, *Chlorococcum* — из 82, *Characium* — из 93 видов и внутривидовых таксонов, описанных преимущественно по морфологии (Guiry, Guiry, 2013). Lewis и Flechtner (2004), приняв во внимание фенотипическую пластичность рода *Scenedesmus*, предполагают, что молекулярный анализ выявит на порядок меньше видов, чем уже описано в литературе с помощью морфологических критериев.

Некоторые морфологические признаки связаны с приспособлением организмов к условиям окружающей среды и могут быть достаточно вариабельны. Например, слизь, соединяющие тяжи, одиночный или колониальный образ жизни, формирование игл у видов *Chlorella*-клады являются адаптивным ответом на факторы окружающей среды, такие как выедание, эндосимбиотическое или наземное существование (Luo et al., 2006, 2010). Представители рода зелёных водорослей *Mychonastes* традиционно отличались от *Pseudodictyosphaerium* по образу жизни: свободноживущие в первом случае и колониальные во втором. Однако это морфологическое различие родов не подтвердилось молекулярными данными, и оба таксона были объединены в род *Mychonastes* (Krienitz et al., 2011). Ещё одним примером служат работы Trainor (1991) и Trainor, Egan (1991), которые при изучении культур зелёных водорослей рода *Scenedesmus* обнаружили, что некоторые диагностические признаки видов (присутствие и форма шипов, величина колонии) зависят от температуры окружающей среды. Следовательно, подобные признаки не могут быть диагностически значимыми при таксономическом определении данных родов.

Упор исключительно на морфологию зелёных водорослей и предположение о том, что сходная морфология свидетельствует о близком генетическом родстве, может привести к неточностям и даже ошибкам в систематике таксонов. Например, И. Неуступа с коллегами (Neustupa

et al., 2007) обнаружили, что штамм водоросли, описанный исходно как морфовид *Klebsormidium marinum*, по молекулярным данным относится к роду *Stichococcus*, несмотря на присутствие пиреноида с крахмальной обвёрткой, что считалось одним из диакритических признаков, разделяющих эти таксоны. Собственные исследования штамма зелёной микроводоросли ACSSI-14, выделенного из серой лесной почвы (г. Пушкино, Московская область), показали, что морфологически штамм близок к роду *Elliptochloris*, в то время как молекулярный анализ 18S рДНК определил местоположение изолята в роде *Watanabea*. По морфологическим характеристикам и особенностям жизненного цикла изучаемый штамм ACSSI-14 отличался от описанного типового вида *Watanabea reniformis* наличием пиреноида и образованием большего числа мелких заострённых эллипсоидных автоспор (до 32). Кроме того, изученный штамм являлся почвенным, в то время как штаммы *W. reniformis*, нуклеотидные последовательности которых были взяты для анализа из GeneBank, были выделены из различных водоёмов. Таким образом, в нашем исследовании, аналогично вышеуказанной работе чешских коллег (Neustupa et al., 2007) штамм ACSSI-14 *Watanabea* sp.nov. является новым видом в роде *Watanabea* и меняет морфологическое описание рода. Из последнего примера видно, что кроме морфологических отличий, для разграничения таксонов, можно успешно использовать данные по экологии зелёных микроводорослей. Как показало исследование Skaloud и Peksa (2010), данные об экологической нише рода *Asterochloris* могут быть использованы даже для разделения морфологически идентичных (криптических) видов.

Другую распространённую концепцию вида — биологическую, определяющую вид как группу свободно скрещивающихся организмов, которые репродуктивно изолированы от других групп (Mayr, 1942), проблематично применять для огромного числа видов зелёных микроводорослей с бесполом типом размножения. С развитием молекулярных технологий, филогенетическая концепция вида, основанная на генетической однородности популяции, выходит на первый план. Однако использовать её необходимо не взамен традиционным подходам в систематике водорослей, а совместно с ними. Именно из-за отсутствия однозначного и универсального критерия определения вида для оценки общего богатства видов и разнообразия зелёных водорослей в водных и наземных

экосистемах, интерпретации их экологии и биогеографии требуется подобный полифазный подход, учитывающий морфологические, ультраструктурные, биохимические, физиологические, экологические и молекулярные данные.

Авторы благодарят зав. кафедрой ботаники Киевского национального университета им. Т. Шевченко, д.б.н., проф. И. Ю. Костикова за обсуждение данной проблемы. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 13-04-00034-а.

ВИДОСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТОНКОГО СТРОЕНИЯ ДЕФИНИТИВНОГО КОНТУРНОГО ПЕРА СОВООБРАЗНЫХ (*Strigiformes*)

Фадеева Е. О.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: alekto@aha.ru

Вопрос детерминации специфики комплекса эколого-морфологических адаптаций организмов на ранних стадиях таксономической дифференциации весьма актуален. Совообразные (*Strigiformes*) $\frac{3}{4}$ очень интересная в теоретическом плане, древняя группа птиц, сочетающая общие с другими хищными птицами черты с чертами специализации к специфическому стилю охоты. Большинство морфологических и анатомических черт представителей отряда выработалось как приспособление к охоте в темноте. Закономерный интерес вызывает комплекс прямых морфологических адаптаций *Strigiformes*, связанных с целым рядом уникальных эколого-поведенческих адаптаций к условиям существования.

При этом практически неизученным остаётся строение микро-структуры перьев совообразных, несмотря на то, что именно сравнительное микроструктурное исследование выявляет, наряду с традиционными элементами архитектоники пера, комплекс видоспецифических микроструктурных характеристик, отражающих адаптации птиц к условиям обитания (например, усиление аэродинамического эффекта крыла), что позволяет формулировать обоснованные гипотезы о воз-

никновении адаптационных эколого-морфологических особенностей архитектуры пера.

В настоящей работе представлены результаты сравнительного электронно-микроскопического исследования тонкого строения дефинитивного контурного пера 7 видов совообразных: белая сова (*Nyctea scandiaca* L., 1758), ушастая сова (*Asio otus* L., 1758), уссурийская совка (*Otus sunia* Hodgson, 1836), мохноногий сыч (*Aegolius funereus* L., 1758), домовый сыч (*Athene noctua* Scopoli, 1769), серая неясыть (*Strux aluco* L., 1758), длиннохвостая неясыть (*Strux uralensis* Pallas, 1771).

Материалом для работы послужили первостепенные маховые перья, любезно предоставленные В. Г. Бабенко (Московский педагогический государственный университет), а также А. Б. Савинецким (ИПЭЭ РАН) из личных орнитологических коллекционных фондов. Для проведения сравнительного электронно-микроскопического анализа использовали по 10—15 бородок первого порядка (далее бородки I) и бородок второго порядка (далее бородки II) контурной части опахала первостепенных маховых перьев у одной особи каждого вида. Препараты бородок I и бородок II были приготовлены стандартным, многократно апробированным методом. Подготовленные препараты напыляли золотом методом ионного напыления на установке Edwards S-150A (Великобритания), просматривали и фотографировали с применением сканирующего электронного микроскопа SEM JEOL-840A (Япония), при ускоряющем напряжении 10 кВ. В целом изготовлено 252 препарата бородок опахала первостепенного махового пера исследованных семи видов Strigiformes, на основании которых сделано и проанализировано 718 электронных микрофотографий.

За основу описания микроструктуры пера были взяты следующие качественные показатели в строении бородки I контурной части опахала первостепенного махового пера: конфигурация поперечного среза; строение сердцевины на поперечном и продольном срезах; строение кутикулы: форма кутикулярных клеток и рельеф кутикулярной поверхности; структура опахальца бородки I: строение бородок II дистального и проксимального отделов опахальца, особенности их сцепления, а также конфигурация свободных отделов ороговевших кутикулярных клеток бородок II, обеспечивающих это сцепление и таким образом способствующих целостности опахала.

Анализ полученных нами данных свидетельствует о специфичности указанных показателей на уровне не только отряда, но и вида. Кроме того, ряд специфических особенностей, был выявлен в результате проведённого нами исследования микроструктуры опахальца бородки I контурной части опахала первостепенного махового пера Strigiformes. Так, плотно сомкнутые бородки II дистальной части опахальца (дистальные бородки), расположенные в медиальном и дистальном отделах бородки I, наряду с типичными чертами в строении $\frac{3}{4}$ расширенной базальной частью, наличием волосовидных ресничек в структуре пёрышка, а также совокупностью крючочков на его нижней стороне $\frac{3}{4}$ отличаются сильно удлинённым пёрышком. Совокупность плотно прилегающих к проксимальным бородкам (лучам) и не переплетающихся между собой пёрышек дистальных бородок с расположенными на них многочисленными ресничками образует в целом ворсистую поверхность опахала.

Принято считать, что рассученный край опахала, характерный для представителей Strigiformes, образован за счет отсутствия бородок II на дистальном участке бородки I. Однако в ходе проведённого нами исследования микроструктуры пера у представителей Strigiformes, отмечено наличие бородок II по всей длине бородки I, включая верхний дистальный участок. Кроме того, нами было выявлено, что рассученный край опахала, на большем своем протяжении, образован рядом своеобразных «косиц», сформированных за счёт прилегания или даже плотного смыкания сильно удлинённых бородок II между собой и апикальным участком бородки I. При этом степень «рассученности» края опахала у *N. scandiaca* менее выражена по сравнению с другими исследованными нами видами Strigiformes.

Таким образом, в результате проведённого нами сравнительного электронно-микроскопического исследования выявлены основные видоспецифические характеристики тонкого строения дефинитивного контурного пера Strigiformes, а также ряд уникальных видоспецифических элементов, возможно отражающих комплекс эколого-морфологических адаптаций компенсаторного типа и расширяющих представление о сложной радиации морфологических и адаптационных изменений микроструктуры пера в филогенезе птиц.

МОЛОДЫЕ БУКЕТЫ ВИДОВ В ДРЕВНИХ ЭКОСИСТЕМАХ

Щербаков Д. Ю., Букин Ю. С.

Лимнологический институт СО РАН

Иркутск, Россия: sherb@lin.irk.ru

Широкое использование молекулярно-филогенетических методов для исследования эволюционных процессов на уровне близких видов и популяций выявило, что довольно часто воспроизводится один и тот же характер распределения разнообразия молекулярных признаков. В пределах одного вида или группы близких видов попарные генетические расстояния распределены примерно равномерно, настолько, что сестринские виды иногда содержат не полностью сегрегированные предковые линии, т. е. на деревьях генов выглядят полифилетичными. Такие группы могут насчитывать довольно большое количество видов. Однако расстояние до ближайшего известного родственника такой группы может быть неожиданно далеко, и это расстояние не удаётся объяснить эффектом выборки таксонов. Такие ситуации особенно характерны для гигантских древних пресноводных озёр — Байкала, Танганьики и других, но наблюдаются и в других экосистемах.

В подавляющем большинстве случаев, хотя и не всегда, сравнение возраста таких групп (минимального времени, прошедшего после существования общего предка, t_{MRCA}) с геологическим возрастом их экосистемы показывает, что первая величина гораздо меньше второй. Например, известно, что возраст крупного озера, непрерывно существовавшего в пределах современного Байкала, существенно превышает двадцать миллионов лет, тогда как t_{MRCA} , определённое с помощью сравнения нуклеотидных последовательностей, почти никогда не превышает 1,5—2,5 миллионов лет. Такие результаты были получены разными авторами в результате молекулярно-филогенетических исследований нескольких групп гастропод, аннелид и других беспозвоночных, а также для байкальских эндемичных бычков. В тех случаях, когда для группы организмов есть палеонтологические данные, они могут оказаться в прямом противоречии с результатами анализа генетического разнообразия. Так, по данным Мартинсона,

несколько видов гастропод эндемичного байкальского семейства гастропод *Baicaliidae* встречались в Байкале более 8 миллионов лет назад, в то время как результаты Зубакова с соавторами, а также других авторов по сравнению нуклеотидных последовательностей байкалиид не позволяют оценить t_{MRCA} для этой группы более чем в 2,5 миллиона лет.

Характерными особенностями экосистем, в которых наблюдается описанное выше противоречие, является их относительная изоляция, древность и стабильность. Важно также, что размеры таких экосистем не достаточно велики для того, чтобы изоляция расстоянием играла важную роль в эволюционных процессах. Следовательно, можно предполагать, что в таких местах в основном реализуются различные варианты симпатрического видообразования. Практически все современные модели симпатрического видообразования предполагают, что оно требует смены ниши, то есть его возможность определяется наличием либо свободной ниши, либо — возможностью её занять, вытеснив предыдущих обитателей. Поэтому попытка объяснения кажущейся молодости некоторых букетов видов должна, в первую очередь, учитывать эти обстоятельства.

В настоящей работе мы приводим результаты моделирования кладогенеза в изолированной экосистеме, где предельное видовое разнообразие определяется разнообразием ниш, то есть в некоторый момент времени могут существовать свободные ниши но никогда одну нишу не могут населять два вида. Процесс кладогенеза описывается как случайный ветвящийся процесс рождения-гибели, где вероятность бифуркации («рождения») остаётся постоянной и примерно равной вероятности вымирания («гибели»), которая, в свою очередь, определяется как сумма вероятности вымирания от внешних причин, которая постоянна, и вероятности вымирания в результате вытеснения вновь образовавшимся видом. Другими словами, мы рассматриваем модели кладогенеза в условиях, когда ниши существенно стабильнее во времени, чем соответствующие виды. Такое предположение более всего подходит к описанию экосистем, в которых часто встречается противоречие между возрастом системы и t_{MRCA} .

Модель позволила воспроизвести эффект скачкообразного изменения t_{MRCA} в процессе эволюции в результате того, что потомки одной из населявших в нулевой момент времени экосистему видов вытесняют по-

томков всех остальных «родоначальников». Мы исследовали зависимость вероятности этого явления от количества ниш, а также от параметров процесса рождения-гибели и показали, что наблюдаемые противоречия между палеонтологическими данными и характером генетического полиморфизма можно в ряде случаев объяснить стохастическими особенностями ветвящегося процесса в условиях, когда он ограничен числом сосуществующих ветвей. Различия в характере распределения молекулярного разнообразия в рамках симпатрических групп сестринских видов и на более высоких таксономических уровнях в этом случае определяется тем, что генетическое разнообразие внутри вида не лимитируется числом потенциально возможных эволюционных путей, которые в случае рассматриваемых моделей определяются экологическими нишами.

Стендовые сообщения

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРАЗИТА ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ *Coregonus albula* — ЦЕСТОДЫ *Proteocephalus longicollis* (Cestoda; *Proteocephalidae*) В ОЗЁРАХ КАРЕЛИИ

Аникиева Л. В.

Институт биологии КарНЦ РАН
Петрозаводск, Россия: anikieva@krc.karelia.ru

Исследования популяционной изменчивости гельминтов рыб проведены на узком круге объектов и носят пионерный характер. Внутри- и межпопуляционная изменчивость и её динамика, вопросы взаимосвязи популяционной структуры гельминтов и их хозяев изучены недостаточно, фактический материал крайне скуден (Фортунато, 1987; Пугачев, 1988; Аникиева, 2005; Аникиева, Пронин, 2005; Аникиева, 2010; Аникиева и др., 2012).

В задачу настоящей работы входило изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости цестоды *P. longicollis* из локальных популяций ряпушки, обитающих в разнотипных озёрах Карелии, для установления связи гостальной специфичности паразита с популяционной структурой хозяина.

Сравнивались 6 выборок половозрелых цестод *P. longicollis*. Из них четыре выборки собраны из крупной формы ряпушки мезотрофных озёр Урос, Вендюрское, Насоновское и Мунозеро (водосборы рек Суны и Шуи, бассейн Онежского озера; южная Карелия) и 2 выборки цестод из ряпушки мелкой формы — олиготрофного озера Онежского и олиготрофного с признаками мезотрофии озера Кимас (система реки Каменной, бассейн Белого моря; северная Карелия).

Фенотипическую изменчивость *P. longicollis* изучали по 4 качественным признакам, принадлежащим к двум несвязанным функциональным системам цестод: прикрепительной (форма головного конца и расположение присосок) и трофико-репродуктивной (форма половозрелых члеников, форма лопастей яичника) (Аникиева и др. 2004). Фенотипи-

ческую структуру *P. longicollis* определяли по числу вариаций отдельных признаков и их количественному соотношению (Ларина, Еремина, 1982). Внутрипопуляционное разнообразие и сходство популяций оценивали по показателям, предложенным Л. А. Животовским (1982). Использовали пакет программ BIODIV 4.1 для расчёта степени сходства выборок по индексу Сьеренсена-Чекановского. Всего было исследовано 70 экз. цестод из озера Урос, озера Вендюрского — 100, озера Насоновского — 70, озера Мунозера — 70, озера Онежского — 23, озера Кимас — 22 экз. цестод.

Установлено, что все выделенные ранее вариации 4-х качественных признаков *P. longicollis* (Аникиева и др., 2004) были обнаружены только в двух выборках — уросозерской и мунозерской. В остальных 4 выборках не зарегистрировано от 1 до 3 вариаций. Во всех выборках доминировала ядровидная форма сколекса, а две другие — относились к категории редких и малочисленных. Из трёх типов расположения присосок вариация *S1* была субдоминирующей, *S2* малочисленной, *S3* — редкой и лишь в одной выборке (Вендюрской) два типа расположения присосок встречались со сходной частотой. По форме члеников наибольшие отличия обнаружены у уросозерской выборки, в которой одна вариация — *P2* доминировала, а другие относились к категории редких и малочисленных. В остальных выборках наиболее часто встречалась вариация *P3*, а *P2* относилась к категории обычных. Вариации *P1* и *P4* были малочисленны и редки. Наибольший перепад частот наблюдался у форм лопастей яичника (от малочисленной категории до доминирующей).

По показателю μ формы сколекса выборки *P. longicollis* не имели достоверных различий, однако они различались по доле редких вариаций. По расположению присосок три выборки (уросозерская, насоновская и мунозерская) были сходны, а вендюрская выборка отличалась от уросозерской более низким показателем μ и более высокой долей h . По форме члеников выборки объединились в две группировки: уросозерская, вендюрская, мунозерская, онежская и насоновская, кимасозерская. По частоте общих вариаций и критерию идентичности две выборки — уросозерская и вендюрская достоверно отличались друг от друга и от всех других выборок. По μ формы лопастей яичника все выборки за исключением насоновской сходны, однако по h — характер их разнообразия разный: в уросозерской и мунозерской выборках высока доля редких вариаций, в

остальных выборках частоты вариаций более выровнены. По частоте общих вариаций и критерию идентичности отличия между выборками оказались максимальны. Все выборки за исключением вендюрской, которая была сходна с кимасозерской и онежской, достоверно отличались друг от друга. Индексы Сьеренсена-Чекановского, рассчитанные отдельно для каждого из 4 признаков, варьировали от 0,41 до 0,96. Индексы общности выборок из 4-х озёр с крупной формой ряпушки, рассчитанные по всем признакам вместе, варьировали от 0,7 до 0,85.

Сопоставление полученных нами данных с условиями обитания гельминта показывает, что обнаруженные различия связаны с видом хозяина и особенностями его локальных популяций. Ряпушке, как и всем лососевидным рыбам, свойственна высокая экологическая пластичность. В пределах вида выделяют 2 формы ряпушки — мелкую длиной 10—12 см, массой 50—70 г и крупную массой до 200 г. (Потапова, 1978). Европейская ряпушка — специализированный планктофаг. Спектр и интенсивность её питания зависят от температурного режима водоёма, от состава и величины запасов корма. Высокая пищевая пластичность ряпушки в значительной степени определяет облик локальных популяций в озёрах разного типа.

Таким образом, проведённое нами исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости *P. longicollis* из ряпушки, обитающей в разнотипных озёрах Карелии, выявило высокое фенотипическое разнообразие гельминта. Изученные популяции различаются степенью и характером разнообразия качественных признаков. Показатели попарного сходства популяций, позволяющие оценить частоту общих вариаций в сравниваемых популяциях, и критерий идентичности *P. longicollis* по отдельным признакам позволили установить большее сходство популяций по признакам прикрепления и различия по трофико-репродуктивным признакам. Сравнение индексов Сьеренсена-Чекановского, рассчитанных отдельно для каждого из 4 признаков, также показало более высокое сходство выборок по признакам прикрепления, чем по трофико-репродуктивным признакам.

Нам не удалось обнаружить вариаций качественных признаков, характерных только для одной популяции *P. longicollis*. Изученные нами популяции *P. longicollis* различаются по одним признакам и сходны по

другим. Более того, гостальные экоформы гельминта из крупной и мелкой форм ряпушки не имеют достоверных различий ни по фенотипическому разнообразию, ни по фенотипической структуре. Полученные нами данные позволяют считать, что популяционная структура вида *P. longicollis*, формируемая в европейской ряпушке, представляет собой комплекс фенотипически сходных популяций, а обнаруженные различия в фенотипической изменчивости гельминта отражают особенности популяционных процессов паразита — цестоды *P. longicollis* и хозяина — ряпушки *Coregonus albula* в озёрах Карелии.

ФОРМЫ, ВОЗНИКАЮЩИЕ В РЕЗУЛЬТАТЕ ОТДАЛЁННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РЫБ, КАК ПРИМЕР СОВРЕМЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Артамонова В. С., Карабанов Д. П., Махров А. А.,
Рольский А. Ю.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: valar99@mail.ru

Изучение процессов микроэволюции, идущих на наших глазах, даёт наиболее полное и точное представление о закономерностях эволюционного процесса. Современные микроэволюционные процессы чаще всего вызваны изменениями, которые вносит человек в природные экосистемы — уничтожением естественных ландшафтов, загрязнением среды, вселением чужеродных видов в ранее сложившиеся природные сообщества (монографии: Palumbi, 2001; Кубанцев, 2004). В частности, в результате таких изменений усиливается межвидовая и даже межродовая гибридизация. Особенно интересны случаи, когда в результате гибридизации возникает достаточно обособленная форма, которая в будущем может дать начало новому виду.

Один из наиболее ярких примеров формообразования в результате отдалённой гибридизации — это триплоидные линии, размножающиеся путём партеногенеза или гиногенеза (у рыб). Ранее одним из авторов при изучении гибридизации лососевых рыб — атлантического

лосося (*Salmo salar*) и кумжи (*S. trutta*) — было высказано предположение о возможности возникновения в природе триплоидной гибридной формы этих видов, размножающейся гиногенетически (Махров, 1999), и это предположение оправдалось. Такая форма возникла в тех норвежских реках, где численность атлантического лосося упала в результате инвазии паразита *Gyrodactylus salaris*: гибрид оказался более устойчивым к этому паразиту, чем атлантический лосось, (Johnsen et al., 2005).

Ещё один интересный пример формообразования — это интрогрессия мтДНК одного вида в геном другого как следствие гибридизации между этими видами. Так, в ходе совместной российско-китайской экспедиции в северо-восточный Тибет в реке Тао (приток Хуанхе) нами была собрана однородная выборка карповых рыб, представителей подсемейства расщепобрюхих, которые на основании морфологических признаков были отнесены к эндемичному виду *Schizopygopsis pylzovi*. Однако, наряду с гаплотипами мтДНК, типичными для этого вида, у некоторых рыб изученной выборки были обнаружены гаплотипы мтДНК, характерные для *Gymnocypris eckloni*, представителя близкого рода расщепобрюхих. Род *Gymnocypris*, как и род *Schizopygopsis*, является эндемичным для северо-восточного Тибета, но его представители в данной реке не отмечены.

Судя по данным китайских исследователей (Qi et al., 2006), популяция с аналогичными особенностями обитает и в другом притоке Хуанхе, реке Nanmenxia (в прочих изученных притоках обитает «типичный» *S. pylzovi*). Авторы цитируемой работы предположили, что в реке Nanmenxia в результате сильного отбора происходит конвергенция представителей двух родов расщепобрюхих по морфологическим признакам. Однако гораздо более реалистичным объяснением наблюдаемого явления представляется интрогрессия мтДНК *G. eckloni* в геном *S. pylzovi* в результате гибридизации, имевшей место между представителями этих видов. В свою очередь, межродовая гибридизация могла быть спровоцирована преобразованием рек в результате хозяйственной деятельности.

В настоящее время межвидовая гибридизация среди гидробионтов становится достаточно массовым явлением, и затрагивает, в том числе, типичных морских обитателей, например, морских окуней рода *Sebastes*. Так, значительная доля межвидовых гибридов выявлена в пелагиали моря Ирмингера в северной Атлантике (Artamonova et al., 2013),

где в необычных для морских окуней условиях обитает популяция окуня-клювача (*S. mentella*). При этом на хребте Рейкьянес сконцентрированы очень крупные морские окуни (окуни-гиганты), и целый ряд генетических данных (Altukhov, Nefyodov, 1968; Нефедов, 1970; Johansen, 2003; Schmidt, 2005) указывает на происхождение этой формы в результате гибридизации окуня-клювача и золотистого окуня (*S. marinus*). Статус данной формы ещё не вполне понятен, однако во всех исследовательских работах окуней-гигантов хребта Рейкьянес рассматривают отдельно от морских окуней *S. mentella* и *S. marinus*.

В литературе есть данные и о других дискретных гибридных формах рыб. Прежде всего, надо упомянуть цикл работ украинских исследователей по изучению межвидовых гибридов карасей (*Carassius*). В ходе этих работ, в частности, обнаружена самовоспроизводящаяся изолированная популяция, состоящая исключительно из гибридов *C. auratus* × *C. carassius*, среди которых имеются как триплоидные, так и диплоидные особи (Межжерин, Кокодий, 2007; Межжерин и др., 2009; Кокодий, 2010).

Кроме того, описана гибридная форма бычка (*Cottus*), заселившая необычные для предковых форм местообитания (Nolte et al., 2005), однако, в данном случае видовой статус предковых форм всё же сомнителен. В работе (Balon, 1992) предполагается, что усиление гибридизации двух видов карповых рыб — рыбка *Vimba vimba* и густеры *Blicca bjoerkna* — в результате строительства дамб на Дунае может привести к возникновению нового таксона.

Других случаев возникновения дискретных форм рыб, возникших вследствие гибридизации в историческое время, нам обнаружить не удалось (в том числе, с помощью поисковых систем SCI и РИНЦ), хотя примеров современной естественной гибридизации рыб известно очень много (обзоры: Schwartz, 1981; Verspoor, Hammar, 1991; Smith, 1992; Argue, Dunham, 1999; Яковлев и др., 2000; Scribner et al., 2001).

В то же время, генетические данные показывают, что целый ряд уже вполне сформировавшихся таксонов рыб имеет гибридное происхождение, причем известны случаи видообразования как на диплоидном (обзор: Mavarez, Linares, 2008), так и на полиплоидном (обзор: Mable et al., 2011) уровне. Таким образом, изученные нами случаи интересны как ред-

ко выявляемые начальные стадии типичного для рыб видообразования, при котором ведущую роль играет гибридизация; закономерности такого видообразования изучены пока недостаточно.

Анализ условий обитания изученных нами дискретных гибридных форм рыб позволяет считать, что их образование стимулируют необычные условия обитания, в том числе, возникающие под влиянием деятельности человека. Ведь с одной стороны, новая необычная среда — это ещё не занятая экологическая ниша, а с другой стороны — быстрое изменение условий обитания приводит к разрушению систем репродуктивной изоляции у рыб, населявших водоём до того, как он подвергся антропогенному воздействию. В то же время, хочется подчеркнуть, что все три изученных нами группы (благородные лососи, расщепобрюхие рыбы, морские окуни) имеют склонность к отдалённой гибридизации и в обычных условиях, но в норме гибридизация не носит массового характера и не приводит к образованию дискретных форм. Поэтому решающим фактором в образовании дискретных гибридных форм служит необходимость приспособления к необычным факторам среды.

Работа поддержана Советом по грантам Президента РФ (проект МК-2049.2013.4.), РФФИ (гранты №№ 11-04-00697, 14-04-91179), программами «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов»).

КАРИОТИПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПИЯВОК ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Натяганова А. В., Кайгородова И. А., Сороковикова Н. В.

Лимнологический институт СО РАН
Иркутск, Россия: avn61@mail.ru

Пиявки — поясковые кольчатые черви (Clitellata, Hirudinea). Подавляющая часть представителей группы паразитируют на млекопитающих, водоплавающих птицах, рыбах, водных беспозвоночных, питаются в

основном их кровью. Некоторые виды — типичные хищники, так как кормятся исключительно плотью водных животных или заглатывают своих жертв (мелких водных организмов, мальков рыб и амфибий) целиком. Большинство пиявок населяют пресные воды, около 15 % видов освоили морские биотопы и чуть меньше перешли к наземному образу жизни. Все пиявки — гермафродиты, тем не менее, у ряда видов особи, выполняющие роль самок, демонстрируют трогательное материнское поведение, бережно вынашивая своё потомство на брюшной поверхности. В мировой фауне известно более 680 видов этих беспозвоночных (Sket, Trontelj 2008).

Медицинское значение пиявок известно на протяжении нескольких тысячелетий. Вместе с тем, наряду с другими червями они послужили объектами блестящих классических работ в цитологии. Сведения о хромосомных комплексах пиявок стали появляться в начале XX века (Gathy, 1900; Jörgensen, 1908; 1913), благодаря чему выяснилось, что эти признаки активно эволюционировали. Данное обстоятельство позволило одному из авторов провести сравнительно-кариотипический анализ (Wendrowsky, 1928). На основе выявленных видоспецифических морфологических и количественных особенностей их наборов он сделал заключения об исходном диплоидном значении ($2n=16$) и о цитологических механизмах эволюции хромосомного аппарата (полиплоидия, полисомия и фрагментация), а также построил схему филогенеза в этой группе.

К настоящему времени кариотипически исследованы 20 морских и пресноводных видов, у которых также выявилась картина межвидовой дифференциации по диплоидным значениям ($2n$ варьирует от 12 до 32), согласующаяся с различиями в морфологических характеристиках, в частности, в окраске тела, имеющей таксономическое значение. Это обстоятельство позволило предложить несколько иную схему эволюции хромосомных комплексов в подклассе Hirudinida (Cichočka, Bielecki, 2008). С помощью методов молекулярной цитогенетики показано, что Робертсоновские транслокации также были преобразующими механизмами в эволюции хромосом у пиявок (Vitturi et al., 2002).

В пределах Восточной Сибири известно 30 видов (Kaigorodova, 2012; Kaigorodova, 2013; Kaigorodova et al., 2013), что составляет половину от видового списка России. В фаунистическое разнообразие восточно-сибирских пиявок существенный вклад вносят обитатели озера Байкал, ко-

торые представлены 22 видами из 13 родов, при этом, половина видового списка — эндемики.

Нами впервые предпринято кариотипическое изучение сибирских представителей группы Hirudinea. Цитологические препараты изготавливали из семенных мешков и эмбрионов пиявок по методу «стряхивания-отпечатывания» (Баранов, 1989) и окрашивали водным 1%-ным раствором основного фуксина. Хромосомный анализ проведён для трёх видов семейства Glossiphoniidae – *Theromyzon maculosum* ($2n=38$), *Helobdella stagnalis* ($2n=36$), *Glossiphonia* sp. ($2n=32$), двух байкальских эндемичных Piscicolidae – *Baicalobdella torquata* ($2n=32$) и *Baicalobdella cottidarum* ($2n=34$), а также четырёх хищных пиявок неопределённого видового статуса из семейства Erpobdellidae (у всех таксонов $2n=22$).

С учётом наших данных, очевидно, что диплоидные значения у Hirudinea варьируют от 12 до 38, то есть, в более широких пределах, чем было показано в предыдущих работах. В ходе нашего анализа выявилось, что хромосомные числа у пиявок из Восточной Сибири могут различаться как у видов из разных родов (как у *T. maculosum*, *H. stagnalis* и *Glossiphonia* sp.), так и у видов из одного рода (как у *B. torquata* и *B. cottidarum*). Кроме того, сибирский представитель рода *Glossiphonia* – *Glossiphonia* sp., обитающий в левом притоке реки Баргузин, имеет $2n=32$, тогда как широко распространённые в Палеарктике *G. complanata* (L., 1758) и *G. concolor* (Apathy, 1888) имеют $2n=26$ и $2n=28$ соответственно. Поскольку в настоящее время отмечены случаи variability числа хромосом в пределах одного вида (например, у бурозубки обыкновенной), мы провели молекулярно-генетический анализ. Сравнение гомологичных нуклеотидных последовательностей митохондриального гена COI *Glossiphonia* sp. и представителей других видов показало, что генетическое расстояние от ближайших таксонов составляет 8–10 %, что, в свою очередь, является убедительным доказательством его самостоятельного видового статуса.

Эндемичные байкальские виды *Baicalobdella torquata* (Grube, 1871) и *Baicalobdella cottidarum* Dogiel, 1957 были сведены Е. Лукиным (1972) в один вид. По его мнению, это вид пиявки, паразитирующий на двух разных хозяевах: на одном из байкальских эндемичных рачков-бокоплавов *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) (Crustacea, Amphipoda) и на одном из байкальских эндемичных видов рыб *Paracottus knerii* (Dybowski,

1874) (бычок-подкаменщик). Тем не менее, В. Эпштейн (1987) не согласился со своим учителем и всё-таки разделил эти два вида согласно их первоначальным описаниям. Проведённый кариотипический анализ выявил, что пиявки, обитающие на бычках, имеют $2n=34$, а паразиты амфипод – $2n=32$. Хромосомы этих пиявок имеют также и различия в морфологии. На наш взгляд, внешние морфологические различия строения тела этих пиявок достаточны для их видового разделения.

Представители семейства Erpobdellidae – морфологически слабо изученная группа пиявок. До сих пор существовало мнение о распространении единственного, но весьма вариабельного вида *E. octoculata* на обширной территории Сибири. Проведённый нами молекулярно-генетический анализ четырёх морфологически различающихся образцов пиявок неопределённой видовой принадлежности, собранных в разных районах Восточной Сибири, – *Erpobdella* sp. 1 (Чивыркуйский залив о. Байкал), *Erpobdella* sp. 2 (р. Лена), *Erpobdella* sp. 3 (р. Кударейка), *Erpobdella* sp. 4 (р. Ангара) показал, что на филогенетическом древе они образуют четыре отдельные ветви, соответствующие отличиям в окраске их тела. Хотя цитогенетический анализ не выявил различий в хромосомных числах этой группы, тем не менее, продемонстрировал различия в морфологии хромосомных бивалентов, свидетельствующие о внутривидовых межпопуляционных вариациях в рекомбинационных параметрах.

Интересно отметить, что диплоидные значения представителей отряда Rhynchobdellea в среднем значительно превышают таковые у представителей Arhynchobdellea. У пиявок, как и у многих других организмов обнаруживаются сверхчисленные хромосомы, так называемые В-хромосомы, которые в виде плотных круглых телец или точек, встречались на метафазных пластинках в ходе нашего анализа. Х. Салемаа (Salemaa, 1986, 1988), наблюдавший В-хромосомы у рачков-бокоплавов, предположил, что эти генетически инертные элементы «индуцируют внутри и межпопуляционную дифференциацию и постепенные кариотипические изменения». Возможно, небольшие различия в диплоидных значениях у видов пиявок одного рода обусловлены именно этим механизмом.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке РФФИ — грант № 11-04-01394-а.

TESTUDO ZARUDNYI — ДРЕВНЕЙШИЙ РЕЛИКТОВЫЙ ВИД В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА КОМПЛЕКСА *Testudo graeca*

Перешкольник С. Л.,

Московский зоопарк
Москва, Россия: solomon36@mail.ru

Леонтьева О. А.

Географический факультет МГУ
Москва, Россия: leontolga@mail.ru

Широкоареальный вид *Testudo graeca* по последним данным аннотированных списков (Rhodin, Dijk, et al. 2010, Чхиквадзе, 2010) включает в себя 11 подвидов. Со времён описания вида Н. Wermuth, и R. Mertens (1955, 1961) подвидовые таксоны выделялись на основании морфологических признаков и географического распространения (Perala, 1996, 2002, Pieh, 2001, Pieh, Perala, 2001). В дальнейшем с развитием методов генетического анализа появилось большое количество работ, которые стремительно стали увеличивать таксономическую неразбериху в отношении филогении *Testudo graeca* комплекса (Kuyl, Ballasina et al., 2002, Alvarez, Mateo et al., 2000, 2001, Семенова, Торсуненко и др., 2004, Fritz, Hundsdorfer et al., 2007, Parham, Macey et al., 2006). К тому же одни и те же факторы с присоединением палеонтологических данных зачастую приводят к противоречивым выводам и преждевременности повышения таксономического уровня (Чхиквадзе, Бакрадзе 2002, Chkhikvfdze, Bakradze, 1991, Danilov, 2005, Parham, Türkozan et al., 2006). Вместе с тем ни у кого из вышеперечисленных авторов не вызывает сомнения место *Testudo graeca zarudnyi*, как подвидового таксона на филогенетическом древе *Testudo graeca* комплекса.

Подвергнув палеогеографическому анализу территорию Иранского нагорья, где в настоящее время встречается черепаха Зарудного (Herz, Auer, 2008), проанализировав известные нам находки с фотоматериалами, любезно предоставленными Д. А. Бондаренко, а также используя фото из атласа черепах (Holger, Vetter, 2002), и опираясь на литературные источники (Danilov, Milto, 2004), мы пришли к заключению, что эта сухопутная черепаха заслуживает особого внимания.

Территория нынешнего Иранского нагорья за очень короткий промежуток времени, конец миоцена — начало плиоцена, сформировала древнюю средиземноморскую флору и фауну (Хаин, 1984, Rogl, Steininger, 1983). Горообразование и общее поднятие суши, начавшееся в неогене и продолжающееся до настоящего времени, привело к образованию нагорья. В дальнейшем на нём происходила постепенная аридизация, достигшая своего максимума к настоящему времени. Прошлая мезофильная флора и фауна, в том числе и средиземноморская черепаха *Testudo zarudnyi*, сохранились на очень ограниченных участках, где наличествует крайне обеднённая средиземноморская растительность с характерными редколесьями из можжевельника, некоторых листовенных пород и колючих кустарников (Herz, Auer, 2008). Эта черепаха занимает отдельные рефугиумы. Они разделены обширными сухими степями и пустынями, где встречается хорошо отличимый морфологически и генетически другой вид *Agrionemis horsfieldi*, выделенный из рода *Testudo* ещё в середине прошлого века (Khozatsky, Mlynarski, 1966). Это, вероятно, более эволюционно молодой вид, возникший в самом начале плейстоцена (Васильев, Бондаренко и др., 2008) в связи с усиливающейся аридизацией огромного пространства Иранского нагорья и Средней Азии на месте древнего Средиземья. Альпийское горообразование на Кавказе в это же время привело *Testudo graeca* к вторичному подвидовому разнообразию. Появились такие подвиды как *T. buxtoni* и *T. armeniaca*. Таким образом, *Testudo zarudnyi* древнее их.

Необходимо заметить, что, видимо ещё в историческое время, активно вытесняемая более адаптированным к аридным условиям видом *Agrionemys horsfieldii* (Хозацкий, 1987, Чхиквадзе, Бондаренко, Шаммаков, 2010) средиземноморская черепаха встречалась в Средней Азии (Wien, 1853, по Федченко, 1899), что косвенно подтверждается находкой в венском музее экземпляра, этикетированного окрестностями г. Красноводска (Закаспии) (Pieh, Perala, 2001).

Итак, *Testudo zarudnyi* — реликт древнего Средиземья и необходимо вернуть ей первоначальное видовое название *Testudo zarudnyi*, предлагавшееся еще А. М. Никольским (Nikolski, 1896).

О ВОЗМОЖНОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДОВ ЗЕЛЁНЫХ МАРТЫШЕК (*Chlorocebus pygerythrus* и *Chlorocebus aethiops*) ПО КРАНИОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Сударикова Е. В.

Государственный Дарвиновский музей
Москва, Россия: etozabavno@gmail.com

Зелёные мартышки являются одними из наиболее часто используемых приматов в медико-биологических исследованиях во многих странах, так как они небольшого размера, легко управляемы, неопасны, эволюционно тесно связаны с людьми и легко разводятся в неволе. В частности, представители этого рода играют важную роль в изучении высокого кровяного давления и СПИДа. Они являются одним из немногих видов приматов, которые могут страдать от естественно повышенного кровяного давления и обладать вирусом иммунодефицита обезьян (ВИО), предком вируса иммунодефицита человека (ВИЧ), широко распространённым в популяции диких обезьян (Chakrabarti, 2002; Ervin & Palmour, 2003).

Большое значение зелёных мартышек для исследований в области этологии и медицины заставляет вновь и вновь обращаться к вопросам их систематики. Дискутируются самые разные вопросы — от наименования рода до количества видов внутри него. Несмотря на множество молекулярно-генетических, экологических и этологических исследований, посвящённых систематике зелёных мартышек, на протяжении всей истории изучения этих приматов остаётся открытым вопрос о количестве видов, выделяемых внутри рода *Chlorocebus*, в частности — о разделении видов гривет и вервет. Также остаётся мало изученной значимость краниологических признаков для разделения видов зелёных мартышек между собой.

В ходе изучения трибы *Cercopithecini* количество видов внутри неё всё время увеличивалось и дробилось. Однако ещё в 1936 г. триба *Cercopithecini* считалась одновременно и родом, к которому относили 40 видов мартышек, разделённых на 7 групп в зависимости от расцветки. В 1979 г. в подсемействе мартышковых выделяли 7 родов, среди которых наиболее многочисленным был род мартышек (*Cercopithecus*), вклю-

чающий в себя 23 вида. Зелёные мартышки в классификации этих лет представлены тремя видами: *C. aethiops*, *pygerythrus*, *sabaeus* — гриветы, верветы и зелёные мартышки соответственно. Классификация зелёных мартышек недавно была обновлена, а именно был выделен новый род *Chlorocebus*, в который переместили все виды зелёных мартышек из рода *Cercopithecus* (Rowe 1996; Groves 2001). В настоящее время существует, по крайней мере, шесть видов зелёных мартышек, но в литературе всех их часто объединяют в один вид *Chlorocebus aethiops* (например, Grubb et al. 2003). Groves (2001) рекомендует дальнейший пересмотр этого рода, и в будущем, вероятно, будет выделено больше видов и подвидов. Вербеты в прошлом описывались классификаторами как *Cercopithecus aethiops*. Вербетка и малбрук (*Chlorocebus cynosuros*) часто рассматривались в качестве представителей одного и того же вида, или же подвидов в составе вида гривет (*Chlorocebus aethiops*). *C. pygerythrus* начинает считаться самостоятельным видом в работах Dandelot (1959), позже — Kingdon (1997) и Groves (2001).

Вся совокупность факторов морфологии и экологии зелёных мартышек позволяет дискутировать вопрос о существовании двух видов — гривет и вервет — внутри рода *Chlorocebus*.

При изучении черепов зелёных мартышек по традиционной краниометрической методике (Алексеев, Дебец, 1964), с учётом специфики черепов приматов по методике S. Oppenheim (1928), было выявлено, что по результатам описательной статистики самки гривет и вервет лучше всего диагностируются по поперечному диаметру черепа, наименьшей ширине лба, наибольшей ширине лба, ширине затылка, лобной хорде и межглазничной ширине; а самцы гривет и вервет точнее всего дискриминируются t-критерием Стьюдента по ширине большого затылочного отверстия, in-ор, поперечному диаметру черепа и общему углу лица. Как t-критерий Стьюдента, так и дискриминантный анализ в качестве наиболее ценных разделяющих признаков выборок вервет и гривет выделяют для самок поперечный диаметр черепа, наименьшую ширину лба, угол альвеолярной части лица и бигониальную ширину, а для самцов — ширину большого затылочного отверстия, in-ор, общий угол лица.

При этом процент корректных диагнозов по итогам дискриминантного анализа двух видов зелёных мартышек колеблется в диапазоне

82,8—100 %, т. е. полученные данные по краниологическим признакам позволяют достоверно диагностировать гривет и вервет между собой. В целом, данные исследований в области краниометрии этих приматов свидетельствуют в пользу тех исследований, которые разделяют между собой таксоны *Chlorocebus aethiops* (гриветы) и *Chlorocebus pygerythrus* (верветы).

РАСПОЗНАВАНИЕ «СВОЙ-ЧУЖОЙ» В ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМАХ И РЕНЕССАНС БИОЛОГИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ВИДА (НА ПРИМЕРЕ ПТИЦ)

Фридман В. С.

Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: wolf17@list.ru

Важной частью биологического мышления Н. В. Тимофеев-Ресовский считал представление о «некисельности жизни»: формы не переливаются друг в друга плавно и постепенно, а разделены на единицы, «наименьший» уровень которых — вид. Биологическая концепция вида исходит из того, что принадлежность к таким единицам существенна для особей их составляющих. Более существенна, чем собственное выживание и размножение, в первую очередь, потому что повысить приспособленность нельзя в одиночку, надо занять наилучшую «позицию» в одной из популяционных группировок, а для этого разделять «своих» и «чужих».

Отсюда для определения вида (=отделения форм, достигших видового уровня дивергенции, от не достигших его, то есть претерпевающих сетчатую эволюцию вместо дивергентной) существенна именно морфология, которая обеспечивает распознавание «своих» и «чужих» в сложных ситуациях, создаваемых снова и снова исторической динамикой экосистем и ареалов. Используя метафору Э. Майра, важны признаки, связанные с поддержанием обособленности популяционных систем двух форм (например, в зоне вторичного контакта с гибридизацией), а не с дивергенцией, клад внутри каждой из них. Образно сравнивая эволюцию на видо-

вом уровне с веником, нам интересны признаки-«обручи», стягивающие прутья, не позволяющие им «смешиваться с прутьями другого «веника», а не признаки, отделяющие «прутик» от прутика».

В докладе на орнитологическом материале показано, как современный уровень знаний о популяционных системах разных видов конкретизирует эту метафору, как интеграция внутри популяционной системы и дифференциация её территориальных подразделений внутри ареала поддерживаются работой одного и того же механизма, связанного с направленной сортировкой особей внутри системы. Также показано, что:

1. Неуспех биологической концепции вида в конце XX века связан с неверным определением признаков, ответственных за обособленность форм видового уровня. Её авторы и сторонники полагали, что это признаки, обеспечивающие нескрещиваемость форм и/или снижение репродуктивности/выживаемости у гибридов. То есть ключевое распознавание «своих» и «чужих» происходит на уровне особей, образующих пары и осуществляющих репродукцию. Когда множеством тщательных исследований гибридных зон у птиц было показано, что на этом уровне ошибки распознавания встречаются очень часто, гибриды и бэкрессы бывают плодовиты и жизнеспособны настолько, что делают агентами углубления гибридизации, а контекст контакта 2-х популяционных систем на периферии ареалов обоих стимулирует именно «ошибки», производящие гибридов — биологическая концепция вида утратила свою привлекательность.

2. Последняя может быть восстановлена результатами исследований, показывающих, что ключевое распознавание «своих» и «чужих» происходит не на уровне особей, постоянно и часто совершающих ошибки распознавания, а на уровне популяционных систем той и другой формы, ибо способность особей «встраиваться» в соответствующие группировки зависит от фенотипа. «Чистые» фенотипы встраиваются в поселения своей формы легко, включение гибридов и бэкрессов затруднено в группировки обоих тем более, чем более промежуточный и смешанный у них фенотип. В таком случае наблюдается эффективная дифференциация форм на эколого-морфологическом уровне вопреки устойчивому и обширному потоку генов через гибридную зону и даже при фактически общем генофонде.

3. Историческая динамика ареалов видов постоянно создаёт ситуации (своего рода естественные эксперименты), позволяющие оценить, достигли ли формы видового статуса обособленности. Первая — это долговременные разрывы ареалов с образованием дизъюнкций, «испытывающие» популяционную систему вида на целостность, вторая — зоны вторичного контакта с гибридизацией, «испытывающие» на обособленность в условиях поступления «чужих» генов и фенов. В докладе анализируется применение идеи «исследования обособленности популяционного уровня» к обоим типам ситуаций, представляющих трудности для биологической концепции, и доказываются однотипность механизмов сохранения целостности популяционной системы при «разрывах» ареала внутри и 2) при контактах с близкой формой извне.

СРЕДНЕВЕКОВЫЕ СОБАКИ НОВГОРОД-СЕВЕРСКОГО КНЯЗЯ

Чубур А. А.

Брянский государственный университет
Брянск, Россия: fennecfox66@gmail.com

В 2003—2004 гг. Новгород-Северская экспедиция Е. Е. Черненко (Институт археологии НАН Украины) исследовала руины каменного терема XII—XIII вв. в загородной княжеской резиденции (Спасо-Преображенский монастырь). В них были обнаружены останки погибших при пожаре женщин, детей и трёх крупных собак. Трём особям *Canis familiaris* принадлежали 3 черепа (утрачена часть зубов и фрагменты скуловых дуг), 3 нижние челюсти (утрачена часть зубов), лопатка, плечевая и пястная кости и несколько обломков длинных костей. Морфометрия велась по стандартной методике.

Все три черепа относятся к мезокранному типу, имеющему средние для вида пропорции ширины основания черепа к его общей длине. Морда слегка укорочена, отношение её длины к длине церебральной части для всех трёх черепов в пределах 0,67—0,68. Сагитальные затылочные гребни всех черепов невыразительны. Профиль черепов слабоогнутый,

спинка носа прямая, имеются выраженные надбровные дуги. Угол между линиями черепа и морды у всех черепов 20—30°. Угол между линиями морды и лба 157—161°. Биологический возраст определялся по состоянию зубной системы и срастанию черепных швов. Все животные половозрелые. Более крупные и широкие черепа 1 и 3 принадлежат самцам 3–4 лет от роду: клыки стиранием почти не затронуты, верхние резцы-зацепы лишь слегка стертые. Грацильный череп 2 принадлежал самке преклонных лет, о чём говорят сломанные и сильно стёртые клыки и стёртые до обратно-овальной формы резцы, её биологический возраст превышал 8–9 лет. Вряд ли она ещё была охотничьей, скорее — просто домашней любимицей. Сагиттальный гребень ярче выражен у самки, поверхность затылка и глазниц более рельефна у самцов.

От скелета, которому принадлежал первый череп, сохранилась часть правой передней лапы. Плечевая кость: длина 152,0, ширина блока 32,0 мм. Длина лопатки 132,0 мм при длине суставной поверхности с выступом 28,0 мм. Длина лучевой кости 156,0 мм. Ширина нижнего эпифиза 21,0 мм, III пястная кость имеет длину 67,0 мм. Длина плеча, как и лучевой кости, составляют обычно 30% роста собаки в холке, следовательно рост — 50—52 см.

Предковая форма собаки — лесной волк — заметно крупнее Новгород-Северских псов. По нашим данным, собаки летописного Римова (Гочевский комплекс X—XIV вв. н.э.) имели альвеолярную длину нижнего зубного ряда C/1–M/3 в пределах 96,0—100,0 мм, максимальная длина единственного черепа составляла 243 мм. Эти волкоподобные охотничьи зверовые собаки с долихокраным черепом также крупнее Новгород-Северских. Собаки дворовые из Новгорода Великого относительно невелики, они также имели преимущественно долихокраные черепа и рост в холке 38—48 см (Зиновьев, 2009). По материалам раскопок древнерусского города Воинь (на р. Сула) выявленные там 141 особь собак подразделялись на крупных (овчарок или гончих), средних типа лайки и криволапых коротконогих, напоминавших такс (Сергеев, 1965). Собаки с Острова Ледницкий — резиденции первых польских королей династии Пястов (X—XIV вв.) куда крупнее, чем у новгородцев — их рост в холке лежал в пределах 51,0—61,7 см, при средней величине 56,1 см (Makowiecki, 2001).

Чтобы установить, к какой породе отнести собак из домонгольского Новгорода-Северского, нужно принять во внимание не только их морфологию, но и сведения о том, какие породы в принципе существовали на территории Киевской Руси. Наибольшее распространение имели «дворные» лайки — собаки промысловиков и простонародья. Основа аборигенных пород Руси — лесные остроушки (прототип лаек) в домонгольское время разделилась на две группы: «лошые», крупные, предназначенные для охоты на копытных и опасных зверей, и промысловые («зверовые») — для охоты на пушную и боровую дичь (Камерницкий, 2002). Наряду с аборигенными породами, имел место завоз травильных молоссов и подскольных собак («выжлов») из Византии, Балкан, Центральной Европы и Скандинавии.

К какой группе из перечисленных относятся наши псы? Нельзя отнести черепа к мезоцефальным охотничьим лайкам и остроушкам, имеющим заострённую лисовидную морду, которая заметно короче церебральной части черепа (Войлочников, Войлочникова, 1982). К тому же, наши псы — крупнее лаек. Безусловно, они не относятся и к молоссам или сторожевым кане корсо, у которых морда вдвое короче церебральной части черепа, скуловая ширина высокого черепа превышает длину церебральной части, а спинка носа расположена под прямым углом к линии черепа. Не могут быть новгород-северские псы борзыми, для черепов которых характерны долихокранность и прямой профиль (Brauner, 1928), а появление борзых связывается с приходом монголов, в результате скрещивания завезённых ими из Китая буанзу и аборигенных зверовых пород (Сабанеев, 1986). Для них обычен развитый затылочный гребень, который в нашем случае невелик. Мезоцефальные черепа помимо лаек, характерны для легавых и овчарок. Овчарки в Поднепровье попали поздно, большинство пород сформировано в новом и новейшем времени. Да и среднеразмерные новгород-северские псы не соответствуют крупным овчаркам. Наиболее вероятно, что рассматриваемые особи относятся к группе легавых. Одной из древнейших пород легавых считается венгерская выжла. Происходит она от гончих, завезённых в Карпатскую долину в IX в., скрещённых с местными охотничьими собаками. Характеристики выжлы близки к нашим данным. Это собаки ростом 52—64 см в холке, имеющие вес 22—30 кг. Угол между линией черепа и линией спинки носа

составляет 30—35°. Затылочный бугор слабо выражен. Переход ото лба к морде плавный, спинка носа прямая (Найманова, Гумпал, 1983).

Выводы: собаки из Новгород-Северского относятся к подсокольным охотничьим выжлам (легавым) — редкой в Киевской Руси породе. Эти энергичные, выносливые псы с уравновешенным темпераментом не только широко применялась для соколиной охоты средневековой аристократии, но и, благодаря понятливости и ласковому нраву, могли быть всеобщими любимцами в знатных семьях. С женской и детской частью такой семьи три верных пса разделили трагическую судьбу.

Секция ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Устные доклады

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ СОМАТОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

Бахолдина В. Ю.

*Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: vbaholdina@mail.ru*

В эволюционной антропологии одной из давних и широко обсуждаемых проблем является эволюция человеческого онтогенеза. Как известно, одним из первых на возможность прогрессивной эволюции путём онтогенетических изменений обратил внимание ещё Людвиг Больк, теория которого о происхождении человека путём задержек в онтогенезе древних высших приматов стала предметом жёсткой критики в середине прошлого века и вызвала к себе новый интерес в начале нынешнего. Сегодня именно с точки зрения специфики онтогенеза некоторых вариантов древнего человечества объясняется их морфологическое своеобразие. Речь идёт, конечно, о неандертальцах, интерес к которым не ослабевает уже на протяжении нескольких десятилетий. Спецификой онтогенеза неандертальцев в последние годы жизни занималась Е. Н. Хрисанфова, профессор кафедры антропологии, известный отечественный антрополог широчайшего профиля, специалист как в области антропогенеза, так и в области, так называемой гормональной антропологии, в рамках которой изучаются особенности гормонального профиля нормальных вариаций современного человека. По мнению Е. Н. Хрисанфовой, морфологическое своеобразие неандертальцев — некоторая брахиморфность пропорций, небольшой рост, внешняя и внутренняя массивность костяка — может быть объяснено с точки зрения специфики их онтогенеза, в частности, более раннего наступления сроков полового созревания в результате особенностей гормонального статуса. Иной, по сравнению с сапиенсами, гормональный профиль неандертальцев реконструировался

Е. Н. Хрисанфовой на основе изучения неандертальского скелета, сроков окостенения и внутренней структуры костей. Морфология архаичных сапиенсов позволяет реконструировать иной тип онтогенеза, связанный с пролонгацией детства, отложенными сроками полового созревания и, как следствие, с удлинением периода роста и развития. В морфологическом отношении подобного рода онтогенетические сдвиги проявляются в формировании долихоморфных пропорций в сочетании с большей длиной тела у кроманьонцев, например. Зачастую долихоморфию кроманьонцев антропологи склонны объяснять с точки зрения их возможных африканских корней, однако причины формирования их соматотипа, возможно, следует искать и в особенностях их онтогенеза. Если задаться вопросом о времени появления «кроманьонского» соматотипа, попытаться обнаружить наиболее древние находки, отличающиеся подобными морфологическими особенностями, то придётся обратить особое внимание на скелет *Nariokotome boy* из Кении, древностью около 1,8 млн лет, с явно выраженной долихоморфией и большой длиной тела. Означают ли эти особенности *Нариокотоме*, что уже 1,8 млн лет назад древнейшие представители рода *Номо* обладали современными особенностями онтогенеза, включая особенности возрастных ростовых процессов? Вполне возможно, что такое предположение правомочно. Однако в этом случае возникает вопрос относительно древних находок с «неандертальским» соматотипом. Если таковые найдутся, то можно будет говорить о двух относительно независимых морфологических векторах в эволюции человека. Либо, как считает Е. Н. Хрисанфова, признать морфологическую специфику неандертальцев следствием древней мутации, имевшей все шансы быстро распространиться в небольших по размеру и неизбежно высоко инбридных популяциях неандертальцев.

Как показано многими исследованиями, в современном человечестве усиливается тенденция к долихоморфизации и лептосомизации, которая влечёт за собой не только морфологические, но и психологические последствия. Современные лептосомы характеризуются определённым гормональным статусом, который связывается в исследованиях физиологов и медиков с более мягким типом нервной системы и отсутствием склонности к агрессии. Является ли современная тенденция продолжением реализации древнего эволюционного потенциала современного

человечества? И не следует ли рассматривать стремление современной молодёжи стать стройней опять-таки отражением всё той же древней тенденции? В этом случае не стоит, очевидно, преувеличивать роль СМИ в формировании определённых идеалов внешности. Субъективное принятие или непринятие собственной и чужой внешности у современного человека может иметь более глубокие, генетические основы формирования тех или иных антропологических предпочтений.

ЭМБРИОНИЗАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА АМФИБИЙ

Васильева А. Б.

*Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: vassil.anna@gmail.com*

Эмбрионизация онтогенеза, или переход личиночных стадий развития в эмбриональный период, является одним из важных направлений эволюции онтогенеза и широко встречается в самых разных группах позвоночных и беспозвоночных. У животных с бифазным развитием, включающим личиночную стадию и метаморфоз, эмбрионизация может приводить к сокращению или полному исчезновению личиночного периода: в этом случае из яйца выходит уже полностью сформированная молодая особь.

У амфибий крайняя степень эмбрионизации, то есть прямое развитие без личиночной стадии, встречается во всех трёх рецентных отрядах. Так, среди хвостатых (отр. *Urodela*) оно широко распространено в семействе *Plethodontidae*, у бесхвостых (отр. *Anura*) оно встречается в семействах *Leiopelmatidae*, *Pipidae*, *Leptodactylidae*, *Hylidae*, *Rhacophoridae*, *Microhylidae* и других; наконец, прямое развитие присуще многим червьягам (отр. *Gymnophiona*). Ряд исследований, посвящённых морфологическим аспектам онтогенеза амфибий, показал, что для форм с прямым развитием характерны редукция некоторых провизорных признаков, утрачивающих своё функциональное значение, а также выраженные гетерохронии, то есть относительное смещение тех или иных онтогенетических событий во времени. Однако ограниченность этих исследований небольшим числом

модельных видов и отсутствие полноценного сравнительного материала затрудняют понимание роли эмбрионизации в эволюции онтогенеза амфибий в целом. В то же время, изучение путей и механизмов рационализации онтогенеза и становления прямого развития у низших позвоночных имеет большое фундаментальное значение.

В связи с этим, нашей целью стало изучение морфологического развития у родственных таксонов амфибий с разной степенью эмбрионизации онтогенеза. В качестве модельных объектов использовали представителей семейства Rhacophoridae (Anura) и семейств Hynobiidae и Salamandridae (Urodela). Хотя в названных семействах хвостатых амфибий прямое развитие не встречается, критериями частичной эмбрионизации считали наличие у вида крупных полилецитальных яиц, длительное эмбриональное развитие и выход из яйца личинок на продвинутых стадиях развития.

Полученные результаты показали, что прогрессирующая эмбрионизация в изучаемых группах амфибий приводит к закономерным изменениям примитивного паттерна органогенеза, в частности, формирования скелета.

У хвостатых амфибий эти изменения выражаются, с одной стороны, в полной или частичной редукции некоторых провизорных элементов черепа (кораноида, небной кости) и зубной системы. Если у видов без признаков эмбрионизации кораноид закладывается в личиночном периоде очень рано и имеет полноценное озубление, то у видов с частичной эмбрионизацией, таких как *Onychodactylus* spp. и *Hynobius formosanus* (Hynobiidae), он бывает представлен лишь небольшим рудиментом с недоразвитым озублением и существуют относительно недолгое время. Рудиментарная небная кость присутствует у личинок когтистых тритонов (*Onychodactylus*), но у *H. formosanus* даже не закладывается. У *O. japonicus* показана редукция первого личиночного поколения зубов на челюстях, которое у всех хвостатых без признаков эмбрионизации представлено монокуспидными непедицеллярными зубами; таким образом, у *O. japonicus* развитие озубления на челюстях начинается сразу с более позднего поколения зубов (монокуспидных педицеллярных). Несколько менее выраженная редукция раннеличиночного поколения зубов отмечена также у саламандрид *Mertensiella caucasica* и *Chioglossa lusitanica*, для которых также характерна частичная эмбрионизация. Та-

ким образом, у этих представителей отряда Urodela наблюдается та же тенденция, которая достигает наибольшего развития у безлёгочных саламандр (Plethodontidae) с прямым развитием: у них провизорные кости могут полностью отсутствовать на всех этапах онтогенеза, и развитие зубной системы часто начинается с наиболее позднего, дефинитивного поколения зубов. С другой стороны, для всех изученных нами эмбрионизированных видов Urodela характерны сходные гетерохронии в развитии скелета, например, более раннее окостенение позвоночника относительно черепа, смещение развития конечностей в эмбриональный период или относительно более позднее формирование закладок провизорных костей (небной кости и кораноида) и сошника.

В пределах семейства Rhacophoridae (Anura) выявлены различные переходные варианты онтогенеза, от полного отсутствия признаков эмбрионизации до прямого развития. Так, у *Chiromantis* spp. личинки выходят из яиц на очень ранних стадиях развития (ст. 21-22), у *Feihyla palpebralis* и *Theلودerma* spp. — на стадии 25, у *Raorchestes gryllus* эмбриональное развитие включает все стадии метаморфоза, и из яйца выходит полностью сформированный лягушонок. Из-за крайне специализированной личинки и позднего начала скелето- и одонтогенеза у бесхвостых амфибий влияние эмбрионизации проявляется иначе, чем у хвостатых, однако и в этой группе эмбрионизированные формы также отличаются рядом гетерохроний в развитии скелетных элементов. В частности, для *R. gryllus* характерно относительно раннее начало окостенения скелета конечностей и ускоренная закладка костей нижней челюсти и подвески; напротив, эндохондральные окостенения черепа начинают формироваться у этого вида относительно поздно по сравнению с ракофоридами, имеющими типичное бифазное развитие.

Полученные данные свидетельствуют, что эмбрионизация онтогенеза распространена у амфибий весьма широко в самых разных филетических линиях, что она сопровождается сходными изменениями нормального хода органогенеза, и что связанные с ней редукции и гетерохронии являются важным механизмом эволюции онтогенеза амфибий в целом.

Особенности репродуктивной биологии всех изученных видов свидетельствуют о том, что важной предпосылкой для эмбрионизации онтогенеза являются экологические факторы. Так, все известные виды

Urodela с частичной эмбрионизацией обитают в горных условиях и размножаются в быстротекущих ручьях. Предположительно, вылупление личинок на более поздних стадиях развития и ускоренное развитие у них осевого скелета и конечностей отражает их адаптацию к реофильному существованию. У бесхвостых амфибий различная степень эмбрионизации также присуща видам, обитающим в горных условиях, где отсутствие удобных для развития головастиков стаций вынуждает их размножаться в наземной среде, или использующим для размножения микроводоёмы (дупла, полые стебли и др.) с ограниченными пищевыми и водными ресурсами, где эндотрофное развитие потомства является преимуществом.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СУККУЛЕНТНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *Asphodelaceae*

Гайдаржи М. Н.

Ботанический сад Киевского национального университета
Киев, Украина: fomin-sad@yandex.ru

Представители рода *Aloe* (*Asphodelaceae*, *Aloeidae*) — известные декоративные и лекарственные суккулентные растения. Род насчитывает около 400 видов, распространённых в Южной и Юго-Восточной Африке, на Мадагаскаре и на Аравийском полуострове. Большинство авторов (Smith, vanWik, 1991; Brammit, 1992; Eggl, 2001) относят алое как к древесным, так и травянистым растениям, причём среди древесных растений отмечены кустарники и деревья. А. П. Хохряков (1975) считает, что первоначальной жизненной формой для ксерофитного направления развития однодольных, в том числе и для рода *Aloe*, является «пахикауальное дерево» подобное большинству цикадовых, а дальнейшая соматическая эволюция связана с раздревеснением, сокращением размеров и наличием контрактильных корней.

Проведённые наблюдения за ростом и развитием растений из рода алое в условиях оранжерей показали, что процесс образования жизненной формы у этих растений проходит в несколько этапов, связанных с

изменением направления роста оси побега и образованием побеговой системы. Изложение полученных результатов и является целью настоящей работы.

Наблюдения проводились, начиная с латентного периода до генеративного, а для некоторых видов до наступления сенильного периода. В коллекции Ботанического сада им. академика А. В. Фомина представлено около 90 видов, наблюдения были проведены за развитием более чем 60 видов. Следует отметить, что в коллекции представлены виды шести секций из 11 (Reynolds, 1960) и все группы, выделенные исследователями в границах рода (Eggl, 2001). Кроме этого представлены растения из разных частей ареала рода *Aloe*.

Исследования показали, что на первом этапе развития все исследуемые виды образуют небольшую по размерам (от 3 до 10 см в диаметре) розетку листьев. Дальнейшее развитие молодых растений в прегенеративный период связано с формированием моноподиальной или плейохазиальной побеговых систем и изменением направления роста оси побега.

Формирование травянистых поликарпиков (*Aloe humilis*, *A. ellenbekii*, *A. aristata*) происходит в два этапа. Формирование розеточных деревьев (*Aloe africana*, *A. ferox*), с моноподиальным нарастанием оси побега и верхушечной розеткой листьев и некоторых розеточные кустарничков (*A. thorncroftii*) также происходит в два этапа. Для основного большинства наблюдаемых видов, которые являются кустарниками или кустарничками, формирование жизненной формы происходит в три (*Aloe mudenensis*, *A. descoingsii*) или четыре (*Aloe isaloensis*, *A. arborescens*) этапа. Из наблюдаемых нами 60 видов, для 44 характерно изменение направления роста оси побега и/или появление боковых побегов. Для 24 наблюдаемых видов такая трансформация проходит в три этапа, для 20 видов — в четыре этапа. Следует отметить, что формирование жизненной формы продолжается и при наступлении генеративного периода. Такому поэтапному формированию жизненной формы, особенно у кустарничков и кустарничков вероятно способствовали периодические изменения климата, от более сухого, к более влажному и наоборот, которые были характерны для юга и юго-востока Африканского континента и острова Мадагаскар только за последние 200 тыс. лет. Существование алое в таких условиях, видимо, и обусловило поэтапное развитие их вегетативных органов. На-

верное, нельзя также говорить однозначно про единое ксерофитное направление в границах класса однодольных растений. Для растений рода *Aloe* мы видим несколько направлений развития, обозначенные А. П. Хохряковым: образование карликовых кустарничков, образование корневищных растений, образование лиановидных растений. Также нельзя однозначно говорить о сокращении размеров растений в процессе развития представителей рода *Aloe*. Наличие в границах рода розеточных деревьев, развитие которых происходит в два этапа, и, главное, формирование крупных кустарников, например: *Aloe arborescens*, и *A. pluridens*, которое происходит в четыре этапа позволяет предполагать, что эволюция рода проходила в обе стороны: в направлении сокращения и увеличения размеров растений.

Аналогичные направления развития установлены нами для растений близкородственных родов *Gasteria* и *Haworthia*, а также для представителей семейства *Agavaceae*.

АДАПТИВНАЯ И ИНАДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЛИЧИНОК КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ (Diptera, Culicidae)

Ивницкий С. Б.

Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: ivnitsky@mail.ru

У кровососущих комаров семейства *Culicidae* адаптивная эволюция морфологических признаков затрагивает, в первую очередь, личиночную стадию. Именно личинки разных видов комаров имеют такие морфологические различия, которым удаётся приписать то или иное адаптивное значение. На стадии имаго межвидовые морфологические различия значительно реже удаётся связать с особенностями экологических ниш разных видов.

Сравнительный морфо-экологический анализ кровососущих комаров позволяет утверждать, что адаптивная радиация в этой группе осуществлялась в значительной степени благодаря тому, что личинки разных

видов осваивали новые трофические экологические ниши и совершенствовали способы добывания пищи за счёт перестройки своего морфологического трофического комплекса.

Результаты анализа изменчивости природных популяций и лабораторных опытов позволяют утверждать, что у личинок кровососущих комаров можно выделить группы количественных морфологических признаков, различающихся по своей функциональной нагрузке и характеру популяционной изменчивости. Изменчивость признаков, тесно связанных с добыванием пищи, находится под контролем отбора и имеет низкую генетическую компоненту. Географические популяции, существующие в разных экологических условиях, демонстрируют различия по таким признакам, что отражает процесс их локальной адаптации.

Признаки, тесно не связанные с адаптивными функциями, демонстрируют более широкую относительную изменчивость и высокую наследуемость. Межпопуляционные различия по таким признакам не связаны с условиями существования популяций, а отражают коррелированные последствия отбора по признакам с большой функциональной нагрузкой. При этом воздействие отбора на личиночной стадии может отражаться на структуре изменчивости и корреляциях на стадии имаго.

Признаки, в наибольшей степени отражающие межвидовые различия, организованы в отдельные корреляционные плеяды и в наименьшей степени подвержены модификационному воздействию.

Показано, что в условиях ослабления пресса отбора увеличивается пластичность морфологических признаков и усиливается связь между ними, при этом в пределах одной популяции наблюдаются различия между разными экологическими группами особей по степени коррелированности признаков и по структуре корреляционных плеяд. В некоторых группах особей структура корреляций пластичных признаков напоминает таковую у близких видов, изменчивость которых находится под прессом естественного отбора.

Предлагается модель, в соответствии с которой, эволюция морфологических признаков складывается из адаптивной и инадаптивной составляющей. Эволюция признаков, имеющих большую функциональную нагрузку, определяется, преимущественно, естественным отбором. Такие признаки организованы в отдельные корреляционные плеяды и часто

отражают межвидовые различия. Изменчивость и эволюция признаков, не имеющих существенного функционального значения, определяется в основном коррелированными эффектами, такие признаки часто объединены в единые коррелированные комплексы. Адаптивная дивергенция исходной популяции возможна при нарушении исходной структуры корреляций признаков в результате действия отбора. Условием, облегчающим этот процесс, является наличие в популяции части особей, у которых такое нарушение связей уже реализовано на уровне внутривидовой изменчивости. Разрушение корреляций возможно также под воздействием модификационных факторов. В некоторых случаях такие факторы, определяющие темпы роста и развития, (например, температура или обилие корма) могут обеспечивать предпосылки к репродуктивной изоляции данной части популяции.

РОЛЬ ОПУХОЛЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

Козлов А. П.

*Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: contact@biomed.spb.ru*

Ранее автором была высказана гипотеза о возможной эволюционной роли опухолей. Суть этой гипотезы заключается в том, что опухоли в процессе эволюции являются источником избыточных клеточных масс, необходимых для экспрессии эволюционно новых генов, появляющихся в процессе эволюции генома многоклеточных организмов. После экспрессии эволюционно новых генов, клетки опухолей дифференцируются в новых направлениях и дают начало новым типам клеток, новым тканям и органам.

В докладе будет рассмотрена вся совокупность литературных данных и данных, полученных в лаборатории автора, подтверждающих концепцию положительной эволюционной роли опухолей путем их неофункционализации.

Будут рассмотрены следующие вопросы: широкая распространенность опухолей у многоклеточных организмов; свойства опухолей, ко-

которые могут использоваться в эволюции; отношение опухолей к эволюционной биологии развития (эво-дево); примеры рекапитуляции некоторых опухолевых признаков у недавно возникших органов; типы опухолей, которые могли бы играть роль в эволюции; примеры опухолей, уже сыгравших роль в эволюции.

Будут представлены экспериментальные данные, полученные в лаборатории автора, подтверждающие нетривиальное предсказание нашей гипотезы об активации в опухолях эволюционно новых генов: данные об эволюционной новизне опухолеспецифичных EST; о гене человека ELFN1 — AS1, возможно кодирующем микроРНК, экспрессирующимся в основном в опухолях и возникшем у приматов; о гене PBOV1, возникшем de novo у человека, с предсказанной высокой опухолеспецифичностью экспрессии; данные об эволюционной новизне генов, кодирующих опухолесто-тестикулярные антигены.

Делается вывод, что экспрессия протогенов, эволюционно молодых и/или новых генов в опухолях может быть новым биологическим феноменом, предсказанным гипотезой эволюции путем неофункционализации опухолей.

ОНТОГЕНЕЗ В СИСТЕМАТИКЕ И ЭВОЛЮЦИИ

Мартынов А. В.

*Зоологический музей МГУ
Москва, Россия: martynov@zmmu.msu.ru*

Систематика относится к важнейшим биологическим дисциплинам. Она организует и упорядочивает бесконечное разнообразие живых организмов. Систематика невозможна без структурного внеисторического подхода, диагнозов, системы номенклатуры. Однако без теории эволюции таксономия — формальное статическое учение, «наука раскладывания по коробочкам». Эти положения достаточно очевидны. Менее очевидным является отсутствие адекватного отражения в теории и практике систематики индивидуального развития, онтогенеза. Существует устойчивое мнение, что в области приложения онтогенетических прин-

ципов в систематике «почти всё сказано». Ниже будет показано, что эти представления не соответствуют действительности.

В двух классических монографиях, сыгравших существенную роль в становлении многих поколений биологов, — «Филогенетической систематике» Вилли Хеннига и «Зоологическом виде и эволюции» Эрнста Майра, — широко пропагандируется эволюционная идея, но онтогенез рассматривается как подчинённая область. Майр отрицал саму возможность сопоставления ювенильных и взрослых форм, а всю проблему не заслуживающей серьёзного внимания (Майр, 1968, с. 481). Хенниг в качестве единицы систематики вместо целого онтогенетического цикла признавал лишь отдельную стадию (Hennig, 1966, p. 6). Подобное отношение к онтогенезу в целом прослеживается и в современных работах по теории систематики. Иногда утверждается даже, что онтогенез — гипотетический процесс и наблюдению не поддаётся (Мейен, 1984; Павлинов, 2005), что очевидно противоречит всему корпусу знаний современной экспериментальной биологии. Таким образом, даже беглый обзор классической и современной литературы, показывает, что последовательного применения онтогенетических принципов в систематике и филогенетике нет, несмотря на обширную традицию (Э. Геккель, А. Н. Северцов, В. Н. Беклемишев, С. Гулд, М. А. Шишкин; и мн. др.). Более того, фундаментальность и даже объективное существование процессов эволюции и онтогенеза оспаривается. Едва ли подобную ситуацию можно считать адекватной современному уровню развития биологии в целом.

Как переосмысление классических представлений о взаимодействии онтогенеза и эволюции сформировалась новая область эволюционной биологии развития («evo-devo»). Предполагается, что именно эта дисциплина ответственна за современный синтез эволюции, индивидуального развития и молекулярной биологии (Hall, 1999). Однако на опубликованных (Raff, Love, 2003; Olsson et al., 2010) схемах синтеза «evo-devo» систематика как самостоятельная область отсутствует. Поэтому утверждать о завершённости синтеза нельзя. Между тем, эволюционная биология развития в качестве одной из самых фундаментальных парадигм использует классическое положение А. Н. Северцова (1912) и В. Гарстанга (1922) о том, что эволюция — это не что иное, как онтогенетические перестройки, взятые в историческом измерении. Сейчас это дополнено пред-

ставлениями о мутациях регуляторных участков генных сетей, контролирующих ход онтогенеза (Дондуа, 2004; Carroll, 2008). Признание того, что эволюция — это следствие модификаций онтогенеза предполагает очень важные следствия и для теории систематики. Если фундаментом систематики признать исследование биоразнообразия (Павлинов, 2011, с. 93), то невозможно избежать рассмотрения онтогенеза как центрального процесса, генерирующего это разнообразие.

Между тем, поиск в библиографической базе данных ISI Web of Knowledge (Thompson Reuters) за период 1898—2012 гг. показал, что число работ, в которых упоминаются гетерохронии и педоморфоз (основные современные термины, описывающие процессы, связывающие индивидуальное и историческое развитие) минимально и может в сотни раз уступать числу работ в области систематики и филогенетики. Например по сочетанию ключевых слов «Mollusca» и «Heterochrony» предлагается лишь 42 работы (за более чем столетие!), тогда как «Mollusca» и «Taxonomy» за тот же период даёт 2 019 работ. Сочетание «Mollusca + Taxonomy + Ontogeny» дало 47 работ, а «Mollusca + Taxonomy + Development» — 264 работы. Возможные различия в окончаниях во всех случаях не учитывались. Сходные цифры были получены для других крупнейших групп многоклеточных организмов (членистоногих и хордовых). Необходимо отметить, что термин «development» может использоваться для характеристики самых различных процессов развития, например исторических, а не индивидуальных. Напротив, ключевое слово «evo-devo», свидетельствующее об использовании онтогенетических данных в эволюционном контексте, в сочетании с «taxonomy» за тот же период было использовано лишь в 20 работах. Из проведённого анализа, таким образом, следует, что взаимосвязь фундаментального процесса, лежащего в основе процесса эволюции — онтогенеза и основополагающей биологической дисциплины — систематики не является предметом широких исследований в современной биологии.

На материале двух различных типов Metazoa — иглокожих и моллюсков нашими исследованиями (Мартынов, 2009, 2011; Martynov, 2012; Martynov, Schrödl, 2011; Martynov et al., 2011; и др.) было показано, что гетерохронии и рекапитуляции широко распространены; прямое сопоставление ювенильных и взрослых признаков обосновано (вопреки мнению

Э. Майра); недооценка онтогенетических изменений признаков ведёт к грубым искажениям систематики и филогении, даже с учётом данных молекулярного анализа. Таким образом, вне целостного онтогенетического цикла систематика и филогенетика также лишаются своей фундаментальной основы, как и вне процесса эволюции (вопреки мнению В. Хеннига).

В области «evo-devo» сформировалась метафора «песочных часов», подразумевающая, что развивающийся организм сходен с онтогенезом других родственных групп только на определённой стадии; до и после варибельность развития может значительно превышать эту консервативную «точку» (Duboule, 1994; Arthur, 2002; Kalinka et al., 2010). Однако в такой интерпретации не учтены консервативные паттерны групп различного ранга. Индивидуальное развитие подтипа позвоночных Vertebrata весьма различно, но принципиально сходно в появлении ранней стадии с жаберными дугами. Напротив, онтогенез классов, отрядов и семейств, например птиц, млекопитающих или офиур, более консервативен. Профессиональным систематикам в самых различных группах Metazoa, хорошо известны затруднения, а порой и невозможность идентификации ранних ювенильных стадий. Поэтому речь, скорее, идёт о метафоре перевернутого конуса: ранние стадии, как правило, значительно более сходны, чем последующие. Подобные положения ведут к возможности реконструкции модели предкового онтогенетического цикла той или иной группы. Построение таких моделей помогает частично избежать методологически очень серьёзного ограничения онтогенетического метода — необходимости изучения онтогенеза каждого из более чем миллиона известных видов Metazoa. В настоящее время приближения к подобным моделям построены нами для класса иглокожих *Ophiuroidea* и отряда голожаберных моллюсков *Doridida*. Данное направление предлагается обозначить как онтогенетическая систематика (таксономия).

Поддержано грантом РФФИ № 13-04-01641а.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ *Xenacoelomorpha* и *Plathelminthes* ДЛЯ ПРОВЕРКИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГИПОТЕЗ

Райкова О. И.

Кафедра зоологии беспозвоночных С-ПбГУ
Санкт-Петербург, Россия: oraikova@gmail.com

Котикова Е. А.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: kotikova.elena@gmail.com

В последние годы, благодаря многочисленным молекулярно-филогенетическим (МФ) исследованиям, макросистема билатеральных животных претерпела значительные изменения. Появилась уникальная возможность сопоставить новые деревья с данными многолетних морфологических исследований нервной системы (НС) турбеллярий и паразитических плоских червей, чтобы проследить эволюцию нервной системы.

Начать анализ эволюции НС следует с базальных групп *Bilateria*. По последним МФ исследованиям *Acoelomorpha* (*Acoela* + *Nemertodermatida*) — сестринская группа загадочной *Xenoturbella*, и вместе они составляют таксон *Xenacoelomorpha*, который либо представляет собой самую раннюю ветвь дерева *Bilateria* (Hejnol et al., 2009), либо является одной из ранних ветвей *Deuterostomia* (Philippe et al., 2011), что с точки зрения морфологии куда менее вероятно. Методами иммуноцитохимии и конфокальной микроскопии нами были исследованы НС *Xenoturbella westbladi*, двух представителей *Nemertodermatida* и 22 видов *Acoela*.

НС *Xenoturbella* устроена просто: мозг отсутствует, плотная базипидермальная нервная сеть, состоящая из серотонин- и FMRFамид IR волокон, распределена равномерно по всему телу над базальной мембраной. В эпидермисе залегают многочисленные сенсиллы. Централизация НС отсутствует.

Nemertodermatida не имеют единого плана строения НС: у *Meara stichopi* мозг отсутствует, отмечены лишь два продольных латеральных субмышечных нервных тяжа, состоящих из серотонин- и FMRFамид IR волокон, и субэпидермальная нервная сеть. *Nemertoderma westbladi* имеет

кольцевидный комиссуральный мозг, однако расположенный базиэпидермально, над слоями мускулатуры. От колец мозга отходят продольные стволы.

У Acoela НС отличается огромным архитектурным разнообразием, но общие черты всё же присутствуют. У всех исследованных видов выявлена субмускульная НС с серотонин –IR кольцевидным комиссуральным мозгом, состоящим из утолщённых поперечных комиссур и передних концов нервных стволов, и крупными парными FMRF-IR маркерными нейронами. От мозга отходят 3–5 пар продольных нервных стволов, без регулярных перемычек, образующих стволую НС.

Отсутствие единого плана строения НС не только в группе Xenacoelomorpha в целом, но даже в пределах входящих в неё Nemertodermatida и очень простое строение НС *Xenoturbella* заставляют предположить, что развитие мозга и эволюция НС в разных группах низших Bilateria происходили независимо от уровня субэпидермальной нервной сети.

Теперь обратимся к Plathelminthes. Материалом послужили рабдитофорные турбеллярии (64 вида), цестоиды (22 вида), трематоды (16 видов), моногенеи (9 видов). Исследована холинергическая (Х-ергическая, катехоламинергическая (КА) и 5НТ-и FMRF-или GYRF-амид-иммунорегулятивная (IR) части НС.

НС Catenulida состоит из двулопастного мозга, и нескольких пар продольных стволов, ассоциированных с нервным плексусом. Ортогона, состоящего из решётки продольных стволов и поперечных комиссур еще не образуется. Такой тип НС назван стволым.

У всех изученных Rhabditophora ортогональная нервная система, в пределах которой нами выделены 8 типов ортогонов: регулярный частый, регулярный редкий, нерегулярный, неравномерный, концентрированный, ячеистый, радиализованный и продольно полимеризованный. Четыре типа ортогонов встречается у Temnocephalida и у Thyphloplanida, а среди паразитических червей — у Trematoda. Всего один тип ортогона найден пока у Lecithoepiteliata и Proseriata.

НС паразитических плоских червей разнообразна, но у моногеней и цестод, а также у мирацидиев, церкарий и метацеркарий трематод обнаружены подтипы регулярного ортогона, редкий или частый. Первый,

вероятно, является исходным, так как характерен для личинок и ювенильных форм. У моногеней с крупным листовидным телом вторично развивается ячеистый ортогон. У взрослых марит некоторых трематод наблюдаются вторичные отклонения от регулярного ортогона, причём изменение типа ортогона происходит при переходе от метацеркарии к марите. Не вызывает сомнений, что плезиоморфен для Neodermata именно регулярный ортогон.

Особенно интересно проследить, что дают признаки нервной системы для выяснения корней паразитических плоских червей — Neodermata. Традиционно предполагалось, что (1) Neodermata произошли от Rhabdocoela (Hyman, 1951, Karling, 1974, Ehlers 1985; Smith et al. 1986), что подтверждали немалым количеством симбионтов, комменсалов и паразитов среди этой группы турбеллярий. Однако уже после работ Роде (Rohde, 1991) по сравнительной ультраструктуре протонефридиев стало ясно, что от Rhabdocoela паразитические платоды произойти не могли. В настоящее время вопрос сестринской группы Neodermata остаётся неясным. Морфологи (Kornakova and Joffe, 1999) считают, что (2) Neodermata близки к Fecampiida, группе паразитических турбеллярий, разделяющей с паразитическими платодами способ спермиогенеза (Revertospermata). С другой стороны, МФ исследования, хоть и без особой уверенности, указывают на более раннее отделение паразитических групп: (3) Neodermata как сестринская группа всех Neophora (Carranza et al., 1997; Littlewood et al., 1999; Littlewood and Olson, 2001).

Какая же из этих гипотез подтверждается признаками НС? Для каких групп характерен, как для Neodermata, регулярный ортогон?

(1) Neodermata произошли от Rhabdocoela. Среди Rhabdocoela, для Dalyellioida и Kalyptorhynchia характерны эволюционно продвинутые формы ортогонов — либо концентрированный ортогон, либо нерегулярный ортогон. Thyphloplanida и Temnocephalida показывают большое разнообразие ортогонов, в том числе встречается и регулярный.

(2) Neodermata близки к Fecampiida. Fecampiidae теперь входят в состав Adiaphanida Noren & Jondelius, 2002, состоящей из Prolecithophora, Fecampiida, и Tricladida. Для исследованных Prolecithophora, кроме одной, характерен нерегулярный ортогон. Среди Tricladida, более примитивные Maricola (Carranza et al. 1998) имеют мозг и 3 пары субмускулярных

стволов, 2 дорсовентральные комиссуры и 2 плексуса: субмускулярный и субэпидермальный (Bullock, Horridge, 1965). Ясно, что к регулярным ортогонам, такую НС отнести нельзя. Среди *Continenticola* НС *Dugesia tigrina* (Богута, 1986) можно охарактеризовать как нерегулярный ортогон, в то время как у *Dendrocoleum lacteum* (Богута, 1978) ортогон более регулярный. НС наземных планарий сильно изменена вторично с образованием мощной вентральной нервной пластинки (Bullock, Horridge, 1965).

(3) *Neodermata* как сестринская группа всех *Neophora*. Ранние группы *Neophora* – *Proseriata* и *Lecithoepitheliata* демонстрируют единый план строения НС — регулярный частый ортогон.

Таким образом, с точки зрения архитектоники НС наибольшую достоверность имеет третья гипотеза раннего отделения *Neodermata* от *Neophora*, что подтверждается опубликованными до сих пор данными МФ анализа.

Поддержано грантом РФФИ-13-04-02002.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МОЗГА ПТИЦ

Савельев С. В.

НИИ морфологии человека РАН
Москва, Россия: braincase@yandex.ru

На происхождение современных веерохвостых птиц нет единой точки зрения. Многочисленные гипотезы обычно построены на сравнении деталей строения скелета или на умозрительном моделировании причин возникновения полёта. В существующих реконструкциях возникновения птиц роль нервной системы обычно не учитывалась. Однако уникальность поведения птиц и переход к произвольному полёту требует некоторого внимания к эволюции их нервной системы. К эволюционным потерям птиц можно отнести этмоидную соматическую чувствительность, вкусовой рецепторный аппарат и обоняние. Обонятельные луковицы, составляющие до 1/3 объёма полушарий переднего мозга у рептилий, не превышают 1/40 у современных птиц, а вомероназальная система полового обоняния полностью редуцирована. Только немногие

виды птиц способны анализировать запахи и использовать их для навигации и оценки качества пищи. К неврологическим приобретениям птиц следует отнести феноменальное цветовое зрение, которое позволяет воспринимать ультрафиолетовую автофлюоресценцию и различать детали примерно в 15 раз лучше современных приматов. Следствием интенсивного развития вестибулярного аппарата и системы координации движений стало появление крупного мозжечка с многочисленными бороздами и извилинами. Формирование развитого мозжечка птиц таит в себе скрытое противоречие. Полёт в воздухе без такого мозжечка невозможен, а вне трёхмерной среды мозжечок возникнуть не мог. Ещё одним неврологическим парадоксом является координация движения крыльев. Невозможно представить, что передние конечности архаичных рептилий эволюционировали в крылья, которыми долго было невозможно активно пользоваться. При активном полёте к центральному управлению движением крыльев предъявляются требования, которые никогда не возникают у животных, планирующих или лазающих по деревьям. Следовательно, развитие иннервации и центрального аппарата управления передними конечностями предков птиц происходило в результате медленной и направленной эволюции. По данным палеоневрологии будущие крылья птиц долго были относительно небольшими и использовались как вспомогательный, а не основной орган движения. Продолжительная функциональная второстепенность передних конечностей предков птиц освободила их неврологический субстрат для новой специализации. Странность эволюции птиц состоит в том, что параллельно с формированием «дополётных» крыльев и оперения совершенствовалось сложнейшее, но совершенно ненужное для нелетающих животных дыхание. При этом птицы беспричинно приобрели теплокровность, а кости их скелета стали лёгкими и полыми.

Для разрешения этих очевидных парадоксов следует предположить существование довольно особых условий обитания предков птиц. По-видимому, появление столь необычного набора специализированных адаптаций нервной системы птиц происходило в три этапа и через две переходных среды. Первичной средой была богатая пищей приливная зона, а вторичной — охота за пищей в прибрежных водах. На первом этапе, это были небольшие оперённые рептилии, перешедшие к питанию рыбой

на мелководье. В связи с изменением питания, обоняние предков птиц было в значительной степени утрачено, а зрение стало доминирующим дистантным анализатором. На втором этапе, добывание пищи под водой привело к развитию способности плавать и нырять, что потребовало развития систем координации движений в трёхмерной среде. Переход к плаванию и нырянию предопределил появление крыльев, развитых грудных мышц, исчезновение хвоста и развитие хвостовых желёз птиц. По этой причине начал формироваться сложный мозжечок и вестибулярные центры ствола мозга. Активное плавание в воде стало основой как для развития механизмов контроля движения передних конечностей, так и мощных грудных мышц. Основной причиной появления теплокровности стала способность предков птиц долго находиться в богатой рыбой холодной воде. Пребывая в холодной воде дольше, чем их конкуренты, они повышали вероятность добывания пищи и снижали общие энергетические затраты. Теплокровность формировалась медленно из-за сложности организации таламических центров терморегуляции, что стало значительным адаптивным достижением птиц. Плавание и ныряние предков птиц предъявляли дополнительные требования к газообмену и массе тела. Дыхательная система птиц уникальна, поскольку лёгкие снабжаются не обеднённым кислородом воздуха, как на вдохе, так и на выдохе. При нырянии запас воздуха ограничивал пребывание животных под водой, что и привело к столь неординарному решению проблемы. Сформировались дополнительные дыхательные мешки и специальная система управления циркуляцией воздуха, которая привела к созданию сенсомоторной и метаболической базы для воздушного полёта. С нырянием и плаванием в холодной воде, по-видимому, связан переход предков птиц к откладке яиц. При этом способе размножения животные избавлялись от необходимости согреть и носить с собой своих будущих потомков. Это позволяло уменьшить массу тела животного, повысить плавучесть и снизить энергетические затраты при плавании и нырянии. На третьем этапе архаичные птицы перешли к «бегу по воде» при активной работе крыльев. Такой способ быстрого перемещения над водой стал предтечей неврологических систем контроля произвольного полёта. Предки птиц, практически утратив обоняние, приобрели огромный нейронный ресурс в виде стриатума и септума, который стал основой для становления памяти и инстинктив-

но-гормонального управления поведением. Эволюция этих образований привела к формированию характерного для птиц неостриатума, который отсутствует у рептилий.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ КАК ПРИМЕР МОДИФИКАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

Черепанов Г. О.

*Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: cherepanov-go@mail.ru*

Черепашки — позвоночные животные, отличающиеся уникальным планом строения скелета. Их туловищный панцирь сложен многочисленными костными пластинками различного происхождения. Наряду с обычными для рептилий кожными остеодерми и гастралиями в его состав входят элементы внутреннего скелета (позвонки и рёбра) и плечевого пояса (ключицы и межключица). Морфологический разрыв между черепаками и другими наземными позвоночными столь велик, что вопрос о происхождении панциря стал одним из актуальных в современном естествознании. Однако для того, чтобы ответить на него, требуется комплексный анализ всех накопленных к настоящему времени разрозненных данных.

Эмбриологические исследования показали, что инициация формирования панциря связана с появлением в раннем онтогенезе карапаксального гребня — специфической экто-мезодермальной структуры, свойственной только черепакам (Gilbert et al., 2001). Карапаксальный гребень развивается в области боковой стенки тела в результате экто-мезодермальных взаимодействий (реципрокной индукции) — универсального морфогенетического механизма позвоночных животных (Burke, 1989, 1991, Gilbert, 2010). Выявлено, что по индуктивно-пролиферативным параметрам механизм развития карапаксального гребня черепакам не отличается от механизмов развития других экто-мезодермальных структур (например, ранней почки конечностей), и, следовательно, его уникальность заключается только в его особом расположении — вдоль боковой стенки тела (Черепанов, 2005).

В ходе гистохимических исследований установлено, что карапаксальный гребень выделяет факторы, обуславливающие направленную миграцию клеток соматической мезодермы в стенку тела, что приводит к смещению рёбер и изменению их формы (Burke, 1989). Следуя за разрастанием карапаксального гребня, рёбра постепенно приобретают горизонтальное и веерообразное положение, не свойственное рёбрам других амниот (Nagashima et al., 2007). Основываясь на этих фактах, можно признать, что именно возникновение новых экто-мезодермальных взаимоотношений в боковой стенке тела послужило инструментом перехода от типичной тетраподной конструкции туловища к тому состоянию, которое свойственно черепахам.

Изучение генетической природы панциря черепахах выявило около 15 генов, специфически экспрессирующиеся в области карапаксального гребня (Kuraku et al., 2005; Moustakas, 2008). Сами по себе идентифицированные гены неспецифичны и встречаются у многих позвоночных, но сравнение паттерна их экспрессии с таковым у других амниот показало, что это новый вариант (Kuraku et al., 2005). Поскольку генетические исследования не выявили экспрессии специфичных для черепахах генов, можно заключить, что в эволюции черепахах произошло изменение степени участия общих для позвоночных регуляторных генов в контроле морфогенетических процессов, а не вовлечение в эти процессы новых генов, которые были бы свойственны только черепахам.

Исследование онтогенетического развития черепахах показало, что каждая костная пластинка панциря не имеет комплексного происхождения, как это раньше предполагалось, а формируется исключительно из одного источника (Черепанов, 2005). Позвоночные и рёберные пластинки представляют собой преобразованные элементы осевого скелета, поскольку источником их развития являются разрастающиеся в дерме перихондральные костные манжетки, покрывающие остистые отростки позвонков и рёбра. Ход развития передних элементов брюшного щита черепахах (эпипластронов и энтопластронов) на ранних этапах онтогенеза неотличим от хода развития ключиц и межключицы других рептилий. Задние брюшные элементы по характеру онтогенетического развития схожи с гастралиями крокодилов. Остальные пластинки панциря развиваются как исключительно кожные окостенения, подобно остеодермам других рептилий.

Приведённые выше данные можно суммировать следующим образом:

1. У черепахах отсутствуют специфичные регуляторные гены, генетическая регуляция морфогенеза панциря связана с изменением паттерна экспрессии типичных генов позвоночных (модификация генетической программы).

2. Инициации развития панциря осуществляется в ходе реализации «простого» механизма реципрокных экто-мезодермальных взаимодействий, свойственных развитию многих аппендикулярных структур позвоночных животных (модификация морфогенеза, приводящая к появлению карапаксального гребня).

3. Для панциря черепахах характерна полная гомологичность его костных пластинок элементам скелета типичных наземных позвоночных (модификация скелета).

Таким образом, можно заключить, что формирование уникального плана строения черепахах не потребовало сложных структурных преобразований генома и формирования новых морфогенетических механизмов развития, а ограничилось лишь модификацией уже имеющихся у тетрапод.

БАРБУСЫ ОЗЕРА ТАНА (ЭФИОПИЯ): ОНТОГЕНЕЗ, ГОРМОНЫ, ЭВОЛЮЦИЯ

Шкиль Ф. Н.¹, Борисов В. Б.², Капитанова Д. В.¹,
Антипов А. Н.³, Смирнов С. В.²

¹Институт биологии развития РАН
Москва, Россия: fedorshkil@gmail.com

²Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: evol_morphol_lab@mail.ru

³Институт биохимии РАН, Москва, Россия

Большие гексаплоидные африканские усачи р. *Labeo-barbus* (= *Barbus*) (Teleostei; Cyprinidae), населяющие озеро Тана (Эфиопия), образуют крупнейший из ныне существующих пучок видов карповых рыб. Он состоит из 15 близкородственных симпатрических видов, имеет, пред-

положительно, монофилетическое происхождение от фенотипически полиморфного вида *L. intermedius* (или сходной с ним иной предковой формы), широко распространённого в водоёмах Восточной Африки (De Graaf et al., 2010).

Большие танские усачи демонстрируют высокий уровень морфологического разнообразия, значительно различаясь между собой по пропорциям головы и тела, положению рта, относительным размерам глаз и форме головы (Sibbing, Nagelkerke, 2001). Кроме того, танские усачи различаются и по экологии — 8 из 15 видов адаптированы к хищному образу жизни (De Graaf et al., 2008).

Относительно небольшой возраст пучка (не более 15 000 лет) и отсутствие ярко выраженных генетических различий между его видами (Berrebi, Valiushok, 1998; De Graaf et al., 2010) указывают на то, что адаптивная радиация и морфологическая дивергенция представляли собой стремительный эволюционный процесс. В связи с этим, танский пучок видов представляет значительный интерес для эволюционной биологии — его часто называют «природной лабораторией» для изучения процессов адаптивной радиации и видообразования (Sibbing et al., 1998). Предполагается, что наиболее вероятным механизмом морфологической дивергенции танских барбусов являются гетерохронии — изменения времени и темпов онтогенетических процессов, вызванные изменениями в системе гормональной регуляции развития (Mina, Dgebuadze, 2008; Шкиль и др. 2010). Это предположение хорошо согласуется с

а) представлениями о гетерохрониях как эволюционных механизмах (Шмальгаузен, 1938; De Beer, 1958; Gould, 1977) и

б) гипотезой С. Крокфорд, согласно которой, изменения в гормональной системе регуляции сыграли ключевую роль в формировании многих озёрных пучков видов рыб (Crockford, 2002; 2004). При этом основным кандидатом на значимую роль в эволюционных преобразованиях является гипоталамо-гипофизарно-тиреоидная ось, являющаяся важнейшим регулятором онтогенеза костистых рыб и способная изменять свою активность в ответ на изменение внешней среды. Однако при всей привлекательности это предположение оставалось большей частью чисто гипотетическим, так как ни онтогенез танских барбусов, ни роль гипоталамо-гипофизарно-тиреоидной оси в регуляции их развития не были исследованы.

В связи с этим нашей группой были поставлены следующие задачи:

1. Сравнить последовательность онтогенетических событий и сопоставить временные параметры онтогенеза черепа нескольких видов танских усачей как структуры, различия в форме и пропорциях которой являются основными видоспецифическими признаками. В случае выявления гетерохроний, проанализировать их вероятную роль в процессах дивергенции краниальной морфологии. В качестве объектов исследования использованы три вида усачей: *L. intermedius* (генерализованный, предположительно анцестральный для танских барбусов вид), *L. brevicephalus* (мелкий, рано созревающий, планктонофаг) и *L. megastoma* (крупный, рыбаодный).

2. Изучить влияние тиреоидных гормонов (ТГ), важнейших регуляторов сроков и темпов онтогенетических процессов у костистых рыб, на сроки и последовательность появления скелетных элементов черепа и дефинитивную морфологию *L. intermedius*.

3. Сопоставить ход ТГ-индуцированного краниогенеза предположительно анцестрального вида *L. intermedius* с ходом нормального краниогенеза *L. brevicephalus* и *L. megastoma*.

4. Оценить и сопоставить естественный уровень ТГ у представителей разных видов танских усачей.

6. На основании полученных результатов и литературных данных проанализировать гипотезу о роли гипоталамо-гипофизарно-тиреоидной оси в становлении и эволюции пучка видов больших усачей озера Тана.

При проведении данного исследования были использованы:

1. Классические методы сравнительно-морфологического анализа — при изучении краниогенеза трёх видов барбусов; методы геометрической морфометрии — при анализе формы отдельных костей и нейрокраниума представителей разных видов усачей.

2. Экспериментальные методы — при исследовании роли ТГ в регуляции краниогенеза и влияния изменений уровня ТГ на развитие и дефинитивную морфологию барбусов.

3. Иммуноферментный анализ — при определении уровня ТГ в крови представителей различных видов танских усачей.

Результаты исследования, их интерпретация и реконструкция эволюционного сценария становления и развития пучка — основное содержание доклада.

Стендовые сообщения

СТВОЛОВЫЕ КЛЕТКИ У ТУРБЕЛЛЯРИЙ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ УЛЬТРАСТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ

Дробышева И. М.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: irina.droby@gmail.com

Дифференцированные клетки Acoelomorpha и Plathelminthes не способны делиться (Ehlers, 1985). Популяция плюрипотентных стволовых клеток, необластов, является единственным источником клеточного умножения и возобновления в постэмбриональной жизни этих беспозвоночных (Peter et al., 2004; Egger et al., 2009; Vaguna, 2012; Wagner et al., 2012). Занимая базовое положение на филогенетических схемах Bilateria, бескишечные турбеллярии и плоские черви могут служить подходящими моделями для исследования исходного состояния стволовой клетки в первичных тканях. Между тем существует определённый дефицит морфологических характеристик необластов, поскольку в большинстве таксонов ресничных червей эти клетки не идентифицированы на электронно-микроскопическом уровне. В настоящей работе представлены литературные данные и собственные результаты по исследованию ультраструктуры необластов у турбеллярий из разных таксонов Acoelomorpha и Plathelminthes.

Впервые тонкое строение необласта было изучено в паренхиме у планарий (Tricladida, Plathelminthes) (Pedersen, 1959; Morita et al., 1969; Coward 1974). По всем описаниям, эта клетка небольшого размера, округлой или овальной формы имеет крупное ядро с заметным ядрышком и скудную цитоплазму со свободными рибосомами и обычными митохондриями. Гетерохроматин относительно равномерно распределён по всему пространству ядра; пристеночный хроматин не развит. Отличительная черта необластов планарий — хроматоидные тельца: безмембранные, фиброзно-гранулярные структуры вблизи ядра со стороны цитоплазмы.

Позднее с привлечением метода проточной цитофлюориметрии (FACS) и последующего облучения полученных фракций рентгеновскими лучами было выявлено несколько типов планарных стволовых клеток: А, Б, и «неопределённый» тип без хроматоидных телец (Higuchi et al., 2007). Клетки А и Б типов различаются размерами, отношением ядра к цитоплазме, величиной и количеством хроматоидных телец. Кроме того, у типа А ядра богаты эухроматином, тогда как у типа Б в ядрах развит гетерохроматин. При этом пролиферативными свойствами обладают не только стволовые клетки всех типов, но и коммитированные необласты. Последние отличаются от стволовых клеток появлением в цитоплазме слабо развитого шероховатого эндоплазматического ретикулума (ШЕР).

У катенулид (Catenulida, Plathelminthes) обнаружено два типа стволовых клеток: «классические» необласты со скудной цитоплазмой и необласты с центриолями (Moraczewski, 1981; Palmberg, 1990; Ehlers, 1992). Оба типа необластов сохраняют митотическую активность, при этом необласты с центриолями впоследствии дифференцируются в ресничные эпидермальные (Moraczewski, 1981; Ehlers, 1992) и протонефридиальные клетки (Palmberg, 1990). В необластах двух видов катенулид отмечены хроматоидные тельца (Ehlers, 1992; Dirks et al., 2012).

В паренхиме у макростомид (Macrostomida, Plathelminthes) выявлены две популяции необластов, различающихся по наличию или отсутствию кластера центриолей; оба типа стволовых клеток пролиферируют (Palmberg, 1990, 1991). Необласты с кластером центриолей выступают в роли предшественников любых ресничных (как эпидермальных, так и протонефридиальных) клеток. В гастродермисе необласты в дополнение к митохондриям и рибосомам содержат слабо выраженный аппарат Гольджи (Reuter, Palmberg, 1987).

На основании ультраструктурных признаков всей совокупности необластов в паренхиме, у макростомид (Macrostomida, Plathelminthes) выделены три категории стволовых клеток, названных авторами стадиями (Rieger et al, 1999; Vode et al., 2006). Первая стадия отвечает необласту планарий, на стадии 3 в ядре сильнее выражен гетерохроматин, а в цитоплазме присутствует ШЕР и комплекс Гольджи, стадия 2 по всем признакам — промежуточная.

У бескишечной турбеллярии (Acoela, Acoelomorpha) обнаружены только два различающихся состояния необласта (Gschwentner et al., 2001), соответствующих стадиям 1 и 3 у макростомид. Структуры, которые могли бы классифицироваться как явные хроматоидные тельца, в необластах Macrostromida и Acoela не были найдены.

Необласто-подобные клетки в паренхиме *Geocentrophora wagini* (Lecithoepitheliata, Plathelminthes) характеризуются высоким отношением ядра к цитоплазме, последняя демонстрирует признаки недифференцированного состояния: она заполнена свободными рибосомами и митохондриями, другие органеллы редки и представлены не во всех клетках. Ядро содержит глыбки и пряди гетерохроматина и крупное ядрышко. Исследованные необласты *G. wagini* условно разделяются на три главных типа. У необластов первого типа ядро сложной конфигурации: оно сильно разветвлено или червеобразно скручено, периферический хроматин не развит. В цитоплазме может присутствовать крупная рыхлая структура произвольного очертания и, одновременно, миниатюрный аппарат Гольджи с несколькими гранулами секрета. Ядра необластов второго типа часто имеют выросты, но в целом выглядят заметно компактнее, а плотность распределения гетерохроматиновых элементов, как правило, несколько выше, чем в ядрах необластов типа 1; вблизи мембраны ядра со стороны цитоплазмы иногда наблюдается кластер мелких плотных гранул либо рыхлое тельце небольшого размера. Для необластов третьего типа характерны наиболее плотные ядра с гетерохроматином в виде больших, неправильных глыбок. Структуры, подобные кластерам мелких гранул или рыхлым тельцам, в цитоплазме необластов третьего типа не обнаружены.

Вышеизложенные литературные данные и результаты собственного исследования демонстрируют заметную морфологическую неоднородность стволовых клеток у турбеллярий в пределах вида, что может быть обусловлено как фазами клеточного цикла, так и ранними стадиями дифференциации. С другой стороны, участие в митотическом цикле коммитированных необластов вместе с разными типами стволовых клеток позволяет высказать предположение о разделении необластов паренхимы на отдельные субпопуляции, которые могут пролиферировать с разной скоростью (Palmberg, 1991; Higuchi et al., 2007). Гетерогенность про-

лиферативного компартмента турбеллярий, в том числе и не связанная с клеточным циклом, документируется молекулярными данными и наводит на мысль о сходстве в стратегии стволовых клеток базовых Bilateria и высших многоклеточных (Hayashi et al., 2010; Shibata et al., 2010; Shibata et al., 2012; Moritz et al., 2012). Вместе с тем, различие в тонком строении цитоплазматических органелл, маркирующих недифференцированное состояние клетки, а также отсутствие подобных маркеров «стволовости» в необластах бескишечных турбеллярий и макростомид предполагают определённую морфологическую вариабельность этих органелл и самих стволовых клеток в первичных тканях у анцестральных форм Bilateria.

Исследование поддержано грантом РФФИ (проект № 13-04-02002-а).

К ЭВОЛЮЦИИ ВОЛОСЯНЫХ ФОЛЛИКУЛОВ У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

Кацы Г. Д.

Луганский национальный аграрный университет,
Луганск, Украина: rector@lnau.lg.ua

Теоретическим фундаментом для морфологов XXI века продолжают оставаться научные труды великих эволюционистов Ч. Дарвина, А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена. Волосистость, возникшая у млекопитающеподобных рептилий в холодный пермский период 180 млн лет назад, является отличительным признаком животных класса Mammalia. Огромный вклад в науку о коже видов этого класса внесли учёные многих стран, но первые места заслуженно принадлежат Х. Картеру (Австралия) и В. Е. Соколову (Россия).

Материалом для анализа и обобщения служила кожа 20 родов млекопитающих общей численностью свыше 3 тысяч особей. Местообитание животных — Биосферный заповедник им. Ф. Э. Фальц-Фейна «Аскания-Нова» и производственные фермы Украины и России. Гистологические исследования проводились по методике Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова (Москва) в нашей модификации.

Эмбриологи различают в коже волосяные фолликулы двух типов: первичные и вторичные. Отличаются они морфологически и временем закладки в пренатальном периоде. Первичные волосяные фолликулы (ВФ) не зависимо от вида животного сопровождаются потовой и сальной железой, а также гладкой мышцей-поднимателем волос. Вторичные ВФ (точнее, позже заложенные) у таких видов как крупный рогатый скот, лошади, свиньи ко времени рождения также обзаводятся указанными железами и мышцей. Такой тип кожи называем потовыделительным.

У других видов (овцы, козы, олени, пушные зверьки, ряд антилоп) вторичные ВФ существенно отличаются не только временем закладки, но и морфологически. При них образуются одни сальные железы (чаще, одностольчатые), а потовые железы и мышца-подниматель не развиваются. Этот тип кожи называем стероидным.

Ко времени рождения телёнка первичные ВФ опускаются в дерму на глубину, составляющей в среднем 37 % (27,1—51,8 %), а вторичные ВФ — залегают более поверхностно (17,6—22,7 % к общей толщине кожи). Считаем, что глубина залегания первичных ВФ отражает породные, а вторичных — видовые особенности.

Установлены породные особенности в показателе неуравненности глубины залегания ВФ. Например, у телят таких пород как санта-гертруда, аквитанская светлая, шароле, голштинская этот показатель равен в среднем 1,6, тогда как у серого украинского скота, кианской, геррефордов, гибридов красной степной с бизоном — 2,3.

Причиной неуравненности ВФ по глубине залегания у новорожденных телят является одновременность их закладки, а также разные темпы их линейного прироста. Приведём пример возрастной динамики изменения длины ВФ в коже плодов, а также у новорожденных телят и коров красной степной породы. У 3-месячного плода показатель неуравненности составлял 1,1 (длина раннее заложенных фолликулов — 151 мкм, а позже заложенных — 132 мкм), у 8-месячного плода — 1,8 (832 и 455 мкм), у новорожденных — 1,8 (909 и 492 мкм), у коров — 1,6 (1586 и 999 мкм) соответственно. Из приведённых данных можно рассчитать, что длина первичных ВФ за период с 3-месячного утробного развития к моменту рождения увеличилась в 6, а вторичных ВФ — в 3,7 раза. Следовательно, темп роста ВФ, ранее заложенных, в 1,6 раза выше по сравнению с позже

заложенными. Подобная тенденция наблюдается и среди других генотипов крупного рогатого скота.

Для сравнения сошлёмся на другой вид жвачных. Так, у баранчиков асканийской тонкорунной породы в первые два месяца жизни ВФ и связанные с ними потовые и сальные железы развиваются интенсивнее, тогда как ярочки уступают им, компенсируя отставание интенсивным ростом позже — в период 2–6 месяцев.

До сих пор не ясно, почему одни виды (например, крупный рогатый скот) имеют однотипные одиночно- расположенные волосяные фолликулы, другие (например, овцы) — двух типов и расположенных группами или пучками. Позволим себе следующее предположение. В процессе эволюции в результате дивергенции млекопитающих одни виды приобрели (или сохранили) однотипность, вторые — приобрели разнотипность (или потеряли однотипность) волосяных фолликулов. Но если принять во внимание, что виды с однотипными волосяными фолликулами в пренатальном онтогенезе имеют и позже заложенные фолликулы, то можно допустить, что и они на раннем этапе своего формирования, тоже имели разнотипные волосяные фолликулы. Следовательно, волосяные фолликулы таких видов как *Bos*, *Equus*, подсемейства *Tragelaphinae* путём морфофизиологических преобразований (адаптациоморфоз — по И. И. Шмальгаузену, идиоадаптация — по А. Н. Северцову) расширили свои функции. Кератогенез и стероидная система дополнена образованием потовых желез, выполняющих у крупного рогатого скота основную функцию теплоотдачи (до 75 % продуцируемого тепла). Причинами этого могут быть потепление климата и изменения в характере питания ареала их обитания.

Заключение. Тип кожи с характерным групповым расположением волосяных фолликулов (овцы, козы, олени) в эволюционном развитии млекопитающих является, по нашему мнению, первичным. Другой тип, характерный для кожи с одиночным расположением волосяных фолликулов (быки, эквиды, свиньи), в результате морфофизиологических преобразований, вызванной потеплением климата и изменением характера питания, является производным. Морфофизиологическое преобразование выразилось развитием у вторичных волосяных фолликулов потовых желез, повысивших эффективность системы охлаждения у животного.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СОМАТИЧЕСКОЙ МУСКУЛАТУРЫ КОЛОВРАТОК

Котикова Е. А.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: kotikova.elena@gmail.com

Райкова О. И.

Кафедра зоологии беспозвоночных С-ПбГУ
Санкт-Петербург, Россия: oraikova@gmail.com

Методика применения флуоресцентно меченого фаллоидина послужила стимулом для изучения локализации Ф-актина в мускулатуре коловраток с последующим использованием этих данных для решения вопросов систематики и филогении. К настоящему времени изучения мускулатура более 20 видов коловраток, среди которых присутствуют как панцирные, так и беспанцирные. Первый изученный вид, *Philodina* sp., относился к Digononta (Hochberg, Litvaitis, 2000); все остальные — Monogononta, согласно старой системе, основанной на строении половой системы (Wesenberg-Lund C., 1899). Мы же придерживаемся другой системы, основанной на морфофункциональных особенностях короны и мастакса (Кутикова, 1970; Маркевич, 1991; Nogrady et al., 1993).

Мы изучили мускулатуру 10 видов коловраток. Из них только один вид беспанцирный: *Asplanchnopus multiceps* (Kotikova et al., 2004) из отряда Saltiramida, остальные панцирные. Среди последних, восемь видов относятся к отряду Transversiramida и четырём его семействам: Brachionidae, Mytilinidae, Lecanidae и Trichotriidae (Kotikova et al., 2001; Котикова и др., 2006; Котикова, Райкова, 2012, 2013) и один вид относится к отряду Protoramida – *Testudinella patina* из семейства Testudinellidae (Котикова и др., 2006). Интересующая нас соматическая мускулатура представлена наружными кольцевыми и лежащими глубже продольными мышцами, под которыми залегают мощные специализированные мышцы — ретракторы. На данный момент описана мускулатура около двух десятков панцирных и беспанцирных коловраток. Беспанцирные

демонстрируют кольцевые и продольные мышцы различного строения. Так, при округлой форме тела, у *Asplanchnopus multiceps* (Kotikova et al., 2004) выявлено 5 полных кольцевых мышц, соединённых большим количеством продольных, и расположенные глубже три пары ретракторов: дорсальные, вентральные и латеральные, отходящие от пост-коронарной кольцевой мышцы и ориентированные вдоль продольной оси тела. Иная картина наблюдается у вытянутой в длину бделлоиды с пяденичным движением *Philodina* sp. (Hochberg, Litvaitis, 2000), у которой описано 14—16 неполных кольцевых мышц, не замкнутых на вентральной стороне. Похожие дорсальные полукольца были описаны ранее у другой бделлоиды, тоже с пяденичным движением, *Rotaria* sp. (Human, 1951). По иному двигаются беспанцирные плавающе-ползающие Dicranophoridae. У них выявлено 7 неполных кольцевых мышц разной конфигурации и одна полная кольцевая педальная, плюс 9 пар продольных мышц, среди которых встречаются как длинные мышцы, идущие от головы до ноги, так и очень короткие, не выходящие за пределы ноги (Riemann et al. 2008).

У исследованных нами видов плавающе-ползающих панцирных коловраток отряда Transversiramida выявлены существенные различия в строении и расположении элементов соматической мускулатуры при совпадении структур маллеатного мастакса. Выявлено наличие общего плана строения мускулатуры коловраток родов *Brachionus* и *Platyias* (Kotikova et al., 2001; Котикова и др., 2006, 2012). Все три пары туловищных ретракторов следуют от поперечного мускула вдоль продольной оси. Отличия наблюдаются в количестве и расположении дорсовентральных мышц, что объясняется различным соотношением длины и ширины панциря, которое у *Brachionus* составляет 1:2, а у *Platyias* 1:3, что соответствует 4 и 6 дорсовентральным мышцам. Обнаружены определённые вариации и в мускулатуре ног. Классические исследования мускулатуры *Brachionus calyciflorus* (Remane 1929—32) выявили две пары ретракторов ноги: дорсальную и вентральную (полное совпадение с нашими данными для *B. diversicornis*). Особый интерес представляет наличие у *B. calyciflorus* сильного центрального ретрактора, соответствующего медиальному ретрактору *B. diversicornis* и 4-х дорсовентральных мышц, расположенных на одинаковом расстоянии друг от друга у обоих видов.

Среди исследованных нами панцирных коловраток, округлой формой тела обладают два вида: *Testudinella patina* (Protoramida) и *Lecane luna* (Transvesiramida). Оба вида имеют похожую геометрию расположения ретракторов в переднем отделе туловища: дорсолатеральные и вентральные у *T. patina* и передние дорсальные и вентральные у *L. luna*. Все они крепятся на поперечных мышцах и идут под углом 45 градусов вниз и латерально; лучше развиты ретракторы дорсальной стороны. Кроме этого, оба вида имеют ногу различного строения. Так у *T. patina* нога червеобразная, с венчиком ресничек на конце. Отверстие ноги лежит в средней части панциря, в ноге выявлены 5 пар ретракторов: 2 сильные дорсальные и 3 более слабые вентральные. У *L. luna* первый членик ноги сросшийся с брюшной пластинкой, а второй подвижный. Пальцы ноги разъединены до основания. Поэтому у *L. luna* всего одна пара ретракторов ноги, но перед ней лежат хорошо развитые задние дорсальные и вентральные ретракторы, которые включены в работу ноги и её пальцев. В самих пальцах выявлено по одному тонкому волокну, проходящему по наружной стороне каждого. Это показательный пример прямой зависимости расположения мускульных элементов от формы и размеров туловища и строения ноги коловраток, относящихся к двум соседним отрядам Protoramida и Transvesiramida.

Особняком стоит коловратка *Trichotria pocillum* (Котикова, 2013). Уникальная особенность этого вида состоит в том, что её панцирь образован тремя самостоятельными участками, которые покрывают голову, вытянутое в длину тело и ногу по отдельности. Впервые обнаружена в голове арочная структура, служащая для регулирования работы защитных пластинок панциря. У *T. pocillum* от передней кольцевой мышцы берут начало все три пары туловищных ретракторов: вентролатеральные, дорсальные и медиальные, при этом последние доходят до конца первого членика ноги. Нога хорошо развита, двучлениковая и снабжена двумя дополнительными щипами у основания. Кроме того, в ногу проходит пара более тонких ретракторов, берущих начало от боковых участков мускулатуры стенки тела. Такое же расположение пары ретракторов ноги часто встречается у представителей семейства Brachionidae.

В литературе активно обсуждаются вопросы морфологии коловраток (Hochberg, Litvaitis, 2000; Wilts et al., 2009), реже предпринима-

ются попытки объяснить возникновение отдельных структур (Sorensen et al., 2003; Котикова и др. 2006). До сих пор не очевидно, какие признаки мускульной системы имеют филогенетическое значение, а какие обусловлены размерами, формой тела, степенью сплюснутости панциря или типом движения. До конца не понятны и пределы вариаций строения мускулатуры среди близких видов.

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-02002.

БИОМОРФОЛОГИЯ ТАЗОБЕДРЕННОГО СУСТАВА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА ГУСЕОБРАЗНЫХ (*Anseriformes*)

Мельник О. П., Друзь Н. В.

Национальный университет биоресурсов
и природопользования
Киев, Украина: museum@edu.ua

В последнее десятилетие заметно возрос интерес к историческим аспектам первого описания отдельных видов животных, к формированию таксономического видового разнообразия в пределах рода, семейства, отряда. В этой связи отметим, что не полностью изучена как тазовая конечность вообще, так и область тазобедренного сустава в частности. Мы проводим ревизию данных и постулатов, с позиции новых взглядов пытаемся установить действительные механизмы функционирования тазобедренного сустава, на широком материале сравнить и описать степень дифференциации и трансформации мышц, а также с помощью остеометрических исследований и исследования динамичных углов пытаемся выяснить действительные механизмы формирования тазобедренного сустава некоторых видов птиц.

Объектом наших исследований были некоторые представители отряда гусеобразных: лебедь-шипун, чёрный лебедь, белый гусь, мандаринка, галагаз, свиязь, каролинская утка и канадская казарка.

Во время препарирования мы определили биоморфологические особенности мышц, которые действуют на тазобедренный сустав, выяс-

няли точки фиксации, дифференциацию, перистость и степень развития каждой отдельной мышцы и мышечных групп. Как показали результаты исследований, очень отличается и наличие или отсутствие некоторых мышц. Так, каудальная подвздошно-вертлужная, краниальная подвздошно-вертлужная, наружная подвздошно-вертлужная, медиальная запирающая, глубокая седалищно-бедренная, хвостово-бедренная мышцы присущи всем исследованным видам. Что касается седалищно-бедренной мышцы, то впервые нами выявлено её отсутствие, только у белого гуся, по нашему мнению, она не была дифференцирована в процессе филогенетического развития данного вида. Поверхностная седалищно-бедренная мышца присуща гусю белому, свиязи и галагазу. Данные мышцы являются мощными фиксаторами самого сустава, как с латеральной поверхности, так и с медиальной, что позволяют птицам отводить конечность в разные направления во время манипуляторных движений. Внутренняя подвздошно-бедренная мышца была выявлена у всех исследованных птиц, кроме белого гуся и мандаринки, у которой также определили запирающе-бедренную мышцу. По нашему мнению, она позволяет некоторым видам сделать максимально широкий вынос конечности в бок, а также назад (в каудальном направлении). Что касается проксимальной лонно-бедренной мышцы, то она присуща только канадской казарке и галагазу, в свою очередь, у лебедей мы определили центральную седалищно-бедренную мышцу, наличие этих мышц позволяет сделать максимально круговые движения во время плавания или ныряния. Установлено, процентное соотношение массы мышц сгибателей к массе мышц разгибателей, что соответственно составляет: у лебедя-шипуну — 45,8:54,2; у чёрного лебедя — 47,8:52,2; у белого гуся — 30,8:69,2; у мандаринки — 46,3:53,7; у галагаза — 40,2:59,7; у свиязи — 57,1:42,9; у каролинской утки — 36,9:63,1; и у канадской казарки — 51,2:47,9. По нашему мнению, такое отличие дифференциации мышц у представителей отряда гусеобразных обусловлено спецификой гребных функций тазовых конечностей и наземной стато-локомоции.

Для более точной характеристики наличия или отсутствия некоторых мышечных элементов, мы установили как остеометрические различия косных элементов тазового пояса и самой бедренной кости, так и максимально возможные амплитудные движения. Установили также

статический угол (естественное положение конечности в гравитационном поле Земли) и динамический угол (максимально возможный отвод бедренной кости в каудальном и краниальном направлении).

По результату измерения у каролинской утки динамический угол составляет максимальный результат — 900. Мы считаем, что это объясняется отсутствием четырёх мышц, которые присущи для отряда гусеобразных, то есть у каролинской утки фиксация бедренной кости несколько слабее, чем у остальных, что даёт возможность манипулировать конечностью в различных направлениях. У остальных представителей отряда гусеобразных динамический угол в некоторой мере уменьшается от 750 до 300. То есть, также можно сделать выводы: чем больше мышц, которые влияют на работу тазобедренного сустава, тем меньше динамичный угол.

По нашему мнению, область тазобедренного сустава у птиц, далеко не изучена, поскольку нет исследований на широком сравнительно-анатомическом материале и не изучено влияние окружающих экоморфологических или точнее биоморфологических факторов на различные таксономические группы птиц.

ЦЕНОГЕНЕЗЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ *Cetacea*

Нечаева О. В., Жукова Н. Ф.

*Институт зоологии НАН Украины
Киев, Украина: zhukova.nf@gmail.com*

Матуронатность новорожденных явилась одним из важнейших условий успеха в освоении китообразными водной среды обитания, поскольку обеспечивала высокую степень выживаемости детёнышей и, соответственно, увеличение численности популяций. Однако до настоящего времени нет чёткого представления о тех особенностях пренатального развития китов, которые сделали возможным формирование крупных, физиологически зрелых детёнышей в относительно короткие сроки внутриутробного развития. Настоящее сообщение посвящено эмбриональным приспособлениям (ценогенезам) в развитии пищеварительной и экскреторной систем, которые усиливают основные функции плацен-

ты, обеспечивая высокий уровень метаболизма быстро растущего плода *Balaenoptera acutorostrata*.

Важнейшим провизорным органом, необходимым для репродуктивного успеха плацентарных млекопитающих, является аллантаидная плацента, которая демонстрирует поразительное морфологическое разнообразие в различных группах животных. Естественный отбор, связанный с решением конфликта в системе мать — плод, направлен преимущественно на контроль над передачей питательных веществ через плаценту (Crespi, Semeniuk, 2004). Китообразные сохранили (либо приобрели в результате вторичной специализации) диффузный неинвазивный эпителиохориальный тип плаценты, который оценивается как примитивный.

Многочисленные исследования плацентарной морфологии и физиологии позволили выявить ряд морфофункциональных приспособлений, компенсирующих, в определённой степени, сложности, возникающие при эпителиохориальном контакте. Это, прежде всего, формирование гистотрофного типа питания на протяжении всего развития Cetacea. Гистотрофное питание плода реализуется многочисленными ареолами, специализированными к поглощению секрета маточных желез, а также к фагоцитозу материнских эритроцитов (Enders, Carter, 2006; Silva et al., 2007). Максимальная толщина барьера в эпителиохориальных плацентах компенсируется развитием обширных субэпителиальных капиллярных сетей (Fowler, Olander 1990); вдавливанием материнского и эмбрионального слоёв капиллярами, что обеспечивает в этих областях уменьшение расстояния диффузии, сопоставимого с таковым в гемохориальной плаценте (Enders, Carter 2004) и высокой скоростью передачи нутриентов через обменную поверхность (Vogel, 2005). Эти факторы объективно работают на обеспечение высокого темпа фетального роста. Отметим также, что эффективность обеспечения эмбриона питательными веществами определяется не только степенью сближения материнского и фетального кровеносных русел, но и филогенетически закреплёнными способами белкового обмена (Субботин, Донских, 1978). У животных с эпителиохориальными плацентами усвоение материнских белков и их расщепление до более простых соединений происходит посредством трофобласта хориона, а синтез эмбриоспецифических белков — в органах самого эмбриона, в первую очередь, в печени. Это, на наш взгляд, ускоряет физиологиче-

ское созревание плода. И, наконец, многослойность эпителиохориального плацентарного барьера имеет свои положительные стороны, поскольку частично снимает иммунологические проблемы, а также снижает остроту материнско-плодного конфликта. Кроме того, ворсинчатый тип раздела между материнскими и эмбриональными тканями помогает поддерживать длительную беременность без истощения материнских ресурсов (Wildman et. al., 2006), а её неинвазивность минимизирует потерю крови при родах, что является преимуществом в условиях водной среды. Известно, что с момента имплантации и до рождения эмбрион-плод окружён амниотической жидкостью, которая защищает его от механического шока и служит для физиологических обменов между фетальными и материнскими тканями. Обмен между эмбрионом и амниотической жидкостью происходит путём двусторонней диффузии через поверхность амниона, плаценты, пуповины, а также на начальном этапе через кожу, которая, как правило, до конца первого триместра беременности ещё не кератинизирована (Moghazy, 2007). У Cetacea, в отличие от других млекопитающих, кератинизация кожи завершается только при рождении, из чего можно сделать вывод о возможности поступления питательных веществ из амниотической жидкости через кожу на протяжении всего внутриутробного развития, что, на наш взгляд, можно рассматривать в качестве ценогенеза.

Хотя, мезонефросы, или первичные почки, присутствуют в эмбриогенезе всех млекопитающих, их размеры, степень структурной сложности и сроки существования варьируют. Установлено, что мезонефрос может выполнять выделительную функцию, участвовать в развитии гонад и надпочечников, а также в дефинитивном кроветворении (Moritz, Wintour, 1999). Выполнение тех или иных функций зависит от степени развития мезонефроса (размера и уровня дифференциации) и продолжительности его существования. С другой стороны, неодинаковая степень развития мезонефроса у разных видов млекопитающих связана с типом плацентации (Portmann, 1938). У малого полосатика формируются крупные, «долгоживущие» мезонефросы, которые на протяжении предплодного периода развития полностью функциональны как фильтрующие и выделительные органы. Начало функциональной активности мезонефросов отмечено после дифференциации канальцев на проксимальные и

дистальные части (Нечаева, Гилевич, 2004). Моча, экскретируемая мезонефросом, поступает в полость аллантоиса. Особо отметим, что у малого полосатика сроки существования мезонефросов с одной стороны, и время формирования гонад с другой, практически исключают возможность участия мезонефральных элементов в структурной сборке гонад, как это имеет место у большинства млекопитающих и человека. Очевидно, первичные почки малого полосатика в полном объёме выполняют экскреторную функцию, обусловленную предположительно недостаточной выделительной способностью эпителиохориальной плаценты. Существует положительная корреляция между степенью развития мезонефроса и аллантоиса. У китов формируется большой двулопастный аллантоис, который, по нашему мнению, выполняет свою изначальную функцию — резервуара для эмбриональных отходов, устраняя тем самым опасность выделения конечных продуктов метаболизма эмбрионом-плодом в амниотическую полость, что могло бы приводить к самоотравлению. Такое предположение находится в русле гипотезы Портмана о двух путях эволюции аллантоисного мешка (Portmann, 1938).

По мере увеличения гестационного возраста основным источником амниотической жидкости становится плодный диурез. Метанефросы, или постоянные почки, у малого полосатика закладываются в конце зародышевого периода, а первые дифференцированные клубочки и признаки гломерулярной фильтрации отмечены в начале предплодного периода. Характерно, что начало дифференциации метанефроса происходит одновременно с продолжающимся развитием мезонефроса, а не с началом регресса последнего, как у видов с гемохориальной плацентой (Sainio et al, 1999). Отмечено функциональное перекрытие между двумя генерациями почек: гломерулярная фильтрация в метанефросе начинается в период продолжающегося активного функционирования мезонефроса. Ранняя закладка и ускоренное морфофункциональное созревание метанефросов обусловлены, по-видимому, не только фетальной потребностью, но и необходимостью продуцирования больших количеств разбавленной мочи, которая обеспечивает нормальный объём амниотической жидкости у китообразных.

Главный путь для резорбции амниотической жидкости и растворённых в ней веществ — фетальное глотание. С этим актом у млеко-

питающих связано начало функционирования пищеварительного тракта, которое происходит, как правило, в плодный период (Underwood et al., 2005). Мы отметили заглатывание амниотической жидкости в предплодный период развития (Нечаева, Жукова, 2010), что обусловлено ранним началом плодного диуреза у малого полосатика. Это, в свою очередь, стимулирует более раннюю дифференциацию пищеварительных органов и начало процесса пищеварения.

Таким образом, формирование ценогенезов в развитии пищеварительной и выделительной систем малого полосатика обеспечивается, в одних случаях, значительным развитием провизорных органов с сохранением исходных функций (мезонефросы, аллантоис), в других — гетерохронным морфофункциональным созреванием органов в связи с необходимостью в более раннем начале функционирования (метанефросы, органы пищеварительной системы). Сочетанное функционирование пищеварительной и экскреторной систем в эмбриогенезе *Balaenoptera acutorostrata* обусловлено необходимостью усиления соответствующих функций плаценты для оптимизации условий развития матуронатного организма.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ДРЕВНЕЙШИХ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ НАДСЕМЕЙСТВА *Viviparoidea* (Gastropoda: Architaenioglossa)

Прозорова Л. А.

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
Владивосток, Россия: lprozorova@mail.ru*

Анистратенко В. В.

Институт зоологии НАН Украины, Киев

Пресноводные брюхоногие гребнежаберные моллюски, относящиеся к надсемейству *Viviparoidea* с четырьмя рецентными семействами *Viviparidae*, *Lioplacidae*, *Bellamyidae*, *Amurogaludinidae* (Старобогатов и др., 2004), широко распространены на всех континентах, кроме Южной Америки и Антарктиды. Среди современных гастропод *Viviparoidea*

представляют одну из наиболее древних — палеолимнических групп моллюсков, известную в континентальных отложениях с раннего мезозоя. Успешному переходу морских предков Viviparoidae в пресные воды и широкому распространению как ископаемых, так и рецентных форм способствовала их характерная особенность — яйцеживорождение.

Первые Viviparoidae обнаружены в триасовых отложениях востока Северной Америки (Henderson, 1935), однако самые ранние из наиболее близких современным формам находки надсемейства датируются поздним мелом (Старобогатов, 1985; Prashad, 1928).

Рецентная мировая фауна этой группы насчитывает не менее 150 видов, относящихся к 31 роду (Strong et al., 2008; Sengupta et al., 2009) или, по уточнённым данным, 36 таксонам родового уровня. С учётом вымерших групп разнообразие Viviparoidae резко увеличивается, поскольку, по нашим подсчётам, к настоящему времени описано не менее 24 их вымерших родов и подродов и отдельное семейство с запада Северной Америки (Taylor, 1966).

Становление Viviparoidae происходило в полупресноводных озёрных системах, причём не в одном (Prashad, 1928), а как минимум, в двух разных местах Лавразии и Гондваны. На территории нынешней Северной Америки такой системой мог быть Ларамийский бассейн (Даценко, 2008), являвшийся солоноватоводным (White, 1883). Предполагаемые морские предки Viviparoidae отошли от общего ствола гастропод, давшего начало также Trochoidea и Turbinoidea в ранней юре (Голиков, Старобогатов, 1989). Среди современных представителей этих трёх надсемейств солоноватоводные виды с трохоидной раковиной обнаружены у австралийского рода Larina (Adams, 1855).

В связи с достаточным палеонтологическим материалом эволюция надсемейства рассмотрена на основании преобразований формы раковины. Анализ литературных и собственных данных по современным и ископаемым фаунам Viviparoidae позволил выявить основные тренды их конхологического морфогенеза, которые различаются в плане общих эволюционных тенденций группы в пресноводных экосистемах и видообразования в древних озёрах — крупных изолированных пресноводных водоёмах с длительной геологической историей и эндемичной фауной.

Преобладающее направление морфогенеза Viviparoidae обусловлено переходом от обитания в крупных водоёмах озёрного типа к жизни в реках, что соответствует общей тенденции развития пресноводной биоты с середины мела до раннего палеогена. В этот период исходная для надсемейства трохоидная форма раковины преобразовывалась в «палудиноидную», ребра и киль сглаживались (Старобогатов, 1985; Прозорова, Анистратенко, 2012), а размеры раковин уменьшались. Наиболее древние ископаемые формы мезозойского возраста были в 1,5—2 раза крупнее современных и имели развитую макроскульптуру. Палеогеновые, уже менее крупные, Viviparidae (*Paludina aspersus*, *P. novigentianus*, *P. lentus*, *P. orbicularis*) большей частью сохранили скульптурированность мезозойских предков. В Европе с конца олигоцена появляются гладкораковинные формы современного облика, сходные с европейскими видами групп *achatinoidea*, *subconcinna*. На юго-востоке Китая Viviparoidae со скульптурированными раковинами в 8—10 см сохранились до олигоцена (Ying et al., 2012).

На фоне этого магистрального направления эволюции у Viviparoidae из древних озёр в разных регионах и в разные периоды неогена вплоть до современности (Margarya — Юннаньские озёра, *Acanthotropis* — озеро Ланао на Филиппинах, *Celetaia* — озеро Посо на Сулавеси), вновь наблюдается усиление скульптуры раковин (Сенинский, 1905; Анистратенко, Гожик, 1995; Гожик, Даценко, 2007 и многие др.). Этапы преобразований гладкораковинных форм в скульптурированные зафиксированы в рядах М. Неймайра для *Viviparus* из «палудиновых» слоёв плиоцена Восточной Славонии (Neumayr, 1872) и в цепочках Я. И. Старобогатова для плиоценовых *Sinotaia* из кызылгирской свиты Чуйской впадины Горного Алтая (Попова и др., 1970). Наблюдаемая в данном случае частичная обратимость или даже цикличность морфогенеза основана на сохранении в онтогенезе Viviparoidae предковых признаков раковины (протоконх даже у гладкораковинных видов имеет остатки скульптуры) вследствие ослабления воздействия внешней среды на эмбриональную стадию в условиях яйцеживорождения, как архетипического признака Viviparoidae. Выявленные морфогенетические циклы в онтогенезе группы нельзя считать нарушением закона Л. Долло о необратимости эволюции, поскольку не происходит возвращения утраченных признаков в пределах одной

филогенетической линии. Здесь мы усматриваем проявление гомеоморфии (Анистратенко, 1998), то есть сходства раковин у видов, не связанных непосредственным родством, что чрезвычайно распространено как у Viviparogidea, так и других таксонов пресноводных моллюсков.

К распространённым тенденциям морфогенеза Viviparogidea относятся также отклонения от типичного облика надсемейства видов из древних озёр с появлением резкоугловатых (Чуйское озеро) или чаще чрезвычайно скульптурированных раковин (Славония, пробайкальские водоёмы восточной Сибири, современное озеро Посо и др.). Подобные формы, названные талассоидными (Bourguignat, 1885), известны в крупных олиготрофных озёрах (Танганьика и пр.) и среди других групп гастропод. Они образуются в результате непропорционального роста раковин при ускорении филогенеза вследствие быстрого изменения среды, то есть гиперморфоза по И. И. Шмальгаузену (1940, 1983) или «supralimital specialization» по Майерсу (Myers, 1960). С гиперморфозом связаны и проявления гигантизма у древних озёрных Viviparogidea (мезозойские виды и Macroamargaya из олигоцена Китая).

Работа выполнена при финансовой поддержке программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ, гранты № 08-04-12 (НАНУ) и № 12-04-90408-Укр_а (РФФИ), а также проекта ОБН РАН №. 12-1-П30-01.

НОВАЯ ФОРМА ГОЛЬЦА р. *Salvelinus* В ОЗЕРЕ КРОНОЦКОЕ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

Салтыкова Е. А., Маркевич Г. Н.

Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: ramtka89@yandex.ru

Проблемы структуры вида, внутривидовой дифференциации, описание процессов формо- и видообразования относятся к ведущим в современной ихтиологии. Одной из наиболее сложных в таксономическом отношении групп лососёвых рыб являются гольцы рода *Salvelinus*. Особенно сильно дивергенция у гольцов наблюдается в изолированных водоёмах бореальной зоны и высоких широт. Одним из ярких примеров высокого разнообразия гольцов в замкнутом водоёме является бассейн озе-

ра Кроноцкое на Камчатском полуострове. В этом озере, образовавшемся в результате возникновения лавовой плотины после извержения вулкана, сформировалась эндемичная ихтиофауна, представленная, в частности, рядом форм озёрных гольцов, происхождение и статус которых является предметом многолетней дискуссии. Во второй половине XX века в озере было описано три формы гольцов: белый голец — эврифаг, носатый голец — бентофаг, длинноголовый голец — хищник (Викторовский, 1978). Все представленные формы специализированы по биотопическим предпочтениям, в частности, длинноголовый голец является обитателем пелагиали, носатый голец в основном встречается на мелководьях около дна; белый голец является наименее специализированным и широко встречается по всему озеру на разных глубинах. Данные формы обладают рядом специфических морфологических признаков, связанных, в основном, с пищевой специализацией. Кроме гольцов для озера описаны две формы *Oncorhynchus nerka* (кокани) — бентофаг и планктофаг (Куренков, 1979). В 2013 году нами в профундали была обнаружена новая форма гольца в озере Кроноцкое — большеротый голец. Данная форма была поймана нами на глубине от 15 до 114 метров. Обладает рядом морфологических особенностей, присущих только представителям этой формы, а именно: длина тела половозрелых особей обычно не превышает 25—30 см, тело узкое (высота тела составляет 19 % от длины), голова большая (20 % от длины тела), крупные глаза, рот полуверхний, большой (верхнечелюстная кость далеко заходит за задний край глаза), грудные и брюшные плавники очень длинные (16 % и 12 % от длины тела, соответственно) и широкие. Окраска тела тёмно-серая, с оранжевыми пятнами, плавники и челюсти ярко-оранжевые. В желудках были обнаружены бентосные организмы: хириномиды и олигохеты.

Таким образом, большеротый голец является третьей бентосоядной формой в озере. По-видимому, у большеротого гольца отсутствует конкуренция за ресурсы с кокани и носатым гольцом за счёт расхождения по местам обитания: большеротые являются глубинной формой питающейся на мягких грунтах и не встречаются на литорали. Специфическая морфология головы большеротого гольца является, на наш взгляд, адаптацией для питания на илах. Небольшие размеры тела связаны, по-видимому, с невысокими темпами роста.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ СТРОМЫ КОСТНОГО МОЗГА У НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Скрипченко Е. В., Родионова Н. В.

Институт зоологии НАН Украины
Киев, Украина: missis.pchelkina2012@yandex.ru

Гистогенетическая связь кроветворной ткани с внутренним скелетом эволюционно сложилась в связи с адаптацией позвоночных к обитанию на суше и замещением хрящевого скелета костным.

В ряду позвоночных от амфибий до млекопитающих костный мозг преобразуется из органа дополнительного кроветворения (у бесхвостых амфибий) в основной орган гемопоэза (у всех теплокровных позвоночных). Различная степень интенсивности кроветворения (при сравнении периодов максимальной активности), существенные различия в составе образующихся гемопоэтических клеток и в ультраструктуре клеток, принадлежащих к однотипным кроветворным росткам у различных позвоночных, в значительной степени связаны с особенностями строимы этого органа. Однако, если строма костного мозга млекопитающих — предмет активных исследований (Хрущов, 1976; Старостин, 1979; Bianco et al. 2001; Паюшина и др. 2006; Чертков и др. 2006 и др.), сведения о структуре и клеточном составе строимы костного мозга у амфибий (Хамидов и др. 1978), рептилий (Zarata et al, 1981), птиц (Гольдберг, 1975; Sorrel et al 1982) являются фрагментарными. Целью нашей работы явилось сравнительное исследование особенностей строения и ультраструктуры клеток строимы костного мозга у представителей амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих. Исследование проведено с использованием методов гистологии, гистохимии, электронной трансмиссионной и сканирующей микроскопии.

Полости бедренных и плечевых костей у исследованных нами хвостатых амфибий: *Salamandra salamandra*, *Triturus vulgaris*, заполнены соединительной тканью, включающей ретикулиновые волокна, ретикулярные клетки, адипоциты, эндотелиальные клетки. У бесхвостых амфибий появляется новый кроветворный орган — костный мозг, выполняю-

щий функцию дополнительного очага кроветворения. Строма костного мозга у исследованных нами *Bufo bufo*, *Hyla arborea*, *Rana ridibunda* включает: мембранно-фибрилярные структуры и гетерогенную популяцию клеток: фибробластоподобные клетки; фагоцитирующие ретикулярные клетки; адипоциты; макрофаги, ретикулоэндотелиальные клетки синусоидных капилляров. Следует отметить ультраструктурное сходство между ретикулярными клетками стромальной сети и ретикулоэндотелиальными клетками синусоидных капилляров. Отмечена способность к фагоцитозу всех стромальных клеток. Костный мозг отделён от кости оболочкой. Гетероморфная популяция стромальных клеток обеспечивает: создание мембранно-фибрилярно каркаса, накопление жировых запасов, которые могут использоваться кроветворными клетками как энергетический или строительный материал; регуляцию гемопоэза.

Электронно-микроскопические исследования у рептилий, в частности, у *Lacerta agilis* показали, что в их костном мозге по сравнению с костным мозгом амфибий возникают новые формы взаимоотношений между стромальными и гемопоэтическими клетками; это выражается в появлении островков лимфоцитоподобных клеток, с центрально расположенной фагоцитирующей ретикулярной клеткой или макрофагом. Наличие таких клеточных групп позволяет предполагать регуляторную функцию центральных стромальных клеток по отношению к кроветворным. Исследования показали, что у *Emys orbicularis*, *Testudo horsfieldi* костномозговая полость в бедренной кости представляет собой множество лабиринтов в костной ткани. Такое строение, вероятно, является результатом приспособления к большой механической нагрузке на конечности, оказываемой панцирем. Стромальные клетки в костном мозге исследованных нами черепах обладают способностью к накоплению в цитоплазме запасов гликогена в виде глыбок различных размеров. Возможно, часть этого гликогена расходуется на теплообразование при понижении температуры окружающей среды, что позволяет сохранять активность гемопоэза при временных неблагоприятных температурных условиях. Накопление гликогена в стромальных клетках может быть связано также со своеобразным лабиринтоподобным строением костномозговой полости, когда костные перегородки затрудняют обмен субстратами между различными участками костного мозга.

У птиц, как известно, костный мозг становится главным гемопоэтическим органом. При этом у большинства из них в связи с пневматизацией костей сокращается число мест локализации костного мозга. У исследованных нами птиц: *Columba livia*, *Passer domesticus*, *Corvus irugilegus* по сравнению с пойкилотермными наземными позвоночными заметно прогрессирует специфическая дифференцировка клеток стромы: отмечается ослабление фагоцитарной функции костномозговых адипоцитов и потеря способности к фагоцитозу ретикулярными клетками, входящими в состав островков размножения лимфоцитоподобных клеток, что отражает усовершенствование механизма взаимодействия стромальных и гемопоэтических клеток.

У всех исследованных нами млекопитающих: *Erinaceus europaeus*, *Vespertilio serotinus*, *Cavia porcellus*, по сравнению с амфибиями и рептилиями, в костном мозге значительно увеличивается доля фагоцитирующих ретикулярных клеток и макрофагов в популяции стромальных клеток. Это, по-видимому, связано с потерей адипоцитами способности к фагоцитозу. Стромальные клетки в костном мозге млекопитающих достигают более высокой степени специализации в сравнении с пойкилотермными наземными позвоночными, что в немалой степени способствовало интенсификации процесса кроветворения в костном мозге млекопитающих. Об этом свидетельствует и избирательность структурных взаимоотношений между ними и гемопоэтическими клетками. Проявлением совершенствования регуляторных взаимоотношений между кроветворными и стромальными клетками является чёткая очаговость различных ростков гемопоэза в костном мозге млекопитающих: макрофаги становятся центрами очагов эритропоэза, отросчатые ретикулярные клетки — очагов гранулопоэза.

Таким образом, специфическая дифференциация стромальных клеток костного мозга, возникающая в процессе эволюционного развития и становления современного разнообразия позвоночных животных, подтверждает открытый Мильн-Эдвардсом основной принцип прогрессивного усложнения организации: принцип дифференциации, основанный на разделении «труда» (Milne-Edwards, 1851: цит. по Шмальгаузену, 1942). Целое, несущее лишь общие функции, расчленяется на части с разными, более специальными функциями. Целое дифференцируется, а части

специализируются. Клетки становятся всё более узкими «специалистами». «Установление новых признаков (дифференциация) связано с установлением новых корреляций (интеграция)» (Шмальгаузен, 1942). Такие корреляции установились в процессе эволюции и между специализирующимися стромальными и кроветворными клетками.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА В НАДВИДЕ *Sorex araneus* (Soricidae, Lipotyphla)

Сычёва В. Б.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: 11.02@mail.ru

В черепе землероек семейства Soricidae уплощена мозговая капсула и уменьшен угловой отросток нижней челюсти, что можно рассматривать как приспособление к использованию естественных пустот в почвенной подстилке (Никольский, 1983, 1990). Уменьшение высоты черепа приводит к уменьшению плеч (рычагов) сил сокращения всех челюстных мышц. Сила сокращения челюстных аддукторов (височного мускула, жевательного и крыловидного) сближается с горизонталью, что приводит к уменьшению плеч сокращения сил и уменьшению величины силы сжатия аддукторов.

Уменьшение силы сжатия аддукторов в результате уплощения черепа в эволюции Soricidae компенсируются несколькими путями. В частности, за счёт увеличения плеч сил сокращения аддукторов и перестройка в этом направлении особенно эффективна для самого сильного — височного мускула. Увеличение плеч сил сокращения височного мускула достигается удлинением венечного отростка, *proc. coronioideus*, и смещением вниз челюстного состава.

Подобные компенсаторные изменения челюстного аппарата прослеживаются в надвиде обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus*. Таксономическая структура этого прежнего большого политипического вида в последние десятилетия была пересмотрена с использованием цитогенетических и молекулярных методов. Пять выделенных при этом крипти-

ческих видов с парапатрическим и аллопатрическим распространением (*Sorex araneus*, *S. satunini*, *S. antinorii*, *S. granarius*, *S. coronatus*) было предложено объединить в надвид *Sorex araneus* (superspecies), используя старшее видовое название в этой группе (Орлов и др., 2011).

В эволюции надвида значительно изменяются размеры черепа и габаритный объём мозговой капсулы (произведение высоты, ширины и длины мозговой коробки), который характеризует область крепления височного мускула, *m. temporalis*, основного аддуктора у землероек, масса которого составляет 70 % массы всех челюстных аддукторов (Никольский, 1990). Наиболее консервативной оказывается ширина восходящей ветви нижней челюсти. Даже при значительном уменьшении высоты и длины нижней челюсти и общих размеров черепа, например у *S. satunini tembotovi*, ширина восходящей ветви нижней челюсти не изменяется.

Возникновение морфо-функциональных особенностей, компенсирующих уменьшение силы сжимания аддукторов, показано на примере четырёх хромосомных рас *Sorex araneus* в зонах их контакта на Валдайской возвышенности. Эти хромосомные расы разделены узкими гибридными зонами (Орлов и др., 2012, 2013). Молекулярные исследования в зонах контакта хромосомных рас показали, что для генетических признаков, таких как гаплотипы гена цитохрома *b* и микросателлитные аллели, эти узкие гибридные зоны не служат препятствием (Григорьева и др., 2011). Однако оказалось, что между популяциями, разделёнными такими узкими гибридными зонами, сохраняются статистически достоверные различия по функционально важным морфометрическим особенностям челюстного аппарата. Изолирующий эффект узких гибридных зон объясняется уменьшением доли гибридов. Он достаточен для того, чтобы поддерживать различия по некоторым функционально значимым морфологическим признакам, но не достаточен, чтобы остановить поток нейтральных аллелей (Орлов и др., 2013).

По сходству плеч сил сокращения челюстных аддукторов выборки хромосомных рас Валдайской возвышенности образуют две группы: Западная Двина — С.-Петербург (высокая нижняя челюсть и низкий венечный отросток) и Москва — Селигер (низкая нижняя челюсть и высокий венечный отросток).

В расах Москва и Селигер достоверно уменьшается высота нижней челюсти, уменьшается угловой отросток, например, по сравнению

с расой Западная Двина, следовательно, происходит уплощение черепа. Одновременно, в расах Москва и Селигер абсолютно и относительно увеличивается венечный отросток и уменьшается высота постановки сочленовного, *proc. condyloideus*.

Достоверно большая высота венечного отростка у рас Москва и Селигер указывает на увеличение плеча (рычага) силы сокращения височного мускула, что может компенсировать уменьшение силы его сжимания в результате уплощения черепа (уменьшения высоты нижней челюсти).

Отмеченные различия выборок вряд ли могут быть случайными, поскольку аналогичные изменения венечного отростка происходят в двух независимых выборках, Москвы и Селигер.

Раса Москва имеет достоверно большую ширину восходящей ветви нижней челюсти, которую характеризуют промеры ширины восходящей ветви и ширины внутренней ямки височного мускула, *fossa temporalis interna*, по сравнению с расой Селигер, а также более широкую ямку височного мускула по сравнению с расой Западная Двина, что может указывать на увеличение площади крепления височного мускула.

При сравнении выборки расы Санкт-Петербург с выборками рас Москва, Западная Двина и Селигер по высоте постановки сочленовного отростка достоверные отличия были получены во всех случаях.

В целом, отличия расы С.-Петербург от других рас Валдайской возвышенности более значительны, чем рас Москва, Селигер и Западная Двина между собой. Несмотря на то, что по размерам черепа (кондило-базальной длине) раса С.-Петербург — самая мелкая среди исследованных рас, по ряду особенностей челюстного аппарата, по размерам плеч сил сокращения челюстных аддукторов эта раса сходна с самой крупной расой — Западной Двиной. Также как и последнюю, её отличает высокая нижняя челюсть и низкий венечный отросток.

Отмеченные различия челюстного аппарата хромосомных рас в зоне контакта их ареалов свидетельствуют о том, что даже за такой огромный промежуток времени как всё послеледниковье (т. е. 12—15 тыс. лет), поток генов через межрасовые гибридные зоны не привёл к полной нивелировке морфометрических особенностей рас в районе контакта их ареалов.

ИССЛЕДОВАНИЕ АРХИТЕКТониКИ МУСКУЛАТУРЫ *Anaperus biaculeatus* (Acoela: Convolutida): ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Фролова Т. А.

Биолого-почвенный факультет С-ПбГУ,
Санкт-Петербург, Россия: frolova.avrova.teo@gmail.com

В последнее время вопросы филогении Acoela, предположительно низшей группы билатеральных животных, стали особенно актуальны. Несмотря на большое количество молекулярно-филогенетических исследований, изучение морфологических признаков не теряет своей актуальности, особенно когда речь идёт о филогенетических отношениях внутри группы Acoela. Филогенетические реконструкции, построенные на молекулярных данных, зачастую противоречат традиционной систематике группы, однако подтверждаются данными морфологии, полученными с использованием электронной и конфокальной лазерной сканирующей микроскопии.

У группы Acoela малые размеры тела затрудняют изучение этих червей с помощью методов оптической микроскопии и традиционных гистологических методик, соответственно достаточно сложно найти достоверные филогенетически значимые морфологические признаки. Однако новые морфологические признаки, выявленные с помощью методов конфокальной лазерной сканирующей микроскопии и трансмиссионной электронной микроскопии, могут служить хорошими систематическими признаками. В качестве основных морфологических филогенетически значимых признаков выступают строение мускулатуры кожно-мышечного мешка, мускулатуры копулятивных органов и ультраструктура спермиев.

Исследования мускулатуры Acoela с использованием метода флуоресценции фаллоидина и конфокальной микроскопии позволило Хуге (Hooge, 2001) выявить специфические, уникальные паттерны расположения слоев мышечных фибрилл относительно друг друга и таких отверстий тела, как рот, глотка, половые отверстия. Автор приводит 8 типичных для разных родов Acoela паттернов мускулатуры. Семейство

Anaperidae (на примере вида *Anaperus gardineri*) Хуге относил к так называемому «конволютидному» типу мускулатуры, характерному ещё для ряда семейств: Actinoposthiidae, Convolutidae, Otocelididae, Sagittiferidae и Naploposthiidae.

При анализе результатов, полученных с помощью новейших методов, была пересмотрена классификация Acoela, в частности, самое большое семейство группы Convolutidae было разделено на два: собственно Convolutidae и Isodiametridae (Hooge et Tyler, 2005). При последнем комплексном пересмотре филогении Acoela в состав Convolutidae вошли бывшие семейства Sagittiferidae и Anaperidae (Jondelius et al., 2011). Однако филогенетическое дерево, полученное в этой работе, оставляет возможность будущего выделения подсемейств Anaperinae, Sagittiferinae и Amphiscolopsinae внутри Convolutidae. Ощущается нехватка морфологических исследований отдельных представителей обширной группы Convolutidae, в частности, необходимо подробное изучение их мускулатуры.

Данная работа посвящена исследованию мускулатуры беломорского представителя семейства Convolutidae – *Anaperus biaculeatus* Богута, 1970, с целью выявить признаки, отличающие «Anaperinae» от общего «конволютидного» типа мускулатуры.

Единственное подробное исследование, посвящённое этому виду, было проведено К. К. Богутой (Богута, 1970). Он описал кожно-мышечный мешок, состоящий из трех слоёв мышц — кольцевых, продольных и диагональных, а так же отметил наличие мощной краевой мышцы и мускульного сфинктера рта.

Представители *Anaperus biaculeatus* были собраны в августе 2012 года в районе ББС ЗИН РАН Картеш (Бухты Круглая и Левая), где они обитают на зарослях бурых водорослей (Chorda), на глубинах от 0 до 2 м. Сбор червей осуществлялся с лодки при помощи сачка из планктонного газа (150 мкм) с диаметром входного отверстия 25 см. Все черви были неполовозрелыми, однако определение представителей этого вида не представляет проблем, благодаря их оранжевой окраске и характерной форме тела. Далее черви были зафиксированы в растворе Stefanini на фосфатном буфере по стандартным методикам. Перед фиксацией животных не анестезировали, фиксации хранились в холодильнике. Окраску фаллоидином-TRITC проводили по стандартной схеме. Тотальные препараты

исследовали при помощи конфокального микроскопа модели Leica TCS 5. При сканировании образцов делали от 30 до 40 оптических срезов толщиной 1 μm . Для работы с полученными результатами были использованы программы Leica LASAF lite и GIMP 2.6.10.

Конфокальная микроскопия показывает, что субэпидермальная мускулатура *Anaperus biaculeatus* представлена сложной трёхслойной решёткой. Эта решётка составлена из слоев кольцевых, продольных и диагональных мышц. Кольцевые мышцы лежат ближе всего к поверхности тела, продольные мышцы — самые глубокие. Диагональные мышцы находятся между этими двумя слоями, близко примыкая к слою продольных мышц, так, что два эти слоя переплетаются. Толщина отдельных волокон всех трёх слоёв мышц примерно одинакова. На своем пути волокна кольцевых и продольных мышц огибают многочисленные протоки эпидермальных желез, образуя характерный рисунок.

Мускулатура вентральной стороны тела червя отличается от дорсальной наличием трёх типов диагональных мышц, сфинктера ротового отверстия и специальной краевой мышцей.

На вентральной стороне тела можно насчитать около 200 кольцевых мышечных волокон. Кольцевые мышцы расположены часто и относительно упорядоченно, равномерно поперёк всего тела червя от переднего конца до заднего. Из-за частого расположения сложно судить о том, образуют ли они непрерывные кольца вокруг всего тела. По нашим наблюдениям, кольцевые мышцы проходят над краевой мышцей, таким образом не прерываясь и образуя настоящие кольца. Часть из них может не образовывать полных колец — на вентральной стороне вдоль оси тела червя видны окончания некоторых кольцевых волокон. Противоположные волокна тех кольцевых мышц, которые оканчиваются таким образом, перекрываются. Кольцевые мышцы отклоняются, когда на их пути оказывается ротовое отверстие, образуя арки спереди и позади рта.

Продольные мышцы вентральной стороны тела выражены так же чётко, как кольцевые, но их волокна образуют многочисленные анастомозы. Вдоль центральной оси тела продольные мышцы расположены с большими промежутками и менее упорядоченно.

Вдоль края расслабленного тела проходит мощная дуговая краевая мышца, в которой плотно упакованные пучки продольных мышц

правой и левой сторон соединяются дугой на переднем конце тела. Эта мышца состоит из множества мышечных волокон и проходит вдоль всего каплевидного тела червя. На переднем конце тела, дуга краевой мышцы проходит немного вентральнее протоков желез фронтального органа. Ближе к заднему концу тела, часть более глубоких мышц правого и левого участка покидают краевую мышцу и смыкаются в кольцо, таким образом краевая мышца истончается. Остальные пучки, лежащие ближе к поверхности тела, доходят до заднего конца тела червя, но количество волокон постепенно уменьшается.

Сокращение краевой мышцы тела позволяет червя приобретать шаровидную форму с глубоким впячиванием брюшной поверхности. Вдоль краевой мышцы вентрально и дорсально проходят несколько дуговых волокон, полностью повторяющих её форму.

Для удобства, будем считать краевую мышцу границей между вентральной и дорсальной сторонами тела, что, вероятно, верно для полностью расслабленного анаперуса.

В некоторых областях вентральной стороны червя видны диагональные мышцы. Примерно в последней четверти тела анаперуса с каждой стороны видны 4–5 диагональных мышечных волокон, которые пересекаются под углом примерно 110° .

Глотка у *A. biaculeatus* отсутствует. Ротовое отверстие располагается в верхней трети тела червя, оно открывается непосредственно в пищеварительную паренхиму. Чётко виден сфинктер рта, состоящий из 2–3 круговых миофибрилл. Других специальных дополнительных мускульных образований вокруг рта не обнаружено.

Продольные мышцы, на пути которых оказывается рот, частично резко поворачивают, огибая его, частично сливаются между собой и с ротовым сфинктером.

Впереди ротового отверстия располагаются несколько пучков очень тонких и слабых диагональных мышц. Так же несколько слабых и тонких пучков диагональных мышц располагаются позади рта. И те, и другие диагональные волокна пересекаются под углом близким к 90° .

Кольцевые мышцы дорсальной стороны червя расположены так же упорядоченно, как вентральные. Продольные мышцы на дорсальной стороне идут вдоль всего тела, от переднего конца к заднему. Они выраже-

ны так же отчетливо, как и на вентральной стороне и так же образуют анастомозы. Отличие продольной мускулатуры вентральной и дорсальной сторон состоит в том, что на дорсальной стороне тела червя волокна продольных мышц расположены равномерно, они не образуют характерной для вентральной стороны разреженности вдоль центральной оси тела. Вся спинная сторона анаперуса покрыта косой решёткой диагональных мышц, которые пересекаются друг с другом под углом примерно 120°.

Мы показали, что общий паттерн строения мускулатуры *Anaperus biaculeatus* сильно отличается от предложенного Хуге (Hooge 2001) для группы «конволютида»: нет кроссоверных мышц, которые по паттерну, предложенному Хуге, должны пересекать вентральную сторону тела червя позади рта. Перед ртом у «конволютид» диагональные мышцы отсутствуют, что является одним из основных признаков этого типа мускулатуры. У *A. biaculeatus* диагональные мышцы вентральной стороны представлены небольшим количеством тонких слабых пучков, лежащих как впереди, так и позади рта. На дорсальной стороне червя нами обнаружен только один тип диагональных мышц, которые покрывают всю дорсальную сторону червя, в отличие от «конволютидного» паттерна Хуге, описавшего на спинной стороне два типа диагоналей. Кроме того, мы не обнаружили у *A. biaculeatus* так называемых U-образных мышц — специализированных диагоналей, идущих у «конволютид» петлей вокруг рта. Подтверждено наличие сфинктера рта, описанного Богутой (Богута, 1970).

Таким образом, особенности морфологии кожно-мускульного мешка *Anaperus biaculeatus* не подтверждают его принадлежность к группе «конволютида» (Hooge, 2001). Хотя Хуге и отнёс *Anaperus gardineri* к «конволютиднему» типу, подробного описания мускулатуры этого вида он не дал, и иллюстраций не привёл. Описания других видов рода *Anaperus* – *A. singularis* (Hooge et Smith, 2004), *A. tvaerminnensis* (Luther, 1912) и *A. rubellus* (Westblad, 1945) так же не показывают в подробностях мускулатуру. Бесспорно, требуются дальнейшие исследования представителей рода *Anaperus* и родственных ему родов для возможного нахождения синапоморфий мускулатуры и выделения подсемейства *Anaperinae*.

ПРОПОРЦИИ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ РАЗНЫХ АДАПТИВНЫХ ГРУПП И ИХ РЕАЛИЗАЦИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Шатковская О. В.

Институт зоологии НАН Украины
Киев, Украина: timid@ukr.net

Проанализированы закономерности изменения размеров конечностей в онтогенезе птиц разных адаптивных групп. Исследование проведено на эмбрионах грача (*Corvus frugilegus*), ласточки береговой (*Riparia riparia*), перепела японского (*Coturnix japonica*), чайки серебристой (*Larus argentatus*). Для постэмбрионального периода кроме вышеуказанных видов исследовались птенцы вороны серой (*Corvus corax*), сороки (*Pica pica*), кобчика (*Falco vespertinus*), пустельги обыкновенной (*Falco tinnunculus*), совы ушастой (*Asio otus*).

Среди исследованных птиц можно выделить несколько адаптивных групп: с преобладанием «наземного» типа локомоции (перепел), птиц, у которых почти в одинаковой степени задействованы грудные и тазовые конечности (грач, чайка, ворона, сорока) и птиц «полёта» (ласточка, кобчик, пустельга, сова). Деление на адаптивные группы условно и базируется на основных способах передвижения при добывании пищи.

Исследованием был охвачен период онтогенеза начиная с 38 стадии эмбриогенеза (период линейного роста скелета конечностей) и до конца постэмбриогенеза. Исследовалась онтогенетическая аллометрия скелета конечностей по уравнению простой аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976). Анализировалась также динамика изменения общих размеров конечностей (общий индекс конечностей) и становление пропорций скелетных элементов конечностей (проксимальный и дистальный индексы конечностей) (Познанин, 1979).

Установлено, что между птицами разных адаптивных групп нет существенной разницы в тенденциях изменения общих размеров конечностей: для всех исследованных птиц характерно то, что в эмбриогенезе быстрее растут тазовые конечности, а в постэмбриогенезе — грудные.

Относительно становления соотношений длин грудных и тазовых конечностей в онтогенезе птиц разных адаптивных групп. В дефини-

тивном состоянии у птиц с наземным типом локомоции относительные размеры тазовых конечностей больше, чем у птиц «полёта»: показатель общего индекса конечностей у птицы с наземным типом локомоции (перепел) — 1,3, у птиц, в которых почти в равной степени задействованы грудные и тазовые конечности в среднем 1,12, у птиц «полёта» — 0,98.

По нашим данным, уже в середине эмбриогенеза (стадия 38) по показателю общего индекса конечностей перепел значительно отличается от других видов и имеет наивысший показатель общего индекса конечностей 1,5. К исследованию нами привлечены материалы по эмбриональному развитию утки и гуся, приведённые в работах Н. П. Бордзиловской (1953, 1955). Эти виды можно отнести к птицам, в дефинитивном состоянии которых больше задействован наземный локомоторный модуль. В середине эмбриогенеза (15 сутки инкубации) у этих видов показатели общего индекса также высоки: 1,37 у утки и 1,3 — у гуся. У птиц «полёта» (ласточка) и у птиц, в дефинитивном состоянии которых в равной степени задействованы грудные и тазовые конечности (грач, чайка), показатели общего индекса конечностей достоверно ниже, чем у наземных, плавающих и мало отличаются между собой.

К концу эмбриогенеза тенденция к преимущественному увеличению относительных размеров тазовых конечностей, по сравнению с грудными, усиливается. В то же время увеличивается разница в показателях общего индекса конечностей между «наземными», плавающими и другими видами птиц. Наивысший показатель общего индекса конечностей, как и ранее, у перепела (2,4). Таким образом, анализируя пропорции скелетных элементов конечностей в эмбриогенезе, можно предвидеть функционирование какого локомоторного модуля будет преобладать у вида в дефинитивном состоянии.

Сначала постэмбриогенеза сохраняется значительная разница общего индекса конечностей у птиц разных адаптивных групп, отмеченная нами в конце эмбриогенеза. Для большинства исследованных видов характерно увеличение общего индекса конечностей сначала постэмбриогенеза (в среднем этот период длится до 1 недели). После этого наблюдается постепенное уменьшение общего индекса конечностей вследствие более интенсивного роста грудных конечностей по сравнению с тазовыми. У перепела, в отличие от других видов, общий индекс конечностей умень-

шается сразу после вылупления. К концу постэмбриогенеза устанавливается соотношение длин грудных и тазовых конечностей, характерное для дефинитивного состояния.

В целом различия в показателях общего индекса конечностей у исследованных птиц в середине эмбрионального периода (38 стадия) и в конце постэмбрионального менее значительные, чем в период конца эмбриогенеза — начала постэмбриогенеза.

Относительно становления пропорций скелетных элементов крыла следует отметить, что, как и в случае с общим индексом конечностей, признаки адаптации к определённому типу локомоции и, как их проявление, определённые соотношения длин скелетных элементов конечностей (в частности проксимальный и дистальный индексы крыла) проявляются в онтогенезе довольно рано. В частности, у ласточки и перепела, как у видов более узко специализированных к полёту и наземной локомоции соответственно, разница в показателях проксимального и дистального индексов наиболее значительна. При этом в эмбриогенезе на 38 стадии развития показатели проксимального и дистального индексов значительно отличаются и, несмотря на дальнейшее динамическое изменение, уже несколько приближены к показателям в дефинитивном состоянии. У ласточки, у которой в дефинитивном состоянии проксимальный индекс крыла наивысший среди исследованных видов (1,47), в эмбриогенезе (стадия 38) он также наивысший (1,32). У перепела в дефинитивном состоянии проксимальный индекс самый низкий (0,85), в эмбриогенезе (стадия 38) он также наиболее низкий (0,83).

Относительно тазовой конечности нам не удалось установить чёткой зависимости между показателями проксимального и дистального индексов и адаптацией птиц к определённому типу локомоции в дефинитивном состоянии. Вероятно, как считал Л. П. Познанин (1979), это связано с большей мультифункциональностью тазовой конечности по сравнению с крылом.

Секция
ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Устные доклады

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ОБТУРАТОРНОГО
ОТРОСТКА СЕДАЛИЩНЫХ КОСТЕЙ
У ПТИЦЕТАЗОВЫХ ДИНОЗАВРОВ
И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

Ornithopoda

Алифанов В. Р.

Палеонтологический институт РАН
Москва, Россия: valifan@paleo.ru

Обтураторный отросток на стержнях седалищных костей характерен для большинства представителей группы Theropoda (звероногие) в составе Saurischia (ящеротазовые динозавры), а также для Ornithopoda (птиценогие) в составе Ornithischia (птицетазовые динозавры). Он не связан с основными типологическими особенностями строения таза динозавров, но для орнитопод является важной и едва ли не единственной устойчивой характеристикой группы (Santa Luca, 1980). Ключевое значение вопрос о происхождении и гомологии обтураторного отростка седалищных костей у птицетазовых динозавров приобретает в связи с открытием в поздней юре и раннем мелу Азии орнитопод, у которых этот признак отчётливо не выражен, а вместо него имеется структура, называемая нами «угловым выступом».

Древнейшими носителями обтураторного отростка являются представители семейства Nypsilophodontidae. Эта группа имела широкое распространение в мелу и, видимо, в более раннее время, если рассматривать в его составе виды из средней и поздней юры Китая, а также *Strombergia dangershoeki* из ранней юры Южной Африки.

Современные авторы не поддерживают идею монофилетичности Nypsilophodontidae, а название этого таксона в лексиконе современных публикаций вытеснено словосочетанием «базальные орнитоподы». Часть гипсилофодонтид рассматривается также в основании разных крупных

таксономических объединений птицетазовых динозавров. При этом всё же принято считать, что в рамках этой группы обтураторный отросток седалищных костей является синапоморфией. В основе последнего представления лежит заключение о логической неэкономности альтернативы, состоящей в утрате обсуждаемой структуры у большинства орнитисхий (Maryanska, Osmolska, 1985). Однако если формы, обладающие обтураторным отростком седалищных костей, рассматривать в базальном положении по отношению ко всем или к значительной части птицетазовых динозавров, то следует говорить о неоднократном возникновении этого отростка у Ornithischia, что сомнительно так же, как и упоминавшаяся выше утрата.

Некоторые детали происхождения обтураторного отростка седалищных костей проясняются при сравнении его строения у орнитопод и теропод. У последних образование этой структуры связано с разрывом внутреннего контура обтураторного отверстия (окна) и с наличием тироидного окна, ограничивающего нижнюю кромку самого отростка. Однако у птицетазовых динозавров нет ни обтураторного отверстия на седалищных костях, ни тироидных окон. В этом случае верхняя кромка обсуждаемого отростка может быть образована только нижним краем собственно тазового просвета, а нижняя — окном на протяжённом и расширенном поперечно симфизе седалищных костей. Угловой выступ одновременно является показателем и следствием формирования протяжённого симфиза.

Предложенное объяснение указывает на негомологичность обтураторного отростка на седалищных костях у теропод и орнитопод, а использование широко употребляемого названия для обсуждаемой структуры в случае с птицетазовыми динозаврами может носить только условный характер, поскольку у них она никак не связана с обтураторным отверстием или окном. Кроме того, угловой выступ на седалищных костях представляется такой же синапоморфией, как и «обтураторный» отросток, поскольку оба состояния сопряжены с формированием протяжённого симфиза. Гипотеза также допускает краниальный поворот «обтураторных» отростков у таких орнитопод, как например, Iguanodontidae и Hadrosauridae.

Идея общего происхождения «обтураторного» отростка и углового выступа седалищных костей у птицетазовых динозавров важна для не-

которых теоретических заключений. В частности, она позволяет рассматривать в составе орнитопод такой вид, как *Lesothosaurus diagnosticus* (он происходит из тех же отложений, что и *Strombergia dangershoeki*, а нами рассматривается в составе семейства Lesothosauridae), на седалищных костях которого обнаруживается угловой выступ. Важность последнего вывода состоит в том, что *L. diagnosticus* филогенетически обычно рассматривается в базальном для всех птицетазовых динозавров положении. Однако последнее сомнительно не только из-за общности происхождения углового выступа и «обтураторного» отростка седалищных костей, но и в связи с заметным укорочением бедренных костей по сравнению с костями голени. Последняя особенность для рептилий вторична.

Усомниться в базальности *Lesothosaurus diagnosticus* позволяет также выделение в составе Ornithopoda семейства Jeholosauridae Han et al., 2012, типовой род которого — *Jeholosaurus* (*J. shangyuensis*) — происходит из раннемеловой формации Исянь в Китае (Ляонин). Если опираться на строение костей таза, то Jeholosauridae можно представить группой, промежуточной между Lesothosauridae и Hysilophodontidae. При этом у представителей нового таксона на седалищных костях выражен угловой выступ. С нашей точки зрения, все три указанных семейства допустимо рассматривать в таксоне (инфраотряде) Hysilophodontia, который, по некоторым представлениям (Serenó, 1986), может считаться сестринским по отношению к Iguanodontia.

В свете указанных проблем кстати пришли находки позднеюрских гипсилофодонтий из недавно открытого на территории России местонахождения Кулинда (Забайкалье), представленные семействами Jeholosauridae и Hysilophodontidae (Алифанов, 2013; Алифанов, Савельев, 2013). Примечательность новых материалов состоит в том, что они включают образцы, сочетающие остатки костей и отпечатки покровных структур. Ранее, судя по аналогичным находкам игуанодонтид и гадрозавридов, покровы орнитопод изображались в виде чешуй мелкобугорчатого типа. Однако, как оказывается, гипсилофодонтии обладали иным типом покровных дериватов, имевших вид расщеплённых на «щетинки» чешуй. Данное отличие является важным неостеологическим аргументом в пользу таксона Hysilophodontia.

Работа поддержана грантом РФФИ, № 13-05-00302.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ НАДСЕМЕЙСТВА Tingoidea (Heteroptera) В ПРОЦЕССЕ ИХ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Голуб В. Б., Соболева В. А.

Воронежский государственный университет

Воронеж, Россия: v.golub@inbox.ru

Попов Ю. А.

Палеонтологический институт РАН

Москва, Россия: popovpin@gmail.ru

Морфологические особенности Tingoidea, одного из крупных надсемейств полужесткокрылых, начинается с базального мела на границе его с юрой. Об этом свидетельствуют два описанных нами раннемеловых семейства. Наиболее древнее, вымершее, монотипное семейство Ignotingidae описано из Восточной Азии (Восточный Китай; верхняя юра — нижний мел). Общий план строения Ignotingidae, в целом, сочетает особенности Tingoidea и ближайшего семейства Miridae. Ignotingidae, по-видимому, представляют собой одну из групп анцестральной линии Tingoidea и указывают на происхождение Tingoidea от примитивных предков, имеющих черты сходства с семейством Miridae. Как показывает сравнительно-морфологический анализ ископаемых и рецентных Tingoidea, начало их формирования на границе юры и мела началось с формирования основных признаков надсемейства — ячеистой структуры надкрылий и образований переднеспинки — везикулы и паранотумов. И только позже, эволюции в направлении спецификации всего надсемейства и входящих в него семейств подверглись другие морфологические особенности — общий план строения (уплощённость тела), укорочение конечностей, слияние 2-го и 3-го стернитов брюшка, изменение соотношения длины члеников усиков и др.

Ещё одно тингоидное семейство, описанное из раннего мела, Hispanocaderidae (Испания; верхний альб), семейство обладает комплексом отличительных черт от других семейств Tingoidea, преимущественно, плезиоморфного характера. При этом у Hispanocaderidae в жилковании

надкрылий имеются черты сходства с известным из более ранних отложений семейством Ignotingidae и представителями наиболее древнего современного подсемейства Tingidae – Cantacaderinae. Оно занимает, в определённой мере, промежуточное положение между наиболее древними вымершими и наиболее древними рецентными группами Tingoidea.

Наиболее древние представители Tingidae известны также из раннего мела. Из Забайкалья (Бурятия; берриас-готтерив) описан *Sinaldocader ponomarenkoi*. Типовой вид этого рода (*S. drakei*) был описан также из раннего мела (апт?) (Монголия, Гобийский Алтай, Бон-Цаган). Оба вида *Sinaldocader* вполне отчётливо относятся к подсемейству Cantacaderinae (Tingidae), хотя имеют отличия от всех представителей двух триб этого подсемейства, демонстрируют существенные черты сходства в характере ячеистости надкрылий и их разделении на поля ещё с другими вымершими и современными семействами Tingoidea – Vianaididae и Ignotingidae, а также близкого семейства к Tingoidea – Thaumastocoridae.

В верхнем мелу продолжалось формирование надсемейства. *Sinaldocader rasnitsyni* отличается от двух раннемеловых видов *Sinaldocader* рядом особенностей, демонстрируя некоторое расширение межвидовой изменчивости. Этот род проявил очень большую длительность существования — с раннего мела (берриас-готтерив) до начала позднего мела (турон), то есть в течение не менее чем 40 млн лет. При этом межвидовые различия за этот промежуток времени — сравнительно небольшие.

Из янтаря Нью-Джерси (верхний мел; турон) известен род *Vianagramma*, относящийся к Vianaididae (Tingoidea). При этом формирование основных морфологических признаков Vianaididae к этому времени, то есть к концу мезозоя, было практически завершено, и дальнейшей значительной прогрессивной морфологической эволюции характерных для Vianaididae структур не происходило. Только у короткокрылых особей в связи со скрытым образом жизни и мирмекофилии в конце мезозоя или уже в кайнозое редуцировались глаза, а тело приобрело колеоптерообразную форму.

Фауна Tingoidea кайнозоя Евразии характеризуется отсутствием двух меловых семейств (Ignotingidae и Hispanocaderidae), полной сменой состава таксонов родового и надродового рангов Cantacaderinae, как наиболее древнего современного подсемейства Tingidae и появление подсе-

мейства Tinginae. При этом в кайнозое происходит резкое увеличение разнообразия всего Tingidae. Из эоцена Центральной Европы (балтийский янтарь) описаны представители обеих триб Cantacaderinae (Cantacaderini и Phatnomatini) и единственный пока вид Tinginae, как более молодого подсемейства, с некоторыми плезиоморфными чертами (Golub, 2001). Дифференцировка Tingidae на подсемейства, а Cantacaderinae ещё и на трибы, произошла, очевидно, в палеоцене-эоцене.

На Евразийском континенте формирование Tinginae как наиболее эволюционно продвинутого подсемейства по имеющимся данным наиболее интенсивно происходило в Средней Европе (возможно и на других территориях) наряду с расширением разнообразия более древнего подсемейства Cantacaderinae. При этом морфологические особенности видов некоторых родов (*Intercader* и *Tingicader*) сочетали признаки двух родственных таксономических групп более высокого ранга: *Intercader* – Phatnomini и Cantacaderini, *Tingicader* – Cantacaderinae и Tinginae. Все 4 вида рода *Intercader* из балтийского и саксонского янтарея демонстрируют при их морфологическом однообразии довольно широкое распространение рода в Европе, а также, очевидно, большую историческую длительность его существования (Golub, Popov, 2007). При этом *Intercader*, представленный в балтийском и саксонском янтареях, морфологически весьма однообразен. Очевидно, мы имеем дело со случаем медленно протекавшей эволюции рода, виды которого долгое время существовали в стабильных условиях, по крайней мере, с позднего эоцена (37,5 млн лет назад) до раннего миоцена (22 млн лет назад), то есть в течение 15 миллионов лет. Наиболее вероятно, что максимальную стабильность условий в третичном периоде наземным клопам-фитофагам могло обеспечить обитание на почве или в припочвенном ярусе растительности.

В Средней Европе, очевидно, происходили интенсивные формообразовательные процессы. По-видимому, именно в эоцене или даже ранее, в палеоцене, различия между высшими таксонами семейства (Cantacaderini, Phatnomatini и Tinginae) достигли современного уровня. На родовом уровне у эоценовых Phatnomatini проявляется значительно большее разнообразие особенностей морфологических структур, по сравнению с Cantacaderini.

Процессы эволюции характерных для Tingidae морфологических структур в эоцене развивались в двух направлениях. Одно из них отражается в разнообразии тех структур, которые, как таковые, сформировались ранее. Второе направление — магистральное в морфологической эволюции Tinginae как наиболее продвинутого подсемейства — развитие заднего отростка переднеспинки.

В целом, можно констатировать, что современные таксоны Tingidae надродового ранга, отчасти и родового, с их характерными морфологическими особенностями, сформировались, скорее всего, не позднее палеоцена.

Из олигоцена-миоцена (Центральная Америка, Южная Европа, Дальний Восток России) известны представители уже современных родов обоих подсемейств Tingidae: *Eocader* (Cantacaderinae), *Leptopharsa*, *Stephanitis*, *Dictyonota*, *Derephysia* (Tinginae) со всеми их характерными морфологическими чертами.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛИНЕЙНО-АРЕАЛЬНОЙ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ САРКОПТЕРИГИЙ (*Osteichthyes*) И ДРЕВНЕЙШИХ ЧЕТВЕРОНОГИХ

Лебедев О. А.

Палеонтологический институт РАН
Москва, Россия: olebed@paleo.ru

Одним из важнейших этапов становления позвоночных животных стало возникновение челюстноротых животных. Первичная радиация типов зубных аппаратов (слабо известная нам) привела к образованию двух основных схем расположения зубных элементов: поперечно-спиральной, реализованной хрящевыми и древними группами акантод, а также линейно-ареальной, известной у некоторых акантод, костных рыб и четвероногих.

Линейно-ареальная сформировалась на основе внешних и внутренних (расположенных в ротовой полости) покровных окостенений

нёбно-квадратного и меккелева хрящей (Jarvik, 1980). Внешние верхнечелюстные элементы включают предчелюстные и верхнечелюстные кости, внутренние — сошники, предермопалатины, дермопалатины, экто- и энтоптеригоиды. К внешним нижнечелюстным относятся зубные кости, к внутренним — парасимфизные окостенения (у струниIFORMных и поролепиформных саркоптеригий) или адсимфизные пластины остеолепиформов и древнейших тетрапод, а также элементы короноидной серии (Воробьева, 1977, 1979). Эта схема дополняется медиальными пластинами парасфеноида и парасагиттальными паротикальными пластинками (последние реализуются у остеолепиформов и древних лучеперых: Jarvik, 1980; Gardiner, 1984) на нёбе. Как антагонист, вентрально парные пластинки известны на *basibranchiale* у остеолепиформов (Jarvik, 1954).

Зубная система внешних покровных костей выстроена по линейной схеме (вдоль края челюстей). Первоначально все внутренние покровные кости, как медиальные, связанные топографически как с висцеральным скелетом, так и с нейрокранием, реализовались как пластинки выстилки ротовой полости (Jarvik, 1954) и простые зубные элементы шагрени располагались на них по всей площади, экспонированной на поверхности.

Внутренние (энтоптеригоиды) так и остались пластинками выстилки. Напротив, зубчики шагрени, расположенные ближе к латеральным частям адсимфизных пластин+короноидов нижней и сошников+дермопалатин+эктоптеригоидов верхней челюсти значительно увеличились и преобразовались в клыковые пары, причём на верхнечелюстных костях шагренивые поля исчезли вовсе (за исключением рядов мелких зубчиков на вертикальных пластинах).

Такая морфофункциональная схема, при которой основное значение придавалось клыковидным зубам, расположенным линейно, но со значительными промежутками и на удалении от краёв челюстей, была эффективна только для захвата, удержания и травмирования уже пойманной добычи. Поскольку охота происходила в водной среде, основную роль в поимке играло всасывание пищевого объекта в ротожаберную полость, осуществляемое за счёт расширения её стенок и, соответственно, резкого падения давления в ней (Westneat, 2006). Такой механизм определял (и определяет у современных костных рыб) пассивную ихтиофагию хищников-засадчиков.

В процессе формирования четвероногих происходила модификация этой морфофункциональной схемы. Ещё у поздних (фаменских: Воробьева, 1979) и каменноугольных остеолепиформов отмечается относительное увеличение роли клыкоподобных зубов в передней части ротовой полости (на передних короноидах и адсимфизных пластинах, а также на предчелюстных костях). У фаменских четвероногих и в темноспондильной, бафетидной, антракозавромофной и крассигиринидной линиях соотношение размеров клыковидных зубов на ареальных костях и краевых зубов на линейных костях увеличилось в пользу последних. При этом контакт как несущих зубы костей со щёчными, так и последних с костями крыши черепа был эластичным, подвижным и нагрузка на осевой череп при захвате добычи не осуществлялась. Исключением были прочно сраставшиеся и у саркоптеригий кости футляра нижней челюсти. Шагреневая пластинка парасфеноида, единственная передававшая нагрузку на осевой череп, лишь фиксировала добычу в ротовой полости медиально при закрывании рта.

Как результат, нагрузки при поимке добычи перераспределились латерально, на маргинальный непрерывный ряд зубов. Вероятно, это связано функционально с уменьшением роли всасывающего питания. Перераспределение нагрузок было поддержано формированием коробчатого черепа, в результате которого несущие зубы кости срослись с костями щёчного блока и крыши черепа.

Последнее дало четвероногим трофическое и, соответственно, эволюционное преимущество перед рыбами в типе захвата и обработки добычи, сделав возможными обездвиживание и умерщвление добычи после её поимки с помощью удара челюстей при их схлопывании, что не эффективно в водной среде из-за её вязкости. Впоследствии (у рептилий) это же преимущество привело к появлению возможности расчленять на части пищевой объект больший по размеру, чем сам хищник.

В процессе формирования четвероногих отмечается также редукция клыкоподобных зубов на короноидах (но не в адсимфизной части зубной кости) нижней челюсти. Как результат, верхнечелюстные клыкоподобные зубы, вершинки которых упирались ранее во внутреннюю короноидную борозду, у тетрапод «повисли», не имея упора. Этот факт требует дальнейшего осмысления.

Темноспондильные лабиринтодонты, для которых была характерна конструкция челюстного аппарата такого типа, просуществовали до раннего мела. Примечательно, что до конца этого периода (в основном, до конца раннего мела) дожили и палеонисциформные лучепёрые рыбы. Совместное нахождение остатков тетрапод и этих рыб в позднем палеозое — мезозое известно уже давно, но лишь недавно А. Блик (Blicek, 2011) предположил, что те и другие не просто обитали в одних и тех же сообществах, но и что палеонисциформные рыбы были основным пищевым объектом для лабиринтодонтов. Вероятно, что именно коэволюционная устойчивость дала возможность просуществовать этой трофической паре около 220 млн лет.

КОНЕЧНОСТЬ ТЕТРАПОД: КАК ОНА ВОЗНИКЛА?

Медников Д. Н.

*Институт проблем экологии и эволюции
Москва, Россия: ranodon@yandex.ru*

Основной трудностью при сравнении плавников кистепёрых рыб и конечностей тетрапод является отсутствие явных гомологов большинства элементов автоподия в парных плавниках саркоптеригий. Трудность эта усугубляется сложностью (или даже невозможностью, с точки зрения некоторых авторов) выявления в автоподии четвероногих метаптеригиальной оси.

Проблема проведения метаптеригиальной оси в автоподии тетрапод может быть успешно решена при принятии гипотезы Шубина и Ольберча о пальцевой дуге («digital arch»). Пальцевая дуга — это дистальный ряд элементов мезоподия, который часто действительно бывает дугообразно изогнут и несёт пальцы. Именно этот ряд элементов и является, согласно гипотезе Шубина-Ольберча, дистальным продолжением метаптеригиальной оси в мезоподии тетрапод.

Чёткая морфогенетическая связь элементов, составляющих пальцевую дугу, наблюдается в развитии конечностей всех групп тетрапод, что

делает её наиболее стабильным паттерном развития в автоподии и является веским аргументом в пользу её древности.

Из гипотезы Шубина-Ольберча следует, что

1) дистальная часть метаптеригиальной оси изогнулась в преаксиальном направлении,

2) предковый для тетраподной конечности плавник, как и лапы самых первых тетрапод должны были обладать бисериальным устройством, причём

3) все или почти все (кроме, возможно, первого) пальцы современных тетрапод можно сопоставить с постаксиальными лучами бисериального плавника и

4) остатками преаксиальных лучей предкового плавника являются: лучевая (большая берцовая) кость, промежуточная кость, центральные кости и элементы предпервого пальца (prepollex/prehallux).

В развитии конечностей хвостатых амфибий углозубов — наиболее примитивных из современных тетрапод — действительно наблюдается постепенное изгибание ряда дистальных элементов мезоподии преаксиально. Пальцы, изначально направленные своими вершинами постаксиально, по мере изгибания пальцевой дуги разворачиваются вдоль длинной оси конечности и образуют поперечный относительно оси предкового плавника ряд. Исключение составляет первый палец, своей вершиной направленный слегка преаксиально и тесно связанный по ходу развития с дистальным концом пальцевой дуги. Он, по-видимому, представляет собой верхушечный палец, который может быть сравним с верхушечной радиалией, располагавшейся на вершине дистального конца метаптеригиальной оси предкового плавника.

Строение грудных плавников непосредственных предшественников тетрапод — кистепёрых рыб элпистостегид, также как и строение конечностей одной из девонских тетрапод — ихтиостеги имеет бисериальный характер и хорошо согласуется со следствиями, вытекающими из гипотезы Шубина-Ольберча.

Исходя из строения грудных плавников саркоптеригий, задней лапы ихтиостеги и конечностей более поздних тетрапод можно сделать следующие выводы.

1) Заднюю конечность ихтиостеги можно представить в виде ассиметричного бисериального плавника с короткой осью, состоящей из

четырёх мезомеров с 4-мя преаксиальными неветвящимися сегментированными лучами, отходившими строго по одному от каждого мезомера и 4-мя постаксиальными сегментированными неветвящимися лучами, отходившими по два от двух дистальных мезомеров оси.

2) Преаксиальные пальцы ихтиостеги можно сравнить с prepollex/prehallux лягушек, а постаксиальные пальцы — с настоящими пальцами современных тетрапод.

3) Задняя конечность ихтиостеги очень похожа на плавник тиктаалика и существенно отличается от него только по двум показателям: а) радиалии ихтиостеги сегментированы и б) лепидотрихии отсутствуют.

4) В ходе дальнейшей эволюции тетрапод произошла полимеризация дистальной части метаптеригиальной оси с образованием отдельных ulnare/fibulare and distal carpals/tarsals. Таким образом, ulnare/fibulare современных тетрапод не гомологично третьему мезомеру плавников sarcopterigians и конечности ихтиостеги, а является новообразованием, возникшем в результате распада (сегментации) третьего мезомера на отдельные элементы.

5) Исходя из строения лапы ихтиостеги можно предположить, что предковым для тетрапод был, скорее всего, ассиметричный бисериальный плавник с короткой осью и членистыми неветвящимися радиалиями. Поскольку трудно предполагать независимое возникновение самостоятельных постаксиальных радиалий в трёх группах Tetrapodomorpha (rhizodonts, elpistostegids, and tetrapods), бисериальный ассиметричный плавник был, возможно, исходным для тетраподоморф в целом. У osteolepiforms постаксиальные радиалии приросли к дистальным мезомерам оси, у ризодонтов радиалии стали сегментированными и ветвящимися, у тетрапод также произошла сегментация радиалий, но без ветвления, а elpistostegids сохранили в общих чертах примитивный тип плавника.

6) Переход от рыб к тетраподам, возможно, осуществлялся в два основных этапа. Первый этап (фаза) — эта сегментация лучей плавника и связанное с этим исчезновение лепидотрихий. Бисериальное устройство предкового плавника было унаследовано ранними тетраподами. Они обладали двумя группами пальцев — преаксиальными и постаксиальными. Первому этапу соответствует конечность ихтиостеги с ярко выраженной бисериальной структурой. Второй этап — полимеризация в дистальной

части плавника, в результате которой из двух-трёх дистальных мезомеров образовались *ulnare/fibulare* and *distal carpals/tarsals* (по числу пальцев). Дистальная часть оси изогнулась преаксиально, образовав *digital arch*. Следы этого процесса изгибания сохранились в развитии конечностей хвостатых амфибий. Процесс формирования пальцевой дуги шёл параллельно с редукцией преаксиальных лучей, от большинства из которых сохранились только основания. Последним ярким следом бисериальности в конечностях некоторых современных тетрапод является *prepollex/prehallux*, а все остальные пальцы гомологичны постаксиальным лучам предкового плавника.

7) Постаксиальных («настоящих») пальцев, скорее всего, изначально было не много (не более шести, включая *postminimus*). У ихтиостеги их всего четыре в задней конечности, что исключает эту форму из числа непосредственных предков современных тетрапод, обладающих пятипалыми задними лапами. Различное число пальцев в передних конечностях батрахоморфных (темноспондилов, лягушек и хвостатых амфибий) и рептилиоморфных (антракозавров и амниот) тетрапод, также как и разные фаланговые формулы этих групп могут говорить о независимом происхождении двух типов конечностей от разных кистепёрых предков. В пользу этого может свидетельствовать и разная степень обособленности пальцев батрахоморфов и рептилиоморфов: у первых метаподиальные элементы обособлены и фактически не образуют самостоятельного отдела автоподия, являясь просто основаниями пальцев, у вторых они «спаяны» единым кожно-мышечным чехлом и образуют особый отдел конечности — метаподий.

ФЕНОМЕН ПАРНЫХ РОДОВ И СУПРАИДИОАДАПТАЦИЯ

Наугольных С. В.

Геологический институт РАН
Москва, Россия: naugolnykh@list.ru

В систематике ископаемых растений известны случаи, когда два, безусловно очень близких рода, встречающихся в одних и тех же или

смежных по возрасту отложениях, различаются по единичным признакам, которые, при этом, могут быть весьма значимы. Эти разграничивающие признаки (или единственный признак), несмотря на общее сходство анализируемых родов, могут быть настолько важными, структурными, что отнесение данных двух форм к разным родам сомнений не вызывает. Особенно часто такие «парные роды» встречаются во временной окрестности крупных биосферных перестроек. Безусловная близость парных родов указывает на то, что в экологическом плане они занимали очень близкие ниши, конкурируя между собой в пределах одного сообщества или группы смежных сообществ.

Обычно считается, что в процессе выработки приспособлений в рамках одной группы, без повышения общего уровня организации (Северцов, 1967) представители одного рода или близких родов одного семейства, находящиеся примерно на одном уровне развития, при освоении различных экологических ниш приходят к необходимости вырабатывать набор признаков, наиболее соответствующих данной экологической нише. В идеальной ситуации действие этих процессов по закону Гаузе или «принципу конкурентного взаимоисключения» приводит к системе одна экологическая ниша — один вид.

Однако в случае с парными родами речь идёт об эволюции внутри исходно единого сообщества и, как правило, в пределах одной экологической ниши. Далее, в ходе своей эволюции парные роды (потомки рода-предка, общего для них обоих) могут быть разделены и географически, или же один из них может вымереть, иногда — только в пределах данной территории.

Главная проблема, возникающая при анализе феномена парных родов, связана с вопросом: могло ли быстрое появление одного или нескольких важных в структурном отношении признаков, привести к расщеплению экологической ниши (а точнее казать, адаптивного пространства), к которой был приспособлен предковый род?

Ключевым моментом в ответе на этот вопрос может быть привлечение к рассуждениям поведенческих, этологических факторов. В случае с высшими растениями большое или даже определяющее значение могли играть этологические признаки, связанные с репродуктивными процессами: временем прорастания семян или продолжительностью

периода репродуктивной активности. Помимо процессов размножения, важное значение для расщепления экологической ниши могла иметь длительность сезонной вегетации. Именно поведенческие, а не сугубо морфологические признаки могли послужить материалом для естественного отбора, когда в ходе эволюционного процесса таксоны разделялись не географически (как это происходит при аллопатрическом таксонообразовании), а в поведенческом пространстве, вследствие несовпадения жизненных ритмов или благодаря особенностям репродуктивных процессов. Так, например, растению достаточно перейти в ходе оплодотворения семязачатков от одного типа пыльцы к другому, как это тут же скажется на всей его биологии. Разумеется, такой переход уже сам по себе станет важным структурным преобразованием, парадоксально — но с сохранением более или менее одного и того же фенотипического архетипа, формы роста и т. п.

Такие эффекты, обусловленные появлением (или исчезновением) тесно взаимосвязанных единичных признаков и поведенческих реакций предлагается называть «супраидиадаптивными», поскольку, с одной стороны, они не вписываются в классическую северцовскую схему идиоадаптивных преобразований, а с другой — находятся в том же эволюционном поле дивергентной радиации исходного таксона, связанном с адаптивными процессами. «Супраидиадаптивные» события и эффекты возникают не как результат приспособления к условиям среды, а как следствие оптимизации потребления ресурсов и коэволюции близкородственных таксонов, обитавших в пределах одного сообщества.

Примеров парных родов, указывающих на эволюционные супраидиадаптивные эффекты, среди ископаемых высших растений можно привести довольно много. Все они объединяются большим морфологическим сходством, а также приуроченностью к одним и тем же или очень близким по возрасту отложениям. Большинство из таких парных родов, имевших единого общего предка, произрастали в пределах одного региона в одних и тех же фитоценозах.

Подводя итог, можно сказать, что появление парных родов является результатом действия супраидиадаптивных процессов в эволюции единой филетической ветви, когда морфологически близкие роды резко обособлялись в поведенческом пространстве (репродуктивной

стратегии), за счёт появления одного-двух важных структурных морфологических признаков. Обострение конкурентной борьбы за ресурсы, стремление к оптимизации использования этих ресурсов с неизбежным, как следствие, расщеплением экологических ниш в условиях биосферных перестроек, могло способствовать проявлению супраидиадаптивного феномена.

Стендовые сообщения

ГАЛАКТИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ В ИСТОРИИ ГЕОСФЕРЫ И БИОСФЕРЫ

Гаршин И. К.

*Каспийский Трубопроводный консорциум,
бизнес-аналитик
Новороссийск, Россия: garchine@mail.ru*

Давно замечено, что периодические процессы и ключевые события истории Земли часто имеют космическую причину. Так, например, Миланкович связал изменения климата в межледниковьях последнего миллиона лет с колебаниями оси и орбиты Земли. Другие учёные обнаружили связь различных геологических мегациклов с периодом обращения Солнечной системы вокруг центра Галактики (галактическим годом), предложив этому свои объяснения.

В настоящей работе предпринято циклостратиграфическое исследование геохронологической шкалы и геологических циклов для выявления возможных взаимосвязей и их причин. Главным результатом работы стала шкала геологического времени, основанная на циклах Уилсона и Бертрана, синхронизированных с галактическими годами.

Для упрощения было принято, что галактический год (далее – галацикл) равен примерно 200 млн лет. Большинство эонов, эр и докембрийских периодов оказались кратны этой величине:

- 1) мезозой — 185 млн лет (около 1 галацикла);
- 2) палеозой с эдиакарием — 385 млн лет (около 2 галациклов);
- 3) неопротерозой без эдиакария — 365 млн лет (почти 2 галацикла);
- 4) мезопротерозой — 600 млн лет (3 галацикла);
- 5) палеопротерозой — 900 млн лет (4–5 галациклов);
- 6) неоархей — 300 млн лет (2–3 галацикла);
- 7) мезоархей — 400 млн лет (2 галацикла);
- 8) палеоархей — 400 млн лет (2 галацикла);
- 9) зоархей — 400 млн лет (2 галацикла);

10) катархей — 600 млн лет (3 галацикла).

Геологическая история ряда планет, как оказалось, также согласуется с галактическими годами. Кроме того, были проанализированы следующие геологические процессы и события:

- 1) распад и образование материков (геодинамический цикл Уилсона);
- 2) смены эпох горообразования (цикл Бертрана);
- 3) наступление и окончание ледниковых эпох;
- 4) колебания уровня Мирового океана;
- 5) расцвет и вымирание биологических видов;
- 6) падение очень крупных метеоритов;
- 7) ритмы осадконакопления, нефтеобразования и другие.

Выяснилось, что все эти ритмы кратны галациклу. Далее обнаружилось, что на границах галациклов происходили катастрофные события в истории Земли: обширные оледенения (30 % совпадений по известным данным) и/или падение крупных болидов (минимум 40 % совпадений). Болиды могли быть внесолнечного происхождения, а их удары нередко носили серийный характер. Причиной этих событий могло служить периодическое гравитационное либо радиационное воздействие структур или объектов Галактики. Данные катаклизмы обычно приводили к биотическим кризисам, когда погибали 40–95 % всех видов.

После определения такой космической связи была составлена шкала геологической истории, соответствующая галациклам. Каждый галацикл представлен эрой продолжительностью около 200 млн лет и характеризуется своей эпохой складчатости. Четыре эры объединяются в эон длительностью примерно 800 млн лет, которому соответствует эпоха образования и распада сверхматерика (суперконтинентальный цикл Уилсона). Таким образом, история Земли была разделена на 6 эонов и 24 эры. Каждая эра делится на 4 периода, являющихся тектоническими фазами. Получилась настоящая «периодическая система» геологического времени:

1. Эпоха сверхматерика Пангеи — фанерозой: 1) 24-й галактический год (прохладный) — кайнозой; 2) 23-й галактический год (тёплый) — мезозой; 3) 22-й галактический год (прохладный) — верхний палеозой (силур — пермь); 4) 21-й галактический год (тёплый) — нижний палеозой (эдиакарий – ордовик);

2. Эпоха сверхматерика Родинии — верхний протерозой (17–20 галактические года: эктазий, стений, тоний, криогений);

3. Эпоха сверхматерика Колумбии — нижний протерозой (13–16 галактические года: риасий, орозирий, статерий, калимий);

4. Эпоха сверхматерика Кенорленда — верхний архей (9–12 галактические года: поздний мезоархей, ранний неоархей, поздний неоархей, сидерий);

5. Эпоха сверхматерика Ваальбары — нижний архей (5–8 галактические года: поздний эоархей, ранний палеоархей, поздний палеоархей, ранний мезоархей);

6. Доплатформенная эпоха — катархей (1–4 галактические года). В результате, геохронологическая шкала обретает твёрдую физическую основу.

В заключение отметим:

1. Кульминация сборки мономатерика происходит в середине зона на границе его 2-й и 3-й эр. Долговременные суперконтиненты формируются каждые 800 млн лет, а в середине этого интервала могут образовываться временные сверхматерики.

2. Глобальная трансгрессия асинхронна формированию единых континентальных масс.

3. Чётные эры обычно являются криоэрами (причём, каждая 4-я — как правило, ещё более холодная), нечётные — термоэрами.

4. В середине каждой эры происходит расцвет биоты (даже в гляциоэрах) и максимум нефтенакопления, а на границах эр — биокризисы и минимум нефтенакопления.

5. «Катастрофная» маркировка эр, возможно, обуславливается временным разрушением обратной связи в биосферном механизме регуляции климата.

ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ КАРПОВЫХ РЫБ (Teleostei: Cyprinidae) В СВЕТЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Ковальчук А. Н.

*Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,
Киев, Украина: biologist@ukr.net*

Под прогрессом в биологии принято понимать возникающее в процессе эволюции совершенствование организмов или надорганизменных систем, характеризующихся, прежде всего, увеличением количества особей в популяциях, распадением таксона на соподчинённые системные единицы и их прогрессивным расселением (Северцов, 1925). Противоречие между эволюционным успехом определённой группы живых организмов и сложностью их организации было снято путём введения в научный оборот положения о разных видах прогресса — собственно биологическом и морфофункциональном (Медников, 1975). Основными характеристиками последнего являются дифференциация организма, интенсификация функций, а также усовершенствование интеграции отдельных его частей. Следствиями морфофункционального прогресса являются повышение выживаемости и эволюционной пластичности вида, степени целостности и приспособленности видов или других эволюционирующих единиц (Северцов, 1967). В этом смысле интересным представляется анализ темпов эволюции карповых рыб на основании данных палеонтологической летописи.

Карповые рыбы (Cyprinidae) представляют собой наиболее многочисленное и разнообразное семейство среди современных позвоночных животных. В современной мировой фауне их насчитывается около 2 420 видов 220 родов, распространённых преимущественно в пресных водах Евразии, Африки и Северной Америки (Nelson, 2006). Наиболее ранние находки ископаемых остатков карповых рыб, сделанные в слоях Вулвича (Великобритания), датируются ранним эоценом (White, 1931). Уже во второй половине олигоцена представители этого семейства занимают доминирующее положение в сообществах костистых рыб Европы и Азии (Яковлев, 1962). Начиная с раннего миоцена, фауна карповых рыб вклю-

чает основные современные роды (Лебедев, 1960). Свой современный видовой состав семейство *Surginidae* приобретает на границе миоцена и плиоцена, практически не изменяясь с того времени, несмотря на существенную перестройку экосистем под воздействием континентализации климата.

Эволюционный успех карповых рыб можно пытаться объяснить, исходя из разных позиций. Он может быть обусловлен относительной консервативностью среды обитания, то есть постоянством воздействия экологических факторов. Однако более обоснованным представляется объяснение успеха этой группы с позиций концепции прерывистого равновесия (Gold, Elderege, 1976) в рамках стазиса, поддерживаемого за счёт значительного внутривидового разнообразия, характерного для карповых, а также вследствие контрбаланса векторов отбора.

Данные палеонтологической летописи в этом смысле являются наиболее достоверным источником сведений об эволюционных преобразованиях в пределах семейства *Surginidae* карповых рыб, наряду с другими многочисленными и успешными семействами, можно рассматривать в качестве модельной группы для объяснения и понимания эволюционных механизмов диверсификации и распространения видов.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ (НА ПРИМЕРЕ ФОРАМИНИФЕР ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Подобина В. М., Татъянин Г. М.

*Томский государственный университет
Томск, Россия: podobina@ggf.tsu.ru*

В истории Земли под воздействием преимущественно космического и тектонического факторов наблюдается постепенное усложнение биоты с периодическим нарушением её равновесия и равномерного развития. Со времён Ж. Кювье исследователи неоднократно отмечали, как одни организмы через определённые промежутки времени уступали место в экосистемах другим более прогрессивным формам. Однако разви-

тие подобных представлений на научной основе стало возможным только в XX веке, с накоплением информации об органическом мире прошлых геологических эпох. Геохронологический фактор (геологическое время) в данном случае становится одним из ведущих. Прерывистый характер непрерывного развития биоты есть неотъемлемая составная часть глобального процесса эволюции организмов, и определяется, как показали исследования многих учёных, обращением Земли вместе с Солнечной системой вокруг центра Галактики, прохождением различных секторов галактической орбиты и другими «космическими» причинами, их взаимодействием с внутренней энергией Земли.

У более сложноорганизованных форм с половой дифференциацией наблюдается цикличность в развитии (становление, развитие и угасание), и такие организмы более подвержены вымиранию во время природных катастроф. Прогрессивная (магистральная) эволюция, на взгляд авторов, обусловлена, кроме естественного отбора по Ч. Дарвину, влиянием так называемых «катализаторов» (активные зоны, рифты), способствовавших ускоренному мутационному процессу и быстрому развитию организмов, попадавших во время миграции в указанные зоны.

Исследуя фораминиферы фанерозоя, а также учитывая развитие других организмов по опубликованным работам, авторы предполагают, что на эволюцию биоты оказали влияние следующие основные факторы:

- 1) Космический (обращение Земли вместе с Солнечной системой вокруг центра Галактики, изменение величины солнечной радиации, падение астероидов, метеоритов, изменение эксцентриситета земной орбиты, оси вращения Земли и другие);
- 2) Тектонический (орогенез, рифтогенез, образование глубоководных желобов, опусканий, поднятий и другие);
- 3) Геохронологический (геологическое время);
- 4) Палеогеографический (экосистемные перестройки: абиотические и биотические изменения, взаимосвязь организмов);
- 5) Температурный (климатическая и вертикальная зональность: уменьшение температуры к полюсам и с глубиной, повышение в отдельных местах температуры, связанной с эндогенными процессами).

В процессе эволюции организмов возник также 6-й — миграционный фактор, впервые установленный В. М. Подобиной и имеющий

большое значение в мезозое и, особенно, кайнозое (Подобина, Татьяна, 1997).

На протяжении геологического времени влияние перечисленных факторов на эволюцию организмов было неравнозначным. Как указывалось, действие первого и, как следствие, второго факторов преобладало на первых и последующих этапах развития биоты, затем геохронологического и других факторов. Шестой фактор стал особенно ощущаться при появлении активно или пассивно перемещающихся нектонных, планктонных и некоторых бентосных организмов в результате возникновения более разнообразных климатических и других обстановок, что привело к ускоренной эволюции отдельных групп этих организмов.

Скорость эволюции представителей биоты поэтому не оставалась постоянной. На основании исследования некоторых отрядов фораминифер, по скорости эволюции выделены три основные группы, которые могут быть прослежены и среди других органических форм:

- 1) ускоренной эволюции (планктон, нектон и частично подвижный бентос);
- 2) умеренной эволюции (подвижный бентос);
- 3) замедленной эволюции (медленно передвигающийся и сидячий бентос).

В пределах каждой группы, в свою очередь, по скорости эволюции могут быть выделены соподчинённые подгруппы, отличающиеся некоторыми особенностями.

Среди исследованных фораминифер к первой группе могут быть отнесены представители планктонных глобигерин, глоботрункан, бентосных орбитоидид, нуммулитид и многие другие организмы. Для второй группы характерны бентосные аномалиниды, булимиды и другие. Третья группа включает преимущественно прикреплённые формы, среди которых наиболее характерны астроризиды, ризамминиды, хиперамминиды и другие морфологически сравнительно примитивно устроенные фораминиферы.

Одно из катастрофических вымираний организмов на границе мела и палеогена коснулось, как известно, наиболее специализированных форм, находящихся в большей степени на третьей стадии развития (угасание). Это, преимущественно, глоботрунканы, аммониты, белемни-

ты, динозавры и другие. По скорости эволюции они относятся к первой группе. Большинство организмов второй и третьей групп, находящихся на стадиях появления или расцвета, прошли этот рубеж без заметных изменений. Для примера можно привести изученные агглютинированные с кварцево-кремнистой стенкой гаплофрагмииды, которые продолжали без заметных изменений своё развитие, сохранив в палеогене все основные родовые таксоны и таксоны более высокого ранга. Однако на видовом уровне это были уже несколько отличающиеся формы.

Анализ филогении гаплофрагмоидид подтверждает мнение о том, что новые таксоны не возникают случайно. Отбор более устойчивых форм популяции нового вида, существующего наряду с устаревшими видами более примитивных родов, пополняет и обновляет генетический фонд семейства в целом. Появившиеся в нём новые таксоны, в частности, роды и виды, приобретают некоторые устойчивые признаки в борьбе за выживание в изменившихся условиях внешней среды. Здесь следует иметь в виду стадию развития всего таксона в целом (появление, расцвет, угасание), а также скорость его эволюции. Известно, что быстро эволюционирующие таксоны фораминифер на уровне отрядов (*Globotruncanida*, *Nummulitida* и другие) являются, к тому же, высокоспециализированными формами. На стадии угасания, исчерпав свой жизненный потенциал, они вымирают, попадая в другие условия обитания. Наиболее резко, почти глобально, изменяется внешняя среда для организмов, обусловленная завершением фаз или эпох тектогенеза. Именно с этими причинами связан один из факторов, ускоряющих эволюцию организмов — массовые вымирания. Освободившиеся экологические ниши были заняты вновь возникшими или изменёнными таксонами (Подобина, Ксенева, Татьяна, 2005).

У этих организмов, выживших в условиях неблагоприятной среды обитания, значительные радиации приводят к возникновению признаков, обеспечивающих им приспособление к новым условиям существования. С этими событиями связаны периоды ароморфоза, которые, благодаря повышению интенсивности метаболизма и активности организма к среде обитания, дают им преимущество в новых условиях существования. Ароморфоз обеспечивает появление прогрессивных морфологических признаков, с которыми связано образование новых родов и более высоких таксонов. Далее в длительный период идиоадаптации (приспособления к

новым условиям среды) между двумя ароморфозами в основном происходит постепенное приспособление возникших таксонов, преимущественно родов, к новым условиям внешней среды, выразившееся зачастую в приобретении морфологических признаков, обеспечивающих стабилизацию родов на основании появления новых видовых таксонов.

Нами выяснено, что в период идиоадаптации скорость эволюции организмов также обусловлена попаданием, в основном, планктонных, нектонных и, в меньшей мере, бентосных форм в зоны разломов с повышенной радиацией, тепла и другими катализаторами, что привело к усилению мутагенеза и появлению путём естественного отбора, по Ч. Дарвину, новых форм (Подобина, Татьяна, 1997).

Рассматривая учение Ч. Дарвина о происхождении видов в результате естественного отбора, можно отметить, что в его работе основным является положение о некотором расхождении признаков по типу дивергенции. При изучении фораминифер по этому направлению (дивергенция) можно привести пример образования географических подвидов, а в дальнейшем и самостоятельных видов, которые образовались от общих предковых форм. Подобные виды в разных географических провинциях, имеющие черты морфологического сходства, являются так называемыми видами-викариантами, или сходными видами (Подобина, 2000).

На палеонтологическом материале подтверждается эволюционная концепция, основанная на принципе градуализма Ж. Ламарка, так как она рассматривает в качестве движущих сил эволюции внутреннее стремление организмов к совершенствованию, способность организмов к целесообразным наследственным реакциям на изменение внешних условий обитания. Это — так называемый принцип наследования благоприобретенных признаков.

У простейших, в частности фораминифер, изменение внешней морфологии, по-видимому, происходило одновременно с усложнением деятельности органоидов внутри клетки. Эволюция внутриклеточной системы, её сходные усложнения наблюдаются даже у неродственных таксонов фораминифер в связи с приспособлением к одинаковым условиям обитания.

В целом, в филогенезе отдельных представителей семейства *Narphragmoididae* можно отметить стремление создать более компакт-

ную, расширенную, инволютную раковину, имеющую утолщённую гладкую стенку одномерно-зернистого строения. В развитии этого семейства мы проследили ряд от развернутых родов *Trochaminoides* к полуэволютным *Labrospira* и далее к более свернутым инволютным *Narphragmoides* и утолщённым, почти гладкостенным *Cribrostomoides*. Таким образом, наблюдается стремление к созданию компактной раковины с базальным, менее ломким устьем и отсортированными, более прижатыми друг к другу зёрнами агглютината в составе стенки, что также делает раковину более прочной при её перекачивании по субстрату.

Секция
ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Устные доклады

THE EVOLUTION OF THE «MORAL SENSE»
AS A SCIENTIFIC CONCEPT

Johnson E. M.

*University of British Columbia
Vancouver, Canada: emjohnson@alumni.ubc.ca*

Much overlooked in Darwin's theory of natural selection is his argument for the origin of social instincts that gave rise to shared common feelings between animals in a group. For Darwin, the «moral sense» had its foundations in the pleasure an animal felt from their social community and their identification with the internal state of others. From this followed the emergent instinct to «perform various services for them,» a trait that was promoted through natural selection when groups with a high level of reciprocation «would flourish best and rear the greatest number of offspring.» This concept subsequently formed the basis for Peter Kropotkin's theory of mutual aid, first in a series of articles in *The Nineteenth Century* beginning in 1890 and culminating in his posthumous work *Ethics: Origin and Development* in 1924.

Both Darwin and Kropotkin emphasized that adopting the perspective of another was a natural evolutionary strategy and formed the basis for the modern conceptions of social duty and justice. What Darwin and Kropotkin referred to as «sympathy» would be more specifically defined in the early twentieth century by the German philosopher Robert Vischer along with psychologist Wilhelm Wundt as *Einfühlung* and, subsequently, by Wundt's British student Edward Titchener as «empathy.» However, the work on this question by early twentieth-century philosophers and psychologists was stymied by a lack of precision and an emphasis on Freudian interpretations that resisted empirical verification.

The first empirical advances on the question of empathy were provided in the 1920s-30s by Robert Yerkes in the United States and Nadia Ladygina-Kohts in the Soviet Union through their observational studies of chimpan-

zees and bonobos. But it was only in the post-World War II era that experimental psychologists such as Robert E. Miller, Jules Masserman, and Stanley Wechkin systematically investigated perspective-taking in captive primates to provide the theoretical distinctions and empirical foundations for this area of research. In a series of papers published between 1959 and 1964, the evolutionary basis for empathy posited by Darwin and Kropotkin was given empirical support when monkeys were found to recognize the facial expression of distress in others and acted to reduce their pain, even at a cost to themselves. During the same period in which the humanities and social sciences were turning away from Darwinian interpretations of human behavior, it was those who returned to Darwin that the «moral sense» was revived as a serious academic subject.

ЭВОЛЮЦИЯ ПЕСНИ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ
ПРЕДПОСЫЛКИ ПЕНИЯ
САМОК ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Бёме И. Р., Горецкая М. Я.

*Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: irbeme@mail.ru*

Происхождение песни связывают с половым поведением самцов и изначально песне приписывалась функция привлечения самки (Дарвин, 1953). Есть гипотеза, согласно которой эволюция песни шла по направлению от самцового позыва к сложной территориальной песне, через стадии вовлечения в структуру песни различных позывов и постепенной замены их в репертуаре на другие сигналы (Симкин, 1982).

Обладая сложной структурой, песня выполняет разные, иногда противоречивые функции (Ильичев, 1972). Основными функциями песни считают:

1. обеспечение встречи половых партнёров, привлечение самки и, возможно, консолидация пары (Мальчевский, 1965; Thorpe, 1961; Catchpole, Slater, 2008; Cooney, Cockburn, 1995 и др.),
2. оповещение о занятости территории (Thorpe, 1961) и поддержание структуры поселения (Krebs, 1976; Catchpole, Slater, 2008).

Информационная роль песни состоит в том, что она сигнализирует получателям о мотивационном состоянии, статусе, индивидуальности, популяционной и видовой принадлежности поющей особи (Catchpole, Slater, 2008). Индивидуальное и популяционное распознавание особей по голосу играет большую роль в различных социальных взаимодействиях, связанных с территориальным и брачным поведением птиц. Оно может влиять на выбор брачного партнера, осуществляемый самками (Baker, 1983), а также на уровень агрессии, проявляемой самцами при территориальных конфликтах (Catchpole, Slater, 2008). Основой для индивидуального и популяционного вокального распознавания особей является индивидуальная и географическая изменчивость песни.

Однако большинство работ по изучению функций песни проводились в Европе, где у большинства видов поют только самцы, и поэтому все гипотезы о роли песни высказаны применительно к ним. Хотя даже в умеренном поясе, по последним данным, пение самок не является такой уж редкостью. Есть виды, у которых самки регулярно поют и виды, у которых в тех или иных случаях отмечено их пение.

В тропических широтах пение самок распространено гораздо шире (Kroodsma et al. 1996; Morton 1996; Langmore 1998; Slater & Mann 2004) и может быть, скорее нормой, чем исключением из правил (Morton 1996).

Для некоторых неворобьиных и кричащих воробьиных птиц хорошо известен феномен дуэтного пения, в котором принимают участие и самец, и самка. Возможно, что изначально и у певчих воробьиных пение тоже было характерно для обоих полов. Продукция песни требует большого количества энергии, поэтому при распространении видов на север пение самок вторично было утрачено, хотя структуры головного мозга, отвечающие за пение в онтогенезе, развиваются у обоих полов. Необходимость защиты от холода отодвигает на второй план в более холодных регионах все остальные адаптации. При заселении умеренных областей с резкой сменой сезонов птицы утрачивают яркую окраску, связанную с наличием липохромовых пигментов. Эти пигменты откладываются в бороздках второго порядка, что снижает теплоизолирующие свойства пера. В этих районах самки окрашены тусклее самцов и не имеют демонстративной песни.

ЭВОЛЮЦИЯ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ У НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Голованов В. К.

Институт биологии внутренних вод РАН

Борок (Ярославская обл.), Россия: vkgolovan@mail.ru

Анализ взаимоотношений эволюции животных и системы их адаптаций несомненно важен, поскольку 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 (Lewontin, 1978).

Терморегуляционное поведение (ТП) или термоизбирание как форма температурной адаптации, характерно для животных практически всех типов и классов — от беспозвоночных до позвоночных (круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие). Существенный интерес представляет вопрос о том, каким образом это поведение проявляется у низших позвоночных, обитающих как в водной среде, так и на суше.

ТП, в отличие от других форм температурных адаптаций, представляет собой самопроизвольный выбор температуры в условиях, когда предоставлен или существует температурный градиент среды той или иной амплитуды. Начальные температуры, которые животные избирают в течение минут или часов при попадании в гетеротермальные условия, называют избираемой температурой (ИТ). В течение определённого времени (от нескольких суток до 1–2 недель) происходит выбор стабильной зоны — окончательно избираемой температуры (ОИТ). При этом наблюдается постепенная акклимация особей к тем меняющимся условиям температуры, которые выбраны в условиях термоградиента. Наиболее чётко эти два показателя терморегуляционного поведения проявляются в экспериментальных лабораторных термоградиентных условиях. В естественной среде, когда градиенты температуры периодически возникают или исчезают, наблюдать и фиксировать такие реакции весьма затруднительно.

При рассмотрении всех известных форм к настоящему времени температурных адаптаций — акклимации, поведенческой терморегуляции, адаптации к сублетальным температурам (у границ жизнедеятельности), анабиоза, зимней и летней «спячки» — можно отметить следующее. В температурном диапазоне жизнедеятельности — от нижних до верхних летальных температур — акклимация, по-видимому, является основной базовой формой и обеспечивает существование животных как в оптимальной, так и в пессимальных (нижней и верхней) зонах обитания. Терморегуляционное поведение, включающее в себя элементы акклимации, обеспечивает выбор, прежде всего, оптимальных эколого-физиологических условий для жизнеобитания каждого животного. Характерно, что зона эколого-физиологического оптимума (ЭФО) практически совпадает с зоной окончательно избираемой температуры, которую представители различных видов рыб избирают в условиях температурного градиента (Brett, 1971; Jobling, 1981; Golovanov, 2006, 2013).

В процессе эволюционного развития у низших позвоночных происходили разнообразные адаптации, отмеченные на всех уровнях организации — от молекулярного до популяционного. Одновременно происходят изменения генетических, биохимических, морфо-физиологических, экологических и этологических показателей организма. При этом такая поведенческая реакция как термоизбирание, очевидно, есть наиболее быстрый и энергетически выгодный способ избежать неблагоприятных условий среды, в то время как биохимическая адаптация, например, часто является крайним средством, к которому организм прибегает в случае невозможности использовать поведенческие или физиологические механизмы (Хочачка, Сомеро, 1988; Ночачка, Сомеро, 2002). Таким образом, этолого-экологическое приспособление (то есть терморегуляционное поведение) обеспечивает достаточно быстрое по времени избегание не только стрессовых, но и выбор оптимальных средовых факторов, в нашем случае — температуры.

Известно определение эколого-физиологического оптимума жизнедеятельности как зоны, где жизненные процессы животного скоординированы наиболее эффективным образом, а также наблюдается максимальные параметры роста и эффективного питания. Тем не менее, следует отметить, что значения экологического и эволюционного оптимумов да-

леко не всегда совпадают (Познанин, 1982). ОИТ рыб, например, по всей очевидности, отражает температуру возможного происхождения вида. Так, высокие ОИТ (~28–31°C) у рыб, обитающих в водоёмах бореальной зоны России, отмечены у сазана (карпа), серебряного и обыкновенного карасей и головешки-ротана, что связано, возможно, с районом происхождения этих видов из юго-восточной Азии.

Круглоротые и рыбы как начальное звено эволюции низших позвоночных, при изучении терморегуляционного поведения животных, представляют особый интерес. В первую очередь потому, что здесь, в отличие от многих беспозвоночных, средой обитания является вода. Понятно, что способы терморегуляционного поведения у рыб, земноводных и рептилий, а, впоследствии также у птиц и млекопитающих, которые обитают в водных, наземных или воздушных условиях, существенно различаются. При этом для пойкилотермных животных, не способных поддерживать постоянную температуру тела, термоизбирание представляется более важным в сравнении с гомойотермами. Не исключено, что именно таким образом, в процессе самопроизвольного выбора температуры в градиенте среды, пойкилотермы проявляют способность делать то, что является обычным явлением для гомойотермов — поддерживать искусственно определённый уровень температуры своего тела для более эффективного роста и питания.

Исключительное видовое разнообразие рыб предоставляет уникальную возможность оценить сходство и различие элементов терморегуляционного поведения как формы адаптации в процессе эволюции и приспособления к окружающей среде на примере разных видов, как близких, так и далёких по систематическому положению. Именно на примере рыб впервые было 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 ОИТ, соответствующую области их ЭФО (Reutter, Herdendorf, 1974; Crawshaw, 1975; Reynolds, Casterlin, 1979; Голованов, 1984, 2013). Наконец, под влиянием различных факторов (сезон года, время суток, возраст животного, наличие или отсутствие пищи, стадия зрелости, инфекции, другие факторы среды) происходит смещение так называемого температурного оптимума в ту или иную сторону. Не менее

любопытен и тот факт, что обнаружены внутривидовые особенности термоизбирания у теплолюбивых карповых видов рыб — леща и плотвы.

Видовые, внутривидовые, возрастные, сезонные, суточные, физиологические и поведенческие особенности терморегуляционного поведения рыб показывают, насколько разнообразны адаптационные возможности низших позвоночных по освоению термального разнообразия внешней среды. Реакции в градиенте температуры у земноводных и пресмыкающихся изучены менее подробно, однако и тот фактический материал, которым мы располагаем, свидетельствует о наличии нескольких вариантов терморегуляционного поведения, в ряде случаев сходных с реакциями рыб, но происходящими в иной среде. По всей очевидности, такой широкий спектр данной формы термоадаптации у низших позвоночных свидетельствует о её большой экологической пластичности и эволюционной значимости.

Следует отметить и ещё один факт. На всех ступеньках эволюционного древа круглоротых и рыб — от миног, хрящевых и до костистых рыб терморегуляционное поведение однозначно проявляется. Оно показано для рыб арктических и антарктических, а также для рыб умеренных и тропических широт. Многие виды — и теплолюбивые, и холодолюбивые, и эвритермные, и стенотермные — неизменно в условиях предоставленного температурного градиента показывают реакцию термоизбирания. Судя по всему, терморегуляционное поведение является врождённой формой и может быть отнесено к наиболее общим и древним адаптациям и водных животных в частности, и низших позвоночных в целом.

Актуальны также и данные о возможности переживания инфекции посредством ухода из зоны ЭФО (то есть зоны ОИТ) в более высокие ($\pm 2-5^\circ\text{C}$) или низкие температуры среды, в результате чего процесс болезни замедляется, или животные выздоравливают полностью (Kluger, 1979; Голованов, 2004, 2013). Характерно, что данная реакция известна и для рыб, и для земноводных, и для пресмыкающихся, кроме того в ряду от беспозвоночных до млекопитающих, что свидетельствует о вероятности приобретения такого приспособления в процессе эволюции.

Три факта косвенно свидетельствуют о том, что данная реакция — самопроизвольный выбор оптимальной температуры в градиенте фактора среды — могла способствовать выходу водных животных на

сушу. Первое — широкое распространение терморегуляционного поведения среди рыб, а также земноводных и пресмыкающихся. Эта форма адаптации была «доведена» у различных видов рыб до совершенства, обеспечивая максимум эффективности существования наиболее просто, при помощи поведения. Второе — возможность своеобразно «уйти» от собственной пойкилотермии и чем-то быть похожими на будущих гомойотермных животных, выбирая не те условия, которые существуют в непосредственной близости, а путём поиска — более оптимальные. Несколько другой путь избрали рыбы, температура тела которых существенно превышает температуру окружающей среды с использованием физиологических приспособлений. И третье — существование в термоградиентных условиях, как показывают результаты многих опытов, обеспечивает максимальную эффективность жизнедеятельности, большую, чем в постоянно оптимальных и астатичных условиях среды (Константинов и др., 2005).

В современных условиях жизни на Земле растёт количество биотопов с изменёнными температурными условиями среды, благодаря возрастающему количеству ГРЭС, АЭС и крупных промышленных предприятий. Этот процесс, к сожалению, необратим. Климатические изменения затронули практически все регионы Земли — от Арктики и Антарктики до умеренных широт и тропиков. Наблюдаемое потепление вполне вероятно может смениться периодом похолодания (Кляшторин, Любушин, 2005). Экстремальные периоды с высокой температурой воздуха и воды периодически накладывают свой отпечаток на существование животных в тех или иных привычных ареалах обитания низших позвоночных. Происходят масштабные перемещения и вселения разных видов животных и растений в аборигенные зоны обитания. Эти процессы, по всей видимости, должны сказаться и на том, каким образом низшие позвоночные — рыбы, земноводные и пресмыкающиеся — отреагируют на такие изменения. О том, какими будут их реакции и приспособления, можно будет судить, в том числе, и по их терморегуляционному поведению.

Исследование выполнено при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-719.2012.4 «Экологические аспекты адаптаций и популяционная организация у рыб».

РАЗНООБРАЗИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ПРОГРАММ ОБЕСПЕЧИВАЕТ УСТОЙЧИВОСТЬ КОЛОНИИ У ОЗЁРНЫХ ЧАЕК: РЕЗУЛЬТАТЫ «ПРИРОДНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА»

Друзьяка А. В.

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Новосибирск, Россия: decartez@gmail.com*

Формирование плотных гнездовых поселений у чайковых является результатом сложения двух противоположных мотиваций: стремление устроить гнездо в непосредственной близости от особей своего вида и стремление удерживать соседей на определённом расстоянии от своего гнезда. Тенденция к агрегации гнёзд обуславливает постоянный визуальный и акустический контакт птиц внутри колонии, что обеспечивает коллективную защиту гнёзд и взаимное стимулирование размножения. Территориальное поведение упорядочивает конкуренцию птиц за ресурсы (гнездовой материал, укрытия для выводков) и ограничивает негативные последствия переуплотнения, такие как инфантицид, клептопаразитизм, распространение зоонозов.

Колонии формируются ежегодно заново в течение длительного времени, сопоставимого со временем инкубации кладки отдельной парой. Птицы, заселившиеся позже других, несут издержки, связанные с поздним гнездованием. Это включает недостаток укрытий для устройства гнезда или иных ресурсов, распределённых по территории колонии, необходимость собственному выводку контактировать с более старшими птенцами соседей, повышенный пресс пернатых хищников к концу гнездового сезона и одновременное ослабление совместной защиты гнёзд вследствие покидания колонии парами, завершившими размножение. Неудивительно, что наиболее поздно загнездившиеся пары практически всегда теряют потомство. У колониальных видов этот эффект заметен уже при относительно небольших различиях в сроках гнездования в 5–10 дней. Заведомо проигрышное позднее гнездование обычно объясняют физиологической незрелостью самок или неуспехом пары в конкуренции за гнездовую территорию. Имеются свидетельства как в пользу первого, так и второго

объяснений. Это — обратная корреляция возраста самок со сроками размножения (позднее гнездование молодых особей), и переселения внутри колонии из центра, где территориальная конкуренция интенсивнее, на окраины. В то же время детальные исследования возрастных изменений репродуктивного потенциала речных крачек показали, что лишь самки, размножающиеся впервые, отличаются заметно меньшей продуктивностью. Такие самки составляют небольшую часть популяции, соответственно, нельзя только их вкладом объяснять общее снижение репродуктивного выхода к концу сезона. Конкуренция за гнездовую территорию, напротив, охватывает практически всё население колонии и заметно дифференцирует птиц по времени начала размножения. Могут ли быть преимущества у растянутого во времени формирования колонии? Для ответа на этот вопрос нужно найти свидетельства выигрышности всей совокупности индивидуальных поведенческих сценариев вселения в колонию. Изменчивость абиотических условий гнездования влияет на поведение птиц и позволяет сравнивать разные варианты формирования колоний как результаты своеобразного природного эксперимента.

В докладе представлены результаты подобного природного эксперимента, условия для которого возникли на юге Западной Сибири в конце апреля 2008 г. вследствие необычного похолодания. Мы сравнили параметры колоний, поведение и репродуктивные показатели озёрных чаек в «экспериментальном» 2008 году с нормальными по апрельским температурам 2007 и 2009 гг. Обнаружено, что по сравнению с обычными годами, в 2008 году колонии начали заселяться на 8–10 дней позже, длительность формирования была на 5 дней меньше, а расстояние между ближайшими гнездами было в 2 раза больше. Тестирование территориального поведения инкубирующих птиц дистанционно управляемым чучелом чайки показало, что размеры охраняемой гнездовой территории в 2008 году сохранились, но тревожность птиц, выраженная в покидании кладки во время теста, была в 2 раза выше обычной. Вес насиживающих самок в среднем по колонии был обычным, но характерный тренд гнездования менее упитанных самок к концу сезона в 2008 году отсутствовал. Размеры кладок, яиц и параметры роста новорожденных птенцов в 2008 году были в 1,14, 1,05, и 1,49 раз меньше, соответственно, а высокая гибель кладок, главным образом от хищников, снизила успех выклева в 1,5 раза в сравнении с обычным.

Приведённые результаты показывают, что продолжительное формирование колонии позволяет достичь плотности гнездования, обеспечивающей коллективную защиту от хищников, и, вероятно, комфортный для чашек уровень взаимных контактов. Известно, что у озёрной чайки момент заселения в колонию совпадает с формированием пары, где самка выбирает занявшего гнездовой участок самца. По-видимому, гнездовая территория, позволяющая привлечь самку, существенно больше участка, оптимального для выращивания птенцов, поэтому после формирования пар между гнёздами появляются неохранные участки, что даёт возможность вселяться новым соседям. В этом случае растянутые сроки заселения максимизируют гнездовую плотность колонии при минимуме затрат на конкуренцию.

Таким образом, продолжительное формирование колоний у озёрной чайки становится возможным благодаря видоспецифическим особенностям территориального поведения. Упорядоченное заселение пар, обусловленное их различным успехом в конкуренции за территорию, позволяет чайкам извлекать максимальную выгоду от совместного гнездования, изменение же этого порядка влечёт снижение репродуктивного успеха для всех участников. Можно сказать, что в основе существования колонии птиц лежит разнообразие индивидуальных поведенческих программ её участников.

ЭВОЛЮЦИЯ АКУСТИЧЕСКИХ СИСТЕМ СВЯЗИ НАСЕКОМЫХ

Жантiev Р. Д., Корсуновская О. С.

*Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: zhantiev@mail.ru*

Многие насекомые издадут акустические сигналы, которые используются для защиты от хищников и внутривидовой коммуникации. Комплексное изучение звуковой и вибрационной коммуникации позволяет провести сравнение отдельных компонентов акустических систем связи и проследить пути их развития. Результаты сравнительного анализа

свидетельствуют о том, что эти системы возникают независимо и неоднократно в разных отрядах насекомых. Для успешного функционирования таких систем, от которого зависит как сохранение жизни отдельных особей, так и существование вида в целом, необходим слуховой анализатор, позволяющий воспринимать биологически значимые сигналы, и элементы нервной системы (нейронные сети), осуществляющие опознание этих сигналов и выработку ответной поведенческой реакции насекомого. В результате взаимоотношений хищник — жертва формируются, по-видимому, наиболее простые акустические системы. Большинство насекомых при нападении на них или такой угрозе способно издавать сигналы протеста, замедляющие или прерывающие атаку хищника. Эти звуки продуцируются при движении любых подвижных частей тела с помощью всех известных механизмов (фрикционного, ударного, тимбального и др.). Как правило, такие сигналы обладают значительной вариабельностью временных параметров и шумовым спектром. Издающие их насекомые могут не иметь специализированных слуховых органов, но воспринимают сопутствующие вибрации с помощью соответствующих механорецепторов. Другой вариант акустической системы наблюдается у насекомых (например, у чешуекрылых), на которых с помощью эхолокации охотятся ночные хищники. В простейшем случае бабочке для совершения маневра необходимо лишь выделить из шумов ультразвук, издаваемый летучей мышью, при этом достаточно бывает одного-двух слуховых рецепторов. При усложнении такого взаимодействия с хищником некоторые чешуекрылые издадут звуки, имитирующие эхолокационные сигналы летучей мыши и таким образом дезориентирующие её в пространстве.

Использование акустических сигналов в брачном поведении сопровождалось прогрессивным развитием как звуковых органов, так и всех звеньев слуховой и(или) виброслуховых систем. Очевидно, эти сигналы первоначально использовались при непосредственном контакте с половым партнёром и представляли собой низкоамплитудные звуки и(или) вибрации, а затем стали средством дистанционной связи. Ритмические процессы, лежащие в основе ходьбы и полёта, задают ритм центров, управляющих звуковыми и вибрационными аппаратами. Исследование физических характеристик звуковых сигналов насекомых показало, что видоспецифической временной структурой обладают почти ис-

ключительно призывные звуки. Этологические опыты на прямокрылых, веснянках, ручейниках, сетчатокрылых и цикадовых подтвердили ведущую роль временных параметров при опознании конспецифических акустических сигналов. Простейшим типом звукового сигнала является трель, представляющая собой непрерывную ритмическую последовательность однотипных элементов, формирующую паттерн с одним ритмическим уровнем. Сигнал такого типа может продуцироваться при работе лишь одного осциллятора (пейсмейкера). Анализ осциллограмм звуков насекомых позволяет предположить, что усложнение временной организации акустического сигнала происходит в результате усложнения генератора ритма за счёт включения в его состав дополнительных осцилляторов с другими временными параметрами. Например, на ритм полёта может наложиться ритм дыхания и т. п. Следовательно, иерархия ритмических уровней в сигналах отражает иерархию осцилляторов. Эволюцию временного паттерна акустического сигнала можно представить себе следующим образом. Исходным типом, по-видимому, является непрерывный полифункциональный сигнал: трель. Появление генераторов ритма звукового центра, включающих несколько взаимосвязанных осцилляторов, приводит к возникновению звуков со сложной временной структурой, отдельные компоненты которой несут разную функциональную нагрузку. Прогрессивная эволюция звукового центра, приводящая к усложнению временного паттерна сигнала, очевидно, происходит в результате совместной эволюции симпатрических видов.

Для объяснения нейронных механизмов распознавания конспецифических сигналов (КС) были предложены 2 основные гипотезы: фильтрационная и резонансная. В соответствии с первой из них слуховая система включает несколько фильтров, которые выделяют определённые признаки КС и передают информацию в высшие ассоциативные центры, где существуют нейроны, запускающие поведенческие реакции только в том случае, если к ним поступает ключевое сочетание стимулов от нескольких фильтров. Согласно второй гипотезе, акустическая информация после предварительной фильтрации в слуховой системе сопоставляется с неким эталоном, который, скорее всего, представляет собой ритмический процесс, протекающий в ЦНС. Опознание осуществляется при фазовой подстройке эндогенного эталонного ритма к экзогенному ритму воспри-

нимаемого сигнала (виды с ритмическими сигналами), либо при совпадении длительностей эталонного разряда и ответной импульсации, отражающей длительность КС (виды с аperiodическими сигналами). Анализ результатов наших этологических и электрофизиологических экспериментов дал основания считать правильной вторую гипотезу.

Таким образом, эволюция системы распознавания акустических сигналов у насекомых может быть представлена следующим образом. Для опознания биологически значимого сигнала в примитивных акустических системах связи — при межвидовой коммуникации хищника и жертвы достаточно простого детектирования сигнала по одному или немногим признакам (в частности, по частотным характеристикам). Избирательность такой распознающей системы довольно низка. Подобный механизм может также использоваться при различении внутривидовых сигналов (например, у листовых кузнечиков). Однако опознание видоспецифических звуков в многовидовом сообществе требует согласованной работы нейронных систем, обеспечивающих фазовую подстройку к воспринимаемому сигналу на фоне как внешних помех (шумов абиотического происхождения и сигналов других видов), так и внутренних помех — многочисленных ритмических процессов, протекающих в организме насекомого (дыхания, локомоции и др.).

ФИЛОПАТРИЯ У ПТИЦ — R-СТРАТЕГОВ: ЧТО ДОЛЖНО ПРОИЗОЙТИ ДЛЯ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ?

Фефелов И. В.

Иркутский государственный университет

Иркутск, Россия: u000438@ic.isu.ru

Условия Восточной Сибири и соседних регионов Центральной Азии характеризуются значительными ландшафтно-климатическими изменениями в плейстоцене-голоцене, при том, что лимитирующими факторами являлись атмосферное увлажнение и температура. Поэтому эволюция местных животных, включая птиц, шла в направлении адаптаций к названным условиям. Тем не менее, здесь обитали и обитают популяции,

для которых характерны выраженные черты консерватизма в биологии и поведенческих стереотипах. Несмотря на способность к дальним перелётам, многие виды птиц сохраняют верность местам гнездования, а по демографическим характеристикам также могут быть отнесены к R-стратегам. Интересен вопрос, в каких направлениях происходила эволюция их восточносибирских популяций и что могло её лимитировать?

Достаточно типичными R-стратегами являются монгольская чайка *Larus (vegae) mongolicus* и большой баклан *Phalacrocorax carbo*. Для первого вида показана значительная натальная и ещё более высокая гнездовая филопатрия (Пыжьянов, 1997). Предполагается она и у второго вида (Bauer, Glutz v. Blotzheim, 1987).

Монгольская чайка проявляет генетические связи с близкими формами, населяющими северо-восток Азии (Helbig e.a., 2008, Sternkopf e.a., 2010). Однако становление этой формы в Центральной Азии явно пришлось на плейстоцен. Сейчас имеет место расширение ареала; по данным кольцевания, в расселении по Иркутской области участвовали молодые особи, родившиеся на озере Байкал (Пыжьянов 2008). В середине XX века байкальские популяции монгольской чайки и баклана пережили депрессию. Однако первый вид здесь не исчезал, вероятно, за счёт большей экологической и трофической пластичности.

Большой баклан подвида *Ph. c. sinensis* в целом процветает в Евразии (Ericson, Carrasquilla, 1997). Тем не менее, в 1970-х годах на Байкале он полностью вымер, а с 2006 г. осуществил быструю обратную экспансию (за 5 лет — от нескольких десятков до нескольких тысяч гнездящихся птиц), вероятно, в связи с необычно затянувшимся маловодным периодом в Монголии (Бережных и др., 2012). Хотя перед возвращением вида возросла частота залётов бакланов на Байкал, это были нерегулярные визиты одиночек или малых групп, и натальная дисперсия, так же как и у белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* (см. ниже), не может определять восстановление популяции. Популяционный ранг байкальской гнездовой группировки монгольской чайки подтверждён мечением, для баклана аналогичный статус и высокая гнездовая филопатрия предполагаются на основании описанной динамики численности. Однако величина кладки у баклана вдвое выше, чем у чайки, выше, видимо, и смертность молодняка, что сближает вид с k-стратегами. Оба используют два типа мест гнездова-

ния: стабильные (скалы) и нестабильные (низменные берега), т. е. это не стенотопы.

Межгодовые изменения размещения в Центральной Азии характерны для белокрылой крачки, которая по длительности жизни и репродуктивным характеристикам близка к названным видам. Однако численность её на Байкале по годам колеблется от десятков тысяч до сотен особей (Мельников, 1984; Тупицын, 1997), размещение также очень изменчиво. В перемещениях, несомненно, участвуют и взрослые особи. Успешность размножения здесь в некоторые периоды очень низка, даже несмотря на адаптации к изменчивым условиям обитания. Натальная филопатрия не могла бы обеспечить столь значительные перепады численности в соседние годы. Последнее относится и к азиатскому бекасовидному веретеннику *Limnodromus semipalmatus*, которому тоже присущи значительные пространственные перемещения как в популяционном плане, так и в пределах жизни одной особи. Итак, их региональные группировки поддерживаются динамичной пространственной структурой взрослой части популяции и компенсаторными механизмами размножения (компенсационные кладки после гибели первых кладок и др.; Мельников, 1984, 2008). При этом данные виды стенотопны, их спектры питания, однако, нельзя назвать узкими.

В Центральной Азии, где лимитирующий фактор — атмосферное увлажнение, у R-стратегов среди водных птиц сформировалась стратегия существования, основанная на пространственной динамичности и возможности экспансии. Последняя происходит как за счёт взрослых особей (большой баклан и, вероятно, другие виды), так и путём натальной дисперсии с последующим гнездованием (монгольская чайка). Дисперсия молодых птиц, безусловно, более характерна. Именно гигантские размеры евразийской аридной зоны дают данным видам «внешнюю возможность» перемещения за счёт гетерохронности увлажнения в разных регионах Центральной Азии.

Сходство жизненной стратегии с монгольской чайкой, видимо, проявляет и вид, мало связанный с водными экосистемами и не колониальный, — орел-могильник *Aquila heliaca*. Ему присущи тот же порядок продолжительности жизни, та же плодовитость (2–3 яйца и 1–2 слётка на гнездо), высокая филопатрия взрослых и широкий разлёт молодых. Есть

сходство и в пище: у обоих видов это малое число основных кормов и ряд замещающих кормов. Лимитирующим фактором для могильника, видимо, выступает сочетание кормовых условий с топическими гнездовыми. Данные особенности биологии сложились в условиях центральноазиатской лесостепи — относительно стабильном типе местообитаний, занимающем значительные территории. Здесь при изменении условий обитания дальняя натальная дисперсия была достаточной для сохранения популяции. В этой связи интересен вопрос, может ли этот вид менять свои поведенческие стереотипы в случае разрушения местного ландшафта или экологических связей внутри него? Есть предположения, что и у территориально-консервативных видов не только неполовозрелые, но и взрослые особи могут предпринимать дальние изменения места гнездования (Попов, 2008). Однако подтверждений этой точки зрения для орлов пока нет, в первую очередь, из-за методических сложностей их прослеживания.

По-видимому, узкий диапазон поведенческих реакций в аспекте пространственного консерватизма не может обеспечить выживание популяции в изменчивых условиях, и он должен компенсироваться шириной других биологических реакций. Мы предполагаем, что длительное существование популяций птиц, которые были бы стенобионтами и одновременно классическими R-стратегами во всех сторонах своей биологии, в условиях Восточной Сибири вряд ли возможно, а для водных птиц вряд ли возможно и в Центральной Азии. Данные условия обитания требуют либо пространственной, либо биотопической, либо трофической гибкости.

Итак, особый интерес вызывают два вопроса:

1) в каких случаях эволюция поведенческих стереотипов вида могла благоприятствовать строгой натальной филопатрии вкупе с гнездовой филопатрией и одновременно со стенотопностью и стенофагией, и возможно ли это вообще в условиях рассматриваемого региона;

2) возможно ли у видов, проявляющих строгую гнездовую филопатрию, изменение данного стереотипа на более подвижный образ жизни, и какого характера и силы должны быть факторы, способные привести к данному изменению.

УЧЁТ ФИЗИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК СОБСТВЕННОГО ТЕЛА ПРИ РЕГУЛЯЦИИ ПОВЕДЕНИЯ У ЧЛЕНИСТОНОГИХ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ: СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АНАЛИЗ

Хватов И. А., Харитонов А. Н., Соколов А. Ю.

Московский гуманитарный университет
Москва, Россия: ittkrot@mail.ru

В серии экспериментальных исследований изучались особенности соотношения беспозвоночными границ собственного тела с объектами внешнего пространства при регуляции собственного поведения — способности «принимать себя в расчёт» (по В. В. Столину). Данное направление сравнительных исследований перспективно для понимания филогенетических основ сложных когнитивных способностей, обнаруженных как у позвоночных, так и у беспозвоночных.

В качестве модельных объектов исследований использовались членистоногие различных таксономических групп: тараканы *Periplaneta americana* и *Nauphoeta cinerea*, сверчки *Gryllus assimilis*, сколопендры *Scolopendra gigantea*, пауки *Grammostola rosea*, скорпионы *Heterometrus longimanus* и *Pandinus imperator*, мокрицы *Armadillidium vulgare*.

Основным методом сбора эмпирических данных являлся эксперимент, в ходе которого изучалось поведение животных в экспериментальных установках (лабиринтах и проблемных клетках), где перед ними ставилась задача проникнуть в отверстия различных размеров. На начальном этапе эксперимента животное помещалось в экспериментальную установку с целью формирования у него привыкания к данным условиям и осуществлению в них своей жизнедеятельности — в первую очередь кормления. Далее границы тела животного увеличивались с помощью крепления на него различных объектов таким образом, что эти объекты препятствовали осуществлению животным различных операций — например, проникновению в отверстия в перегородках, отделяющих один отсек лабиринта или проблемной клетки от другого. На других этапах эксперимента наоборот изменялись физические параметры среды (например, размеры отверстий в лабиринтах и проблемных клетках) при неизменно-

сти границ тела животного. Анализу подвергался способ проникновения и количество попыток проникновения в различные отверстия.

Также привлекались данные наблюдения за поведением животного как в ходе эксперимента, так и вне него — при осуществлении любых других поведенческих актов, в ходе которых животное осуществляет различные локомоторные и манипулятивные операции, включая чистку поверхности собственного тела.

Информация, полученная в ходе экспериментов и наблюдений за указанными представителями членистоногих, подвергалась сравнительному анализу: сравнивалось как поведение животных указанных групп между собой, так и их поведение с поведением других представителей беспозвоночных и позвоночных.

Анализ полученных результатов показал, что у вышеуказанных видов членистоногих отсутствует восприятие собственного тела в качестве постоянной самостоятельной когнитивной структуры, она складывается ситуативно в качестве элемента целостного отражения ситуации, в которой оказывается животное, и не существует обособленно от отражения внешних объектов. Кроме того, если целостный образ ситуации у этих животных является перцептивным (т. е. представляет собой системную интеграцию информации, поступающей от различных анализаторов), то отражение собственного тела остаётся сенсорным, т.е. строится на основе сигналов отдельной модальности, поступающих из определённой части тела. Так, например, сверчки *Gryllus assimilis* принимают решение о том совершать или не совершать попытку проникновения в то или иное отверстие на основании того, проникают или нет в это отверстие их антенны, независимо от того, может ли туда проникнуть их тело целиком — при этом игнорируются кинестетические сигналы, поступающие от других частей тела в процессе совершения попытки проникновения.

Также в ходе экспериментов было установлено, что членистоногие способны формировать навык нового способа решения экспериментальной задачи в случае увеличения их тела — например, проходить лабиринт новым путём. Аналогичное научение формировалось у них в случае изменения окружающих условий при неизменности характеристик тела. В случае вторичного уменьшения тела экспериментальных животных до естественных размеров членистоногие продолжали действовать в со-

ответствии со сформированным навыком до тех пор, пока их поведение не сталкивалось с новыми препятствиями (например, из-за повторного изменения схемы экспериментальной установки). Способность к экстраполяции приобретённых навыков из одной ситуации в другую у экспериментальных животных не была выявлена.

Полученные данные дают основание заключить, что у членистоногих не происходит обобщения сенсорных сигналов в перцептивный образ собственного тела, существующий независимо от восприятия условий внешней среды. Это согласуется с общим представлением об уровне развития когнитивных процессов у членистоногих. Эволюция их психики и поведения шла по пути совершенствования инстинктивной регуляции, не требующей формирования сложных когнитивных структур, что является качественно специфичным направлением (в сравнении с позвоночными) как эволюции психики в целом, так и эволюции восприятия собственного тела в частности. Кроме того, восприятие собственного тела членистоногими также отличается от восприятия собственного тела моллюсками, о чём свидетельствуют исследования, проводившиеся авторами на улитках *Achatina fulica*, и многочисленные работы, проводившиеся на осьминогах.

Авторы полагают, что сделанные выводы могут быть экстраполированы на другие виды членистоногих, систематически близкие вышеуказанным видам.

РОЛЬ СТАБИЛЬНЫХ И ИЗМЕНЧИВЫХ ПАРАМЕТРОВ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ НАСЕКОМЫХ В КОНСПЕЦИФИЧЕСКОЙ КОММУНИКАЦИИ

Шестаков Л. С., Веденина В. Ю.

*Институт проблем передачи информации
Москва, Россия: zicrona@yandex.ru*

Акустическая коммуникация является одним из основных прекопуляционных изолирующих барьеров у многих близкородственных видов насекомых. К видам, которые издают передающиеся по воздуху и

слышимые человеческим ухом звуковые сигналы, относят, в первую очередь, прямокрылых и цикад. Однако подавляющее большинство видов насекомых использует для коммуникации неслышимые для человеческого уха колебания, распространяющиеся в твёрдом субстрате. К таким видам, в частности, относят веснянок, мелких цикадовых, полужесткокрылых, сетчатокрылых, жуков, двукрылых и других. В пределах одного вида часто используются разные типы сигналов. Считается, что наибольшей конспецифичностью обладает призывный сигнал, издаваемый одиночным самцом для привлечения самки на расстоянии. Этот сигнал должен обладать высокой помехоустойчивостью, то есть содержать набор признаков, которые надёжно детектируются на фоне шума и сигналов других симпатрических видов (напр., Жангиев, 1981; Drosopoulos, Claridge, 2006; Тишечкин, 2013). Например, известно, что симпатрические виды саранчовых делят между собой так называемые «акустические ниши»: призывный сигнал каждого вида характеризуется комплексом акустических параметров, диапазоны варибельности которого не перекрываются у одновременно поющих видов (Бухвалова, Жангиев, 1993; Tishechkin, Bukhvalova, 2009).

Однако перед особями одного пола (чаще всего самками) стоит задача не только распознать конспецифическую особь другого пола (чаще всего самца), но и оценить её индивидуальные характеристики, или «качество» (Andersson, 1994). Относительная стабильность и малая внутривидовая изменчивость призывных сигналов даёт самкам мало возможностей для выбора «лучшего» самца. Иная ситуация складывается, когда самец оказывается непосредственно рядом с самкой и начинает издавать сигнал ухаживания. И действительно, немногочисленные исследования сигналов ухаживания насекомых (Веденина, 2005; Веденина, Шестаков, 2013; Тишечкин, 2013) показывают, что этот тип сигнала значительно более изменчив, чем призывный сигнал. Варибельный сигнал даёт большую возможность самкам для выбора и самцам для соревнования, особенно при определённых стратегиях полового поведения, например, при «токах» (Kirckpatrick, Ryan, 1991). Результатом соревнований могут быть различия в репродуктивном успехе, если сигналы некоторых самцов окажутся более привлекательными для большинства самок, чем сигналы других самцов. Согласно одной из теорий полового отбора, теории «хороших генов» (Hamilton, Zuk, 1982; Zahavi, 1987), определённый признак может

оказаться более привлекательным, потому что он является индикатором высококачественного самца, несущего хорошие гены. Например, сигнал, в котором один из элементов увеличен по длительности или интенсивности по сравнению с нормой, более привлекателен для самок. Одно из возможных объяснений этого феномена заключается в том, что такой сигнал требует больших энергетических затрат от самца, а потому свидетельствует о его высоком качестве (Stumpner, Helversen, 1994; Gerhardt, Huber, 2002; Vedenina, Helversen, 2003).

Цель нашей работы — исследовать и сравнить степень изменчивости сигналов ухаживания в нескольких группах насекомых, а именно, у видов, использующих акустические сигналы слышимого диапазона частот (сверчки и саранчовые), и у видов, использующих вибрационную коммуникацию (полужесткокрылые). В отличие от сверчков, у саранчовых и клопов, в силу особенностей поведения и экологии, сигнал ухаживания иногда играет роль призывного или конкурентного сигнала, что может накладывать определённые ограничения на пределы изменчивости сигналов. Мы предположили, что в этих случаях одни параметры ухаживания, использующиеся для конспецифического распознавания, будут более стабильны, тогда как другие, использующиеся для оценки индивидуальных качеств, будут более изменчивыми.

Нами была изучена изменчивость сигналов ухаживания у четырёх видов сверчков из рода *Gryllus* (*G. bimaculatus*, *G. assimilis*, *G. rubens* и *G. firmus*). Сигнал ухаживания этих видов представляет собой чередование двух элементов: высокоамплитудных щелчков, в которых доминируют более высокие гармоники, и низкоамплитудных пульсов, в которых доминируют низкие частоты. Самым стабильным параметром в сигналах всех изученных видов оказалась длительность щелчков (коэффициент вариации, CV, варьировал в пределах 12—18 %). Однако для большинства измеренных параметров, как частотных, так и амплитудно-временных, изменчивость оказалась очень высокой (CV=20—93 %).

Степень изменчивости амплитудно-временных параметров сигналов ухаживания исследовали у семи видов саранчовых подсемейства Gomphocerinae (*Myrmeleotettix maculatus*, *M. antennatus*, *Stenobothrus lineatus*, *S. nigromaculatus*, *S. fischeri*, *Gomphocerippus rufus* и *Chorthippus biguttulus*). Несмотря на то, что сигналы перечисленных видов очень раз-

личаются по числу элементов и степени сложности временной структуры, наиболее стабильными параметрами у всех этих видов оказались период повторения серий и пульсов в серии ($CV=1-13\%$). Напротив, такие параметры как число серий во фразе, длительность и период повторения фразы или длительность и число разных элементов обладали высокой изменчивостью ($CV=20-92\%$).

Сигналы изученных представителей полужесткокрылых (*Palomena prasina*, *P. viridissima*, *Carpocoris pudicus*, *C. purpuriepennis* и *C. fuscispinus*) представляют собой относительно простые последовательности серий пульсов. Наиболее стабильными параметрами сигналов этих видов оказались длительность и период повторения пульсов ($CV=8-14\%$). Длительность и период повторения серий оказались наиболее изменчивыми параметрами ($45-58\%$).

Таким образом, наиболее стабильными признаками в сигналах изученных видов из разных групп оказались те параметры, которые соответствуют самым низким уровням ритмической организации. Напротив, параметры, соответствующие более высоким ритмическим уровням, обладают более высокой изменчивостью. Возможно, эта закономерность имеет физиологическое объяснение и определяется высокой надёжностью простейших генераторов ритма (Веденина, Шестаков, 2013). Тем не менее, мы предполагаем, что те параметры, которые соответствуют высоким ритмическим уровням, скорее будут дивергировать под действием полового отбора, чем те, которые описывают самый низкий ритмический уровень.

Следует отметить, что в целом уровень изменчивости сигналов ухаживания сверчков оказался выше, чем уровень изменчивости сигналов саранчовых и клопов. Это можно объяснить тем, что сигналы ухаживания сверчков издаются исключительно в процессе ухаживания, после того, как рецептивная самка пришла на призывный сигнал самца своего вида. Поэтому мы считаем, что сигнал ухаживания сверчков эволюционирует в значительной степени под действием полового отбора. Напротив, в условиях высокой плотности популяции, которая нередко встречается у саранчовых, особи противоположного пола могут случайно оказаться рядом друг с другом (Kriegbaum, 1989; Kriegbaum, Helversen, 1992). Когда самец оказывается рядом с самкой, он ощупывает её антеннами и в случае, если особь оказывается конспецифической, начинает ухаживать, не изда-

вая призывного сигнала. Таким образом, сигнал ухаживания саранчовых оказывается полифункциональным, так как самка должна, во-первых, опознать конспецифического самца и, во-вторых, оценить его качество в процессе ухаживания. Сигналы клопов из рода *Carpocoris* также, по-видимому, являются полифункциональными, так как издаются самцами при конкурентных взаимодействиях с другими самцами и во время ухаживания за самками. Правда, при внутривидовой конкуренции самцов за самку можно ожидать столь же высокий уровень изменчивости сигналов, как и в процессе ухаживания (Andersson, 1994). Возможно, относительно невысокий уровень варибельности сигналов, который мы получили для полужесткокрылых, объясняется относительной простотой их амплитудно-временной структуры.

Работа поддержана грантом РФФИ 12-04-31876мол_а.

Стендовые сообщения

РАЗЛИЧИЯ В ПОВЕДЕНИИ И СРОКАХ ПОСЛЕГНЕЗДОВЫХ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ У МОЛОДЫХ ЛУГОВЫХ (*Saxicola rubetra*) И ЧЕРНОГОЛОВЫХ (*S. torquata*) ЧЕКАНОВ, ПРОИСХОДЯЩИХ ИЗ ВЫВОДКОВ ПЕРВЫХ И ПОВТОРНЫХ (ВТОРЫХ) КЛАДОК

Банник М. В.

Харьковский национальный университет

Харьков, Украина: mbanik@mail.ru

Известно, что у мелких воробьиных птиц умеренного пояса Северного полушария наблюдается зависимость дальности ювенильной и natalной дисперсии молодых особей, их выживаемости и, в результате, участия в формировании местного населения (recruitment rate) от даты появления на свет (Adriaensen, 1987; Morton, 1992; Naef-Daenzer et al., 2001; Sim et al., 2013). Значительно реже подчёркивается существование различий (например, в сроках начала миграции) между когортами особей, происходящих из выводков первых и вторых (последних) или первых и повторных кладок (Bojarinova et al., 2002). В популяционной экологии воробьиных птиц значимость таких отличий, к сожалению, часто недооценивается. Изучение сравнительной экологии и поведения двух родственных видов воробьиных птиц, лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов, показывает, что уровень различий между поведением особей, происходящих из выводков первых и повторных (вторых) кладок, может быть весьма существенным.

Экологию этих видов изучали в 1993—2008 гг. на постоянном участке площадью 350 га в пойме реки Муром в Харьковской области (северо-восточная Украина). Луговой чекан — дальний мигрант, рано, до середины сентября, покидающий область гнездования. Он относится к моноциклическим видам, способным к повторному размножению в случае потери кладки. Черноголовый чекан — ближний мигрант, зимующий в Средиземноморье, рано прилетающий на места гнездования и покидаю-

щий их сравнительно поздно, в конце октября. У черноголового чекана в норме наблюдаются две кладки в сезоне.

Поведение птиц исследовали, наблюдая за индивидуально маркированными особями. Особое внимание уделяли изучению послегнездовой жизни взрослых и молодых птиц. Всего за указанный период было помечено цветными пластиковыми кольцами 403 луговых чекана (50 взрослых и 353 молодые птицы) и 190 черноголовых чеканов (24 взрослых и 166 молодых птиц). Кольцевание молодых птиц проводили по достижении ими возраста 8–10 суток, до выхода из гнезда. Взрослых птиц отлавливали и метили у гнёзд. До момента распадаения внутрисемейных связей прослежена судьба 50 выводков лугового и 24 выводков черноголового чеканов.

Пространственное и социальное поведение молодых чеканов, происходящих из первых и вторых (повторных) кладок, существенно различается. Отличия проявляются в длительности сохранения семейных групп, в особенностях образования послегнездовых скоплений и продолжительности пребывания молодых птиц в районе рождения.

У черноголовых чеканов выводки первых кладок распадаются значительно раньше (когда молодые птицы достигают возраста 36—39 суток), чем выводки вторых (последних) кладок (43—45 дней). Возраст, в котором ювенильные птицы из вторых кладок всё ещё зависят от родителей, выше (медиана — 38 и 33 суток, соответственно), чем у молодых, происходящих из первых кладок (тест Манна-Уитни; $U = 15,0$; $n_1 = 11$; $n_2 = 7$; $p < 0,05$).

Молодые черноголовые чеканы из первых кладок практически не отмечаются в составе послегнездовых скоплений — групп особей с относительно постоянным составом, существующих в течение недель. В середине июня, когда молодые птицы этой когорты приобретают самостоятельность, пространственная структура популяции остаётся вполне стабильной. Взрослые птицы держатся на своих гнездовых территориях и приступают ко второму циклу размножения. В этот период отмечено лишь явление присоединения отдельных, уже приобретших самостоятельность молодых птиц к выводкам или семейным группам, перемещающимся под присмотром самца по гнездовой территории. Напротив, многие молодые черноголовые чеканы, происходящие из вторых (последних) кладок, участвуют в формировании послегнездовых скоплений. Некоторые из них

остаются в составе таких объединений до возраста 61—84 суток, то есть, до начала осенней миграции.

Молодые черноголовые чеканы, происходящие из вторых (последних) кладок, задерживаются в местах рождения на более длительные сроки, сравнительно с их одногодками из первых кладок (тест Манна-Уитни; $U = 418,0$; $n_1 = 46$; $n_2 = 29$; $p < 0,01$). Молодые луговые чеканы, происходящие из выводков повторных кладок, остаются вблизи родительских территорий дольше, чем ювенильные птицы из выводков первых кладок (тест Манна-Уитни; $U = 65,0$; $n_1 = 14$; $n_2 = 16$; $p = 0,05$).

Различия в поведении молодых птиц, происходящих из первых и вторых (повторных) кладок, могут быть побочным эффектом фотопериодической регуляции послегнездовой миграции расселения и постювенальной линьки, как это подчеркивается в работах Г. А. Носкова и его группы (Носков, Рымкевич, 2005). Однако хотелось бы обратить внимание на роль изменения социальных взаимодействий между особями в популяции в происхождении или поддержании таких различий. Нарушение связи взрослых птиц с гнездовой территорией, различная роль родителей в вождении выводков, происходящих из первых и вторых кладок (у черноголового чекана), и растущая значимость послегнездовых объединений особей для молодых и взрослых птиц в конце лета и осенью могут вносить существенный вклад в формирование описываемых различий в поведении ювенильных птиц.

Принадлежность к выводку первой или второй (повторной) кладки служит серьёзным источником изменчивости поведения молодых птиц и определяет их дальнейшую судьбу. Вероятно, различна и эволюционная роль молодых особей, принадлежащих к разным возрастным когортам, особенно у тех короткоживущих видов, для которых характерна частичная миграция (Adriansen, 1987). В частности, внешние факторы (например, климатические), избирательно воздействующие на выживаемость гнездовых птенцов или молодых особей разных возрастных когорт, могут влиять на процессы расселения вида (Баник, 2006). Описанные различия — это своеобразный резерв изменчивости, который необходим короткоживущим видам воробьиных птиц для выживания в меняющихся условиях среды обитания.

ЭВОЛЮЦИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ РЕПЕРТУАРА У ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Горецкая М. Я., Бёме И. Р.

Звенигородская биостанция МГУ
Москва, Россия: mariagoretskaia1@mail.ru

Среди воробьиных птиц размер репертуара типов песен варьирует в широких пределах. Представители одних видов исполняют единственный, практически неизменный вариант песни, который повторяют многократно (пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix*, зебровая амадина *Taeniopygia guttata* и др.), изменчивость песни других практически беспредельна (птица-лира *Menura superba*, соловей *Luscinia megarhynchos* и др.). Есть виды, репертуар которых настолько велик, что в каждой следующей записи обнаруживаются новые, неизвестные варианты песен (Костина, Панов, 1981; Catchpole, Slater, 2008). Большинство видов оказываются между этими крайними точками и исполняют песни различной изменчивости. Количество типов песен широко варьирует как у видов одного рода, так и у представителей разных родов (Kroodsma, 1982). В пределах рода можно проследить переходы от исполнения одного типа песен, к исполнению нескольких вариантов, комбинированию этих вариантов и практически полному исчезновению типов песен и переходу к комбинированию фраз (Goretskaia M. J., Korbut V.V., 2008). Таким образом, изучение причин изменчивости репертуаров песен птиц является одной из интереснейших проблем биоакустики.

Традиционно причину увеличения репертуара связывают с половым отбором, а именно с предпочтением самкой самцов с максимально разнообразной песней (Catchpole, Slater, 2008). У видов, исполняющих большой репертуар, самки лучше реагируют на последовательность из разнообразных песен, чем на монотонное повторение песни одного типа, в то время как у видов с бедным репертуаром разница в реакциях самок отсутствует (Searcy, Marler, 1984).

Однако Б. Байер и Д. Крудсма (Byers, Kroodsma, 2009), проанализировав результаты 49 исследований (26 видов), посвящённых связи размера репертуара с успешностью привлечения полового партнёра, по-

казали, что в 25 из них искомой связи выявлено не было. Данный анализ позволяет предположить, что в некоторых случаях должны существовать другие причины увеличения репертуара.

В 1999 г. Д. Крудсма высказал предположение о связи размера репертуара с плотностью поселений птиц (Kroodsma, 1999). Согласно его гипотезе, одной из причин, приводящих к увеличению репертуара, является его роль при взаимодействиях самцов.

Ж.-К. Бремон (Bremond, 1966) продемонстрировал, что во время акустического взаимодействия зарянок (*Erithacus rubecula*) изменчивость их песни значительно возрастает. Д. Крудсма с соавторами показали, что виды крапивников, образующие плотные поселения, исполняют более богатый репертуар типов песен, чем виды, живущие менее плотными поселениями (Kroodsma 1999, Kroodsma et al., 2001).

Нами, в рамках одного вида (пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus*), также было отмечено увеличение изменчивости песни в более плотных поселениях, где число взаимодействий между самцами-соседями выше, чем в менее плотных (Goretskaia, 2004; Горецкая, 2013).

Таким образом, у воробьиных птиц эволюция изменчивости репертуаров имела как минимум несколько направлений.

ЭВОЛЮЦИЯ СЛОЖНЫХ ФОРМ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ У ГРЫЗУНОВ: КООПЕРАЦИЯ КАК ОСНОВНОЙ ДВИЖУЩИЙ ФАКТОР

Громов В. С.

Институт проблем экологии и эволюции РАН

Москва, Россия: vsgrmov@mail.ru

Под сложными формами социальной организации у грызунов подразумеваются взаимоотношения, связанные с доминированием (асимметрия социальных связей), дифференциацией в распределении поведенческих ролей и кооперацией в различных сферах деятельности. В основе гипотез, объясняющих эволюцию сложных форм социальной организации (называемую также эволюцией социальности), лежит анализ факто-

ров и механизмов естественного отбора, способствующих образованию группировок (Crook, 1970; Crook et al., 1976). Среди грызунов наиболее социальными считаются виды с семейно-групповой организацией (Громов, 2008, 2013), следовательно, эволюция социальности у грызунов означает переход от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому. Принято считать, что селекция социальной структуры в направлении её усложнения происходит под влиянием таких экологических факторов, как распределение кормовых ресурсов и пресс хищников (Alexander, 1974; Faulkes, Bennett, 2007). В последние годы особое внимание уделяется ещё одному, не экологическому, фактору — кооперации, которая также играет важную роль в эволюции социальности грызунов (Lacey, Sherman, 2007; Громов, 2013).

Формирование семейных групп начинается с укрепления парных связей, но это происходит только при условии подавления взаимной агрессивности полов, столь типичной для одиночных видов с их примитивной социальной организацией. Традиционная социоэкологическая концепция не даёт разумного объяснения повышению толерантности во взаимоотношениях полов, укреплению парных связей и кооперации взрослых особей в воспитании потомства под влиянием одних лишь внешних факторов. Автором разработана концепция, согласно которой семейно-групповому образу жизни у грызунов способствуют любые условия, при которых повышение приспособленности и успешное выживание особей достигается за счёт кооперации при добывании корма, устройстве убежищ, рытье подземных коммуникаций, охране территории и воспитании потомства (Громов, 2013). Условия существования вида могут быть любыми, но такими, что особи-одиночки не способны успешно конкурировать с группировками, в которых для выполнения трудоёмких процессов объединяются усилия многих особей. Такие группировки могут быть только семейными, поскольку для кооперации необходима социальная организация с системой отношений, подавляющих внутривидовую агрессию или, по крайней мере, сводящих к минимуму её негативные проявления.

Сравнительный анализ социального и родительского поведения ряда видов грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры и, соответственно, разными градами социальности подтверждает, что переход от одиночного образа жизни (тип I) к семей-

но-групповому (тип IV) сопряжён со снижением частоты агрессивных контактов между разнополыми партнёрами (в соответствии со сменой репродуктивных стратегий — от промискуитета к моногамии), укреплением парных связей и проявлением активной заботы о потомстве у самцов (Громов, 2008, 2013). Прямая родительская забота в форме тактильных контактов с детёнышами (скучивание с ними и груминг) крайне важна на ранних стадиях их развития, так как оказывает существенное влияние на формирование функциональных связей в центральной нервной системе. Высокий уровень тактильной стимуляции детёнышей обеспечивает нейрофизиологическое «программирование» их поведения и способствует повышению уровня родительской заботы по достижении ими половой зрелости, а также укреплению парных связей; напротив, недостаток тактильной стимуляции отрицательно сказывается на формировании родительского поведения и отношениях между партнёрами (Громов, 2009). Привязанность к партнёру и забота о потомстве взаимосвязаны и контролируются социальными и физиологическими факторами, независимыми от среды обитания. Участие взрослых самцов в воспитании потомства обеспечивает формирование у молодых особей того же пола стереотипа поведения «заботливого партнёра и отца» (Громов, 2013). Тактильную стимуляцию следует рассматривать в качестве одного из проксимальных механизмов эволюции социальности у грызунов, закладывающих основу для кооперации.

Внутривидовая изменчивость родительского поведения и, соответственно, уровня кооперации столь широка, что у многих видов грызунов можно обнаружить разные варианты социальной организации, формирование которых зависит от условий постнатального онтогенеза и индивидуального опыта особей. Другими словами, у любого вида имеется в той или иной степени выраженная потенция к эволюционной трансформации социальной структуры, причём в обоих направлениях — от простого (примитивного) варианта к сложному, и наоборот. Если условия обитания слабо социального вида меняются таким образом, что наиболее конкурентоспособными оказываются не особи-одиночки, а семейные пары, то их изначально малая доля в популяциях будет увеличиваться под действием естественного отбора. Постепенно будет возрастать и вклад самцов в воспитание потомства (кооперация), а социальная струк-

тура элементарных группировок в итоге приобретёт черты семейно-групповой организации. Обратный процесс может идти путём уменьшения доли семейных групп в популяции и увеличения числа особей, живущих обособленно.

Таким образом, внешние (экологические) факторы приводят к изменению социального поведения и социальной организации вида не напрямую, а опосредованно через проксимальные (этологические и физиологические) механизмы, способствующие кооперации особей (прежде всего, семейных пар) в различных сферах деятельности. Природа экологических факторов, благоприятствующих включению проксимальных механизмов эволюции социальности, остаётся пока неясной. Однако именно проксимальные механизмы обеспечивают возможность объединения особей в семейные пары и закладывают основу для последующего усложнения социальной организации и перехода к семейно-групповому образу жизни вида в целом.

СЕЗОННЫЙ ОТВЕТ САМОК НА ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ САМЦОВ-КОНСПЕЦИФИКОВ В ДВУХ ФИЛОГРУППАХ ХОМЯЧКА КЭМПБЕЛЛА (*Phodopus campbelli*)

**Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Найденко С. В.,
Кузнецова Е. В.**

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: marriyashka@yandex.ru*

Для большинства видов млекопитающих (в том числе, для грызунов) обонятельный анализатор является определяющим в организации сложных форм поведения, от которых в конечном итоге зависит выживание организма в природе (Шилов, 1977; 2002). Исключительно важное значение запаховые сигналы представляют для ночных грызунов, ведущих одиночный образ жизни, так как позволяют этим животным избегать нежелательных контактов друг с другом, при том, что необходимая информация через оставленные запаховые метки к особям всё равно по-

ступает. Подобные взаимоотношения через обонятельные сигналы характерны для многих представителей п/сем. Cricetinae (Громов, 2008), в том числе для хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*, Thomas 1905) — одного из трёх видов рода *Phodopus*.

Большой интерес представляет изучение химических сигналов в сравнительно-филогенетическом аспекте. Эта проблема слабо исследована на млекопитающих, хотя сформулирована более 20 лет назад (Новиков, 1988). Хомячки рода *Phodopus* служат удобным объектом для экспериментальных исследований данного вопроса. В компактном и наиболее древнем роде подсемейства Cricetinae (Neumann et al., 2006), каковым является род мохноногих хомячков, можно оценить результат эволюционных преобразований химических сигналов у двух филогрупп хомячка Кэмпбелла: «Восточной» и «Западной», время разделения которых оценивается примерно в 450–550 тыс. лет (Феоктистова, 2008; Мещерский, Феоктистова, 2009). За этот период между группами накопились существенные морфологические, физиологические (Мещерский, 1992; Соколов и др., 1993) и поведенческие (Феоктистова, 2008; Феоктистова и др., 2012) отличия, в том числе и в сезонной биологии. Следовательно, весьма актуальным представляется исследование роли обонятельных сигналов мочи, кала и секрета среднебрюшной железы (СБЖ) в обеспечении процесса размножения и взаимодействия между особями в разные сезоны года у хомячков Кэмпбелла обеих филогрупп.

Известно, что восприятие значимых запаховых сигналов может меняться в течение года в зависимости от гормонального состояния особей-доноров и реципиентов (Zucker et al., 1980; Ferkin et al., 1994; Leonard, Ferkin, 1999), информационной значимости сигнала (Суров, 2006) и других параметров, а характер гормонального ответа на запаховые сигналы может определять особенности взаимоотношений между особями в разные сезоны года. Следовательно, решение вопроса о том, меняется ли и как восприятие одних и тех же экскретов в зависимости от сезона года у самок хомячков Кэмпбелла «Восточной» и «Западной» филогрупп является важным в контексте понимания особенностей хемокоммуникативных взаимоотношений между особями в разные сезоны. Для ответа на поставленный вопрос мы проанализировали колебания уровня половых стероидов (прогестерона, тестостерона, эстрадиола) в ответ на запаховые

сигналы самцов-конспецификов у самок двух филогрупп хомячка Кэмпбелла в разные сезоны года. Дополнительно нами была поставлена задача определения изменения уровня кортизола в плазме крови тестируемых животных в ответ на экспозицию разных экскретов, так как повышение уровня этого гормона может свидетельствовать о стрессирующей роли исследуемых экскретов. В течение всего срока исследований животных содержали в условиях естественного светового и температурного режимов в помещении, защищённом от дождя и снега, за месяц до начала эксперимента самок рассаживали поодиночке.

Анализ гормональных ответов самок хомячка Кэмпбелла «Восточной» филогруппы свидетельствует о том, что они демонстрируют достоверный подъём уровня прогестерона ($P < 0.05$) только в зимний и летний периоды и только в ответ на запах секрета СБЖ самцов. Самки «Западной» филогруппы реагировали повышением прогестерона на запах секрета СБЖ самцов также в зимний период, а осенью демонстрировали аналогичную реакцию на мочу. Концентрация тестостерона у самок хомячка Кэмпбелла «Восточной» филогруппы достоверно повышалась ($P < 0.05$) только летом и только при предъявлении секрета СБЖ, а у самок «Западной» — в этот же период при предъявлении обоих экскретов. Достоверных колебаний концентраций эстрадиола и кортизола у самок ни в один из сезонов года зафиксировано не было.

Таким образом, у самок хомячка Кэмпбелла «Западной» филогруппы сигналы, вызывающие повышение уровня прогестерона и тестостерона, присутствуют как в моче, так и в секрете СБЖ самцов круглогодично, за исключением весны. У самок хомячка Кэмпбелла «Восточной» филогруппы аналогичные сигналы обнаруживаются только в секрете СБЖ и только зимой и летом. Можно отметить, что в целом экскреты самцов становятся наиболее значимыми для самок обеих филогрупп в зимний и летний периоды — подготовки к размножению и наиболее активного размножения (Феоктистова, 2008). С чем это может быть связано? Вероятно, сигналы самцов важны самкам в переходные периоды: зимой, когда начинается увеличение длины светового дня, и самкам необходимо «запустить» работу половой системы и летом, когда на фоне начинающегося укорочения светового дня животным нужно продлить процессы, связанные с размножением. Таким образом, поведенческая и гормональ-

ная реакция самок хомячка Кэмпбелла в сочетании с повышением уровня тестостерона у самцов уже в зимние месяцы (Феоктистова, 2008) позволяет данным видам приступать к размножению в возможно ранние сроки, что подтверждают наблюдения в природе (Воронцов, 1982).

На основании вышеизложенного можно предполагать, что между двумя филогруппами хомячка Кэмпбелла уже сформировались некоторые отличия, как в сезонной привлекательности, так и в аттрактивности отдельных экскретов, определяющие различную роль запахов самцов для самок в разные сезоны и, соответственно, обуславливающие внутривидовые взаимоотношения в исследуемых группах. Обнаруженные различия дополняют список уже описанных ранее отличий в морфологии, физиологии и поведении указанных филогрупп (Феоктистова, 2008). Это свидетельствует о медленном формировании филогенетических различий в предпочтениях и характере ответа на запаховые сигналы между исследуемыми группами, что постепенно, возможно, приведёт к репродуктивной изоляции и формированию отдельных видов, внутри пока единого вида хомячка Кэмпбелла.

СТРАТЕГИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ И ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПОВЕДЕНИЯ СПАСАЕТ МЕДЛЕННО РАСТУЩИХ И ГОЛОДАЮЩИХ ПТЕНЦОВ ОЗЁРНОЙ ЧАЙКИ

Минина М. А.

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Новосибирск, Россия: maff14@yandex.ru*

У озёрных чаек рост и выживание птенцов зависят, прежде всего, от количества получаемой пищи, основным источником которой служит корм, приносимый родителями до самого подъёма на крыло (30—35 дней) и некоторое время после. Однако некоторые птенцы уже в возрасте 1–2 недель отличаются более самостоятельным поведением, чем их сверстники, собирая мелких беспозвоночных в окрестностях своего гнезда или воруя еду у соседних выводков.

Воровство еды у соседей провоцируется голоданием птенцов и сопряжено с опасностью. У крупных видов чаек основной причиной смертности голодающих птенцов являются нападения соседей в ответ на попытки клептопаразитизма со стороны птенцов (Hunt, 1972). У *Larus delawarensis* выводки, которым недостаточно еды, принесённой родителями, являются наиболее частыми объектами атак соседей. Такие птенцы наиболее предрасположены к краже еды и неосторожны при приближении к чужим родителям (Fetterolf, 1983). Нехватка еды увеличивается по мере взросления, и вместе с тем растёт активность перемещений птенцов. Частота нападений на птенцов увеличивается с их возрастом: 90 % атак со стороны взрослых чаек приходится на птенцов старше 10 дней (Fetterolf, 1983).

Таким образом, в плотных колониях чайковых птиц, исследовательская активность птенцов, направленная на поиск дополнительных источников пропитания и выражающаяся в частых перемещениях за границы охраняемой гнездовой территории, связана с риском, однако, голодающие птенцы идут на такой риск, с возрастом всё чаще.

Ранее, на линиях больших синиц, отобранных по поведению, было показано, что пищевая депривация в раннем возрасте ведёт к изменению генетически обусловленной «медленной» стратегии исследовательского поведения птиц в направлении «быстрой» стратегии (Carere et al., 2005). Относительная приспособленность двух поведенческих фенотипов синиц — «медленного» и «быстрого» меняется из года в год, в зависимости от доступности продовольствия таким образом, что в голодные годы повышается приспособленность «быстрого» фенотипа (Dingemanse et al., 2004). Переход синиц от «медленной» стратегии к «быстрой» при недостатке пищи может являться механизмом адаптации к быстро меняющимся условиям среды.

Мы проверили гипотезу о существовании подобного механизма в популяции озёрной чайки. По нашим наблюдениям, некоторые птенцы озёрной чайки с самого рождения испытывают дефицит получаемой еды. К возрасту, когда нехватка корма становится катастрофической, у таких птенцов проявляется предрасположенность к исследовательскому поведению на психофизиологическом уровне: снижается неофобия, увеличивается исследовательская активность в незнакомой обстановке. Мы

предположили, что, подрастая, такие птенцы начинают включать в свой рацион еду, добытую самостоятельно, тем самым снижая внутривыводковую конкуренцию и повышая приспособленность выводка в целом. И наоборот, те птенцы, которым достаточно пищи, принесённой родителями, с возрастом не приобретают опыта самостоятельного поиска пищи, но, вместо этого, оттачивают свои навыки получения еды от родителей, доводя количество съеданной в процессе кормления пищи до максимально возможного.

Для проверки предположения о наличии таких альтернативных стратегий мы пронаблюдали за развитием поведения 27 птенцов в 9 полных выводках озёрной чайки в их естественной среде обитания в возрасте от 7 до 15 дней. В возрасте 15 дней с теми же птенцами проводили тест «открытое поле». С рождения и до 15 дня отслеживали рост птенцов по размеру головы и длине цевки. Тех птенцов, которые первыми подбегали к родителю и собирали остатки корма, принесённого родителями на гнездо по окончании кормления, отмечали как максимально использующих родителей в качестве источника пищи. Для оценки активности птенца, направленной на самостоятельную добычу корма, регистрировали количество его перемещений с гнезда и за его пределами, посещений гнёзд соседей, факты клептопаразитизма и склёвывания беспозвоночных с растительности. В тесте «открытое поле» оценивали латентный период начала перемещения по арене и пройденное расстояние. По длительности латентного периода судили о выраженности реакции страха перед новой средой, а по количеству переходов из клетки в клетку оценивали уровень исследовательской активности птенца.

Установлено, что птенцы, питающиеся только кормом, принесённым родителями, не посещавшие чужих гнёзд в возрасте 7–15 суток, первыми подбегающие к родителю при кормлении и подбирающие все остатки корма с гнезда по его завершении, с рождения росли быстрее, чем птенцы, использующие дополнительные стратегии питания. Птенцы, активнее перемещавшиеся вокруг своих гнёзд, посещавшие соседей и добывавшие корм самостоятельно, раньше начинали обследовать установку «Открытое поле» и больше передвигались по ней за время теста.

Анализ внутривыводковой изменчивости показал отсутствие различий между сибсами по всем приведённым показателям.

Можно заключить, что среди птенцов озёрной чайки уже в раннем возрасте проявляются альтернативные стратегии: выделяются те, у которых высокая подвижность и частые посещения соседних гнёзд связаны с высоким уровнем исследовательской активности и низким страхом перед новой средой. Судя по замедленному росту, родители хуже снабжают их кормом. Мы полагаем, что для таких птенцов риск погибнуть от голодания превышает издержки от возможных территориальных стычек с соседями, способствует раннему развитию навыков исследования новой среды, и в конечном итоге, выбору оптимальной стратегии выживания.

К ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВАНИЯ СЕРОЙ МУХОЛОВКИ (*Muscicapa striata*) В АНТРОПОГЕННОМ ЛАНДШАФТЕ (ХАРЬКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ, УКРАИНА)

Чаплыгина А. Б., Савинская Н. О.

*Харьковский национальный педагогический университет
Харьков, Украина: iturdus@ukr.net*

Серая мухоловка описана в монографических сводках (Благо-склонов, 1954; Птушенко, Иноземцев, 1968; Головань, 1983; Пекло, 1987; Никифоров и др., 1989; Зиновьев, 1991; Егорова и др., 2007) и диссертационных работах (Пекло, 1981; Иванов, 2005). Серая мухоловка гнездится по всей территории Украины, кроме равнинной части Крыма (Фесенко, Бокотей, 2002). Тяготеет к антропогенному ландшафту (Надточий, Зиоменко, 1989; Надточий и др., 1994; Турчин, 2000; Тищенко, Алексеева, 2003).

Основной целью нашей работы является изучение путей адаптации серой мухоловки к антропогенному ландшафту в репродуктивный период в условиях рекреационной зоны НПП «Гомольшанские леса».

Исследования проводились в 1991—2012 годах на территории кленово-липовой нагорной дубравы национального природного парка «Гомольшанские леса». Этот лесной массив расположен на правом коренном берегу реки Северский Донец в Змиевском районе Харьковской области (Украина).

По своей природе серая мухоловка — полудуплогнездник. Гнёзда расположены в различных местах, но обязательным условием для построения гнезда является наличие горизонтальной поверхности и вертикальной стенки. Покрытие сверху, а также северная экспозиция защищают гнездо от лишней инсоляции.

В естественных условиях гнездятся преимущественно на деревьях (Климов и др., 1998), большинство гнёзд находили на липе, в полудуплах дуба, на высоте от 2 до 8 м (Харькова, Беме, 2005).

По нашим данным 21,78 (N=101) гнёзд были размещены на субстрате природного происхождения: 9,90 % из них в полудуплах — выгнившие взломы деревьев и сучьев, полуразрушенных дуплах дятлов; 4,95 % — вблизи сломанных ветвей; 2,97 % — в развилках деревьев 3,96 % — за отслаивающейся корой деревьев.

Пути приспособления птиц к антропогенному ландшафту сложны, что связано с разносторонней и глубокой адаптивной перестройкой их биологии. Одним из важнейших направлений этих адаптаций является изменение стереотипа гнездования. Мухоловка серая имеет высокую эколо-этологическую пластичность в выборе мест для гнездования, поселяется в постройках человека (Благосклонов, 1954; Владышевский, 1975; Надточий, Зиоменко, 1989).

В районе нашего исследования серые мухоловки строят гнёзда под карнизами домов, за подоконниками, на выступах балок, в нишах стен, над электрическими щитками, уличными светильниками. Все найденные нами гнёзда размещались, как правило, открыто, но хорошо замаскированы под общий «интерьер» места гнездования. Высота гнёзд над землей колеблется от 0,5 до 4,0 м, что в среднем составляет 2,7 +0,9 м. На сооружениях антропогенного происхождения птицы гнездятся достоверно выше в среднем — 3,5 +0,15 м (1,6–4,0 м), в отличие от природных мест — 1,8 +0,35 м. (0,5–2,7); $p < 0,01$.

Особый интерес вызывают гнездования серых мухоловок в искусственных цементно-опилочных гнёздах, которые имеют форму гнезда ласточки сельской. Последние 35 лет такие искусственные гнездовья являются основным местом размножения мелких воробьиных птиц, в частности, и серой мухоловки (34,65 %, N=101). Искусственные гнёзда имеют хорошую термоизоляцию, длительный срок эксплуатации, экономят

время и энергоресурсы птиц при строительстве гнезда. 14,85 % (N=101) гнёзд мухоловки устроили на домах под навесом крыши на карнизе, или вблизи металлической опоры электрических изоляторов (H=3,5 м), или на металлическом выступе в открытом душе (H=1,8 м).

В 2008 и 2009 гг. нами были найдены необычные гнёзда серой мухоловки, построенные в электрическом уличном фонаре. В 2010—2011 гг. — в банке из-под кофе, которая закрывала вытяжку в студенческой столовой на территории учебно-спортивного лагеря «Гайдары». Все птенцы в этих гнёздах успешно вылупились и покинули гнёзда.

Известны случаи гнездования серой мухоловки в старых гнёздах других птиц: сельской ласточки (*Hirundo rustica*) (Надточий, Зиоменко 1989), щегла (*Carduelis carduelis*), садовой горлицы (*Streptopelia decaocto*) (Горбань, 1982). Нами были отмечены три случая гнездования серой мухоловки: в старом гнезде деревенской ласточки (1995, 2011—2012 гг.), на веранде дома под потолком в углу (H=2 м) и вблизи входной двери в столовую лагеря «Гайдары» (H=3 м) 05.06.2011г. В этом гнезде была полная кладка из 5 яиц. 27.06.11г. четыре птенца успешно оставили гнездо. Птицы демонстрировали толерантное поведение и продолжали насиживать и выкармливать птенцов в присутствии людей. Дистанция вспугивания птиц составляла 0,3—0,5 м.

В 1995—1996 и 2012 гг. серые мухоловки размещали гнёзда в старых постройках певчего дрозда (*Turdus philomelos*), которые были расположены на карнизах домов на территориях учебно-спортивного лагеря «Гайдары», лагеря детского отдыха «Турбинка» и биостанции ХНУ им. В. Н. Каразина.

Таким образом, в условиях НПП «Гомольшанские леса», образовалась синантропная популяция серой мухоловки, которая в размещении гнёзд предпочитает сооружения антропогенного происхождения. 78,2 % гнёзд серой мухоловки были найдены нами на 9 видах субстрата неестественного характера. Причиной изменения стереотипа гнездования стало наличие мест для размещения гнёзд, что намного экономило время и энергоресурсы птиц на этапе гнездостроительства. Значительный срок эксплуатации искусственных гнездовых и высокий уровень их термоизоляции сдвигает фенологию размножения на более ранние сроки, позволяет отдельным особям популяции гнездиться дважды и тем самым увеличить плодовитость.

В исследуемой синантропной популяции серой мухоловки, отмечено достоверное, прямо пропорционально увеличению высоты размещения гнёзд от 1,8 +0,35 г. (0,5—2,7) на естественных до 3,5 +0,15 м (1,6—4,0 м) на антропогенных субстратах и уменьшения дистанции вспугивания у птиц с 1,5 до 0,3 метров в изменённых территориях. Все приведённые составляющие благоприятного гнездования отражаются в более высокой успешности размножения — 85 %. Хотя значимый показатель успеха гнездования объясняется отсутствием как естественных хищников, так и незначительной элиминацией яиц, что ещё раз подтверждает факт комфортного гнездования в условиях антропогенного пресса.

Таким образом, изменения стереотипа гнездования и этологии поведения у мухоловки серой в последние сорок лет положительно влияет на общую высокую производительность размножения птиц в рекреационной зоне НПП «Гомольшанские леса», что приводит к росту синантропной популяции серой мухоловки.

Секция ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ БИОГЕОГРАФИЯ

Устные доклады

СОВРЕМЕННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИГУАНОМОРФНЫХ ЯЩЕРИЦ (*Iguanidae s.l.*) В СВЕТЕ ПОСЛЕДНИХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ НАХОДОК В АЗИИ

Алифанов В. Р.

Палеонтологический институт РАН
Москва, Россия: valifan@paleo.ru

Iguanidae s.l. (*Iguania*) — крупная группа ящериц, распространённых ныне в Новом Свете, на Мадагаскаре и на островах архипелагов Фиджи и Тонга. В современных работах выделенным внутри этого таксона предварительным надродовым систематическим подразделениям придаётся ранг семейства: *Corytophanidae*, *Crotaphytidae*, *Hopllocercidae*, *Iguanidae*, *Opluridae*, *Phrynosomatidae*, *Polychrotidae*, *Tropiduridae*, *Leiocephalidae*, *Leiosauridae* и *Liolaemidae*. *Arretosauridae* — единственное ископаемое семейство, представители которого являлись обычным элементом в палеогеновых герпетокомплексах Центральной Азии (Алифанов, 2012а). Некоторые из перечисленных семейств сомнительны с точки зрения их самостоятельности или единства состава. Тем не менее, большую часть этих групп можно классифицировать в микроотряде *Iguanomorpha* (*sensu* Алифанов, 2000, 2012б). Исключение составляют южноамериканские *Hopllocercidae*, которые близки к *Priscagamidae* и *Pleurodontagamidae* (*Priscagamia*, *Chamaeleomorpha*) из позднего мела Центральной Азии. Факт родства трёх последних семейств не вписывается в эмпирическое правило разделения в пространстве ареалов рецентных игуаноморф и акродонтных (т. е. *Chamaeleonidae* и *Agamidae s.l.*) ящериц.

С точки зрения современного распространения игуаноморф неожиданным стало их открытие в позднем мелу Монголии (*Desertiguana gobiensis*, *Igua minuta*, *Polrussia mongoliensis*, *Saichangurvel davidsoni*,

Temujinia ellisoni, *Zapsosaurus sceliphros*: Borsuk-Białynicka, Alifanov, 1991; Gao, Norell, 2000; Conrad, Norell, 2007; Алифанов, 2013) и Китая (*Anchaurosaurus gilmorei*, *Xihaina aquilonia*: Gao, Hou, 1995). Установлено, что перечисленные виды принадлежат нескольким группам. Однако попытки выяснить их родственные связи с обитающими ныне группами не дали однозначного результата, что характерно для практики изучения донеогеновых игуаний в целом.

Среди меловых игуаноморф Центральной Азии особенное положение занимают *Temujinia ellisoni* и *Saichangurvel davidsoni* (возможно, является младшим синонимом предыдущего вида), что можно обосновать с помощью строения заднелобных костей. У названных форм они не редуцированы, как у всех современных групп, а обладают медиоокципитальным и раздвоенным латеральным отростком для сочленения с заглазничной костью. Отмеченные особенности позволяют включить *T. ellisoni* и *S. davidsoni* в особое семейство – *Temudjiniidae* Alifanov, 2012. Возможность его происхождения на территории меловой Азии в текущий момент не имеет альтернативы. Данные о темуджинидах фиксируют утрату значения гипотезы о гондванском происхождении игуаноморф.

По строению височных дуг другие названные выше позднемеловые формы из Монголии и Китая можно отнести к игуаноморфам современного типа. Для реконструкции их конкретных родственных связей перспективно рассмотрение строения отростков окципитального края зубных костей и лабиального отростка венечных костей. Эти же признаки можно использовать и для построения классификации игуаноморф современного типа. Их, в частности, допустимо представить в виде надсемейств *Iguanoidea* (*Iguanidae* s.str., *Corytophanidae*, *Leiocephalidae*, *Leiosauridae*, *Liolaemidae*, *Polychrotidae*, *Tropiduridae*) и *Phrynosomatoidea* (*Phrynosomatidae*, *Arretosauridae*, *Crotaphytidae*, *Opluridae*). Разделение игуаноморф современного типа на две группы семейств обусловлено фактом сходных морфологических преобразований по указанным выше нижнечелюстным структурам в рамках связанных с ними морфотипов, один из которых характеризуется бесшовным смыканием краёв зубных костей медиальнее меккелева канала (*Iguanoidea*), а второй — таким же, но неполным или шовным смыканием (*Phrynosomatoidea*).

В применении к позднемеловым игуаноморфам Азии нижнечелюстные структуры позволяют установить: *Iguanoidea* представляют

Polrussia mongoliensis и *Xihaina aquilonia*, сходные с *Corytophanidae* (современная Центральная Америка), а *Phrynosomatoidea* – *Anchaurosaurus gilmorei*, *Desertiguana gobiensis*, *Igua minuta*, *Zapsosaurus sceliphros*, вероятно, родственные друг другу и типовому роду семейства *Phrynosomatidae* – *Phrynosoma* (современная Северная Америка). Палеогеновые *Arretosauridae* сходны с современными североамериканскими песчаными ящерицами (?*Phrynosomatidae*) и *Crotaphytidae*.

Среди азиатских игуаноморф нет данных о группе *Sceloporus* (?*Phrynosomatidae*). По комплексу нижнечелюстных структур её представители, обитающие ныне в Северной Америке, проявляют сходство с мадагаскарскими *Opluridae* и *Parasauromalus olseni* из нижнего и среднего эоцена Вайоминга и Калифорнии, указывающее на возможность фаунистической связи Мадагаскара с северными территориями в далёком прошлом. Такая реконструкция для средней–поздней юры представлена в работах Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиана (1983; 1992; Kalandadze, Rautian, 1997), которые анализировали зоогеографические связи крупных участков суши в течение фанерозоя по распространению нелетающих и неплавающих групп тетрапод (данные по ящерицам они не учитывали).

Реконструкция, о которой идёт речь, представлена в виде изображения палеоконтинента Афромерии (Афромадагаскар, Европа и Северная Америка). Его формирование стало следствием фаунистической изоляции Центральной Азии от Афралавразии. Последнюю, видимо, следует считать территорией первичного расселения предков игуаноморф. При распаде Афралавразии Центральная Азия послужила территорией происхождения темуджинид, а Афромерия — игуаноморф современного типа. Важную роль в общей картине сыграла Северная Америка. Это континент в течение мела стал стартовой площадкой для распространения игуаноморф современного типа в Южной Америке и Центральной Азии.

Семейство *Iguanidae* s.str., распространённое ныне в Северной и Южной Америке, а также на островах архипелагов Фиджи и Тонга, палеонтологически представлено плохо. Однако в свете вышеназванных находок игуаноморф из мела и палеогена, эта группа могла проникнуть на острова архипелагов из Центральной Азии. Теоретически территорией исходного обитания *Iguanidae* s.str. могла быть и Индия, которая, по данным Каландадзе и Раутиана, являлась частью Афромерии и установила непосредственную фаунистическую связь с Азией лишь в раннем эоцене.

СПЕЦИФИКА ФОРМИРОВАНИЯ АВИФАУНЫ НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

Бабенко В. Г.

Московский педагогический государственный университет

Москва, Россия: alekto@aha.ru

К настоящему времени накоплена обширная информация о видовом разнообразии и населении птиц многих регионов России. Однако до сих пор остаются территории, слабо изученные в этом аспекте. К ним до недавнего времени относилось и Нижнее Приамурье.

Орнитологические исследования в Нижнем Приамурье проводились нами с 1977 по 1996 гг. Плотность населения птиц определялась при помощи маршрутных учётов. Общая длина пеших учётных маршрутов составила около 1750 км. Кроме того, нами проводился сбор коллекционного материала (собрано 1392 экз. птиц). Таксономические изыскания велись на базе Зоологического музея МГУ (ЗММГУ), а так же целого ряда других музеев (Бабенко, 2000). В общей сложности было изучено около 7 500 коллекционных экземпляров 220 видов птиц.

Методологическая база настоящего исследования основана на комплексном зоогеографическом подходе для изучения этапов и тенденций в становлении авифауны Нижнего Приамурья. Это позволяет, учитывая данные фаунистики, орнитогеографии, систематики, феногеографии и экологии, выявить поэтапное становление и перспективы развития фауны крупного модельного региона России — Нижнего Приамурья.

Авифауна Нижнего Приамурья гетерогенна по происхождению и образована различными орнитогеографическими элементами. Она имеет тесные генетические связи с фаунами птиц сопредельных территорий. Её коэффициенты фаунистического сходства со Средним Приамурьем, Приморьем и Сахалином оказались весьма высокими: 82—90 %. Это свидетельствует о принципиально сходных путях формирования фаун птиц этих регионов и, следовательно, возможности экстраполяции данных, полученных для Нижнего Приамурья на весь юг Дальнего Востока.

Наиболее значимый вклад в фауну птиц Нижнего Приамурья вносят виды сибирского типа фауны, Арктической области и северной

Пацифики, которые в сумме составляют около 40 % от общего числа гнездящихся птиц. Доля в исследуемой авифауне представителей китайского типа фауны меньше (13 %), и гораздо меньше видов европейского, средиземноморского, тибетского и монгольского типов фауны (суммарно — около 6 %). Выявленный состав и взаимоотношения фаунистических комплексов авифауны Нижнего Приамурья в известной мере отражают основные этапы её формирования и определяют вероятные центры происхождения отдельных элементов (Бабенко, Фадеева, 2010).

Распределение отдельных фаунистических элементов на территории Нижнего Приамурья усложняется ландшафтно-климатическими особенностями, которые обуславливают несколько градиентных трендов расселения северных и южных форм.

Долины крупных рек, в первую очередь Амура, являются своеобразными экологическими руслами, по которым «южные» виды продвигаются на север, и в меньшей степени «северные» виды — на юг (Бабенко, Фадеева, 2010). Сходная картина распределения «северных» и «южных» видов по крупным притокам Амура — Бурее и Селемдже (Кистяковский, Смогоржевский, 1964; Смогожевский, 1966).

Кроме речных долин, своеобразными каналами взаимопроникновения различных типов фауны птиц являются морские побережья, где «северные» виды проникают на юг, а «южные» — на север. Следует упомянуть ещё о двух экологических руслах, по которым в основном только северные формы проникают на юг — это горные ландшафты (тундры и горные заросли кедрового стланика) и заболоченные равнины лесотундрового облика с редкой низкорослой лиственницей, так называемые «мари» (Бабенко, Фадеева, 2010).

Известно, что на Дальнем Востоке восстановление фитоценозов, нарушенных последним оледенением, началось 15—14 тыс. лет назад с юга и постепенно смещалось к северу. Вероятно, границы ареалов части дендрофильных видов птиц в оптимуме голоцена (6—4 тыс. лет назад), когда элементы неморальной древесной флоры проникали к северу до побережий Охотского моря (Голубева, Караулова, 1983; Малаева Е. М., Мурзаева 1987), располагались севернее.

В период максимального похолодания и аридизации климата (около 18 тыс. лет назад) на современной территории Нижнего Приаму-

рья преобладали стелющиеся кустарниковые заросли (главным образом, кедрового стланика), равнинные и высокогорные тундры, перигляциальные и типичные степи, пустыни (Назаренко, 1982). Вероятно, именно в это время границы ареалов тундровых птиц и видов птиц, приверженных кустарниковой растительности, были максимально смещены в южном направлении. Максимальная редукция ареалов этих видов в районе исследования, скорее всего, совпадает с оптимумом голоцена — 6–4 тыс. лет назад, когда и темнохвойные леса, и тем более тундры были отеснены в горы.

СИНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗА СТЕПНЫХ ЗАПОВЕДНЫХ ФИТОЦЕНОСТРУКТУР

Лысенко Г. Н.

*Нежинский государственный университет
Нежин, Украина: lysenko_gena@yahoo.com*

К степям относятся растительные сообщества с доминированием многолетних микротермных ксерофильных дерновинных злаков (Лавренко, 2000). Однако вследствие длительного воздействия режима абсолютной заповедности произошла кардинальная перестройка зональных степных фитоценоструктур, сопровождающаяся существенными изменениями режима функционирования экосистемы в целом, что можно трактовать как филоценогенетические смены.

Именно поэтому нам представляется возможным использовать как методологическую базу теорию филоценогенеза (Камелин, 1994; Жерихин, 2003), под которым понимают процесс приобретения биотической составляющей экосистемы (включая почву как биокосное тело) устойчиво воспроизводящихся отклонений от прежней нормы её организации. Как отмечает В. В. Жерихин (2003), такое понимание филоценогенеза соответствует и общепринятой трактовке термина «эволюция» в эволюционной биологии, и полностью отвечает смысловому содержанию термина «филоценогенез», в своё время предложенного В. Н. Сукачевым (1942).

Согласно с парадигмой самоорганизации (Хакен, 2003) эволюцию систем определяют как векторизованный процесс возникновения новых структур в результате самоорганизации их элементов. Необходимым исходным условием для возникновения эволюционных процессов является наличие старой системы, которая характеризуется открытостью. Эволюция открытых систем, охарактеризована предшественником Г. Хакена И. Р. Пригожиным (Пригожин, Стенгерс, 1986) как «порядок через флуктуации». Ведь именно благодаря случайным отклонениям системы от предыдущего режима функционирования неравновесные системы, которыми являются и экологические системы, в том числе и степные, система теряет предыдущий уровень функционирования и переходит на новый, что проявляется в виде становления нового типа структур, отличающихся от исходных. Таким образом, самоорганизация теперь становится основой любой теории эволюции. В. В. Жерихин (2003) замечает, что самоорганизация сложных систем базируется на самовоспроизводящихся и способных к адаптивной эволюции элементах, которые могут самоструктурироваться уже при очень простых начальных условиях. Однако эти параметры должны оставаться доступными на отрезке времени, соизмеримом со временем, необходимым для самоорганизации системы. В случае быстрых и непредсказуемых изменений начальных условий самоорганизация или невозможна, или протекает крайне медленно.

Какие же природные системы способны к эволюции? Исходя из рассуждений В. В. Жерихина (2003), для систем, способных к эволюционным изменениям, необходимым условием является их способность к самовоспроизводству. Отдельные сообщества неспособны себя воспроизводить, так как они подвержены деструкции вследствие своей жизнедеятельности. Именно поэтому, по мнению В. В. Жерихина (2003), минимальной самовоспроизводящейся биоценотической единицей является сукцессионная система, под которой понимают региональную совокупность сообществ, связанных отношениями детерминированной эндоэкогенетической сукцессии. Отмеченное положение подкрепляется общностью взглядов В. В. Жерихина и С. М. Разумовского (1981), определившего сукцессионную систему как детерминированную геомеостатическую саморегулирующуюся систему, способную восстанавливаться после любых нарушений в пределах своего ареала.

Степные экосистемы, формировавшиеся в условиях постоянно действующих экзогенных факторов (выпас диких и domestифицированных копытных, сенокосение, палы и пр.), при снятии или замене этих факторов оказались крайне неустойчивыми и подверженными весьма существенным трансформациям. Отсутствие многих звеньев консументного блока, прежде всего стадных копытных *Artiodactyla* и *Perissodactyla* (Owen, 1848) с соответствующей гильдией копрофагов, степных грызунов *Marmota* (Blumenbach, 1779), *Dipodidae* (Fischer von Waldheim, 1817) в большинстве современных степных заповедников привело к «олуговению» степных травостоев (Семенова-Тян-Шанская, 1977; Осичнюк, 1973). В свою очередь, это вызвало чрезвычайно интенсивную экспансию древесно-кустарниковых видов. Такое явление можно наблюдать на абсолютно заповедных участках «Михайловской целины» (Сумская область), «Стрелецкой» и «Казацкой степи» (оба Курская область), «Ямской степи» (Белгородская область), «Стрельцовской» и «Провальской степи» (Луганская область), «Меловой флоры», «Каменных Могил» и даже «Хомутовской степи» (все Донецкая область).

Здесь уместно обратиться к истории формирования биомов с доминированием травянистых биоморф. По мнению В. В. Жерихина (1993), травяные биомы на основе злаков возникали независимо, по меньшей мере, трижды — в эоцене в Южной Америке, в олигоцене-миоцене на северных материках и в миоцене в Австралии. Однако их становление каждый раз было связано с деятельностью крупных растительноядных позвоночных. Наличие мощного консументного блока с одной стороны, и влияние регулярно повторяющихся локальных нарушений — с другой, способны стабилизировать многовидовое сообщество, лишённого устойчивости.

Вместе с тем, с достаточной уверенностью можно утверждать о существенном изменении величин ряда ведущих экологических факторов, характеризующих резерватные местообитания. Это, в свою очередь, позволяет сделать вывод, что заключительные этапы автогенетических сукцессий степной растительности можно трактовать как филоценогенетические события, поскольку происходит кардинальная смена структуры и способа функционирования биома с доминированием трав на биоценотическую структуру с явно выраженной эдификаторной ролью лигнозных экибиоморф. Вместе с тем, мы отдаём себе отчёт в том, что

на современном этапе развития степеведения следует очень осторожно экстраполировать результаты исследований, полученных на крайне ограниченных территориях, коими являются большинство объектов природно-заповедного фонда, на всю площадь степной зоны, однако филоценогенетический подход позволит наиболее комплексно подойти к решению степного вопроса.

КОЭВОЛЮЦИЯ, МОЛЕКУЛЯРНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ ФОРМ ВОЗБУДИТЕЛЯ СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЫ ЗЛАКОВ

Малева Ю. В., Волкова В. Т.

Биологический факультет МГУ
Москва, Россия: yulya_maleeva@mail.ru

Козволюционирующая система «паразит-хозяин» возбудителя стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis* формируется в условиях сложных природных фитоценозов с образованием веера генотипов при половом процессе на промежуточном хозяине — древесном кустарнике барбарисе — и с отбором наиболее приспособленных генотипов в последовательных бесполом урединио-генерациях в конкретных условиях существования на основном хозяине — травянистых злаках (Дьяков, 1998).

Гриб адаптировался к изменчивым условиям среды вместе с растениями-хозяевами, сформировав сложный жизненный цикл со сменой ядерных фаз на разных растениях-хозяевах. Во влажный и тёплый весенний период пикнидиальные споры на барбарисе переносятся тлями, эцидиальные споры влажными потоками воздуха переносятся на ближайшие злаки, летом урединиоспоры далеко разносятся от злака к злаку ветром, активно развиваясь на растении в условиях достаточной влажности почвы, толстостенные телеитоспоры обеспечивают грибу успешную зимовку на стерне злаков под снегом, а образующиеся после редукционного деления базидиоспоры ранней весной активно отбрасываются и с воздушными потоками попадают на листья барбариса. В онтогенезе гриба-паразита прослеживается филогенетическая перестройка

от распространения спор с помощью насекомых к переносу ветром, более адаптивному в условиях равнинного климата.

Заражённые стеблевой ржавчиной современные дикорастущие злаки являются естественным резервуаром инфекции для культурных хлебных злаков. Разные авторы выделяют от 7 до 10 специализированных форм гриба, отличающихся по своей способности поражать перекрывающийся круг растений-хозяев. Специализированные формы гриба состоят из физиологических рас, отличающихся по набору генов вирулентности (Rolf, Martens, 1988; Leonard, Szabo, 2005). При молекулярном анализе эти формы расходятся по нуклеотидной последовательности рибосомного ITS-спейсера, как и растения-хозяева, на две группы. В одну группу входят формы *tritici* и *secalis*, а в другую — *avenae*, *dactylis* и *poae* (Zambino, Szabo, 1993).

Формы гриба в пределах каждой группы могут скрещиваться на барбарисе и обычно перекрёстно вирулентны для злаков (Лекомцева, 1996). Гибридные изоляты, например, наблюдающиеся на ячмене и имеющие промежуточную вирулентность по сравнению с ржаной и пшеничной родительскими формами, отличаются пониженной способностью к спорообразованию (Малеева, Волкова, 2013). Однако на восприимчивых многолетних злаках грибок может существовать до нескольких лет в дикариотичной уединиостадии без слияния ядер в клетках, например, ржаная форма *P. graminis* на пырее (Гарибова, Лекомцева, 2005).

При сравнении результатов искусственной инокуляции проростков хлебных злаков уединиоспорами, собранными в 2011—2012 гг. на дикорастущих злаках в Московской области, (Малеева, Волкова, 2012) с данными по распределению специализированных форм гриба (Наумов, 1939; Азбукина, 1974; Лекомцева и др., 2007) и с филогенетическим положением растений-хозяев (Цвелев, 1976; Soreng et al., 2007; Quintanar et al., 2007 и др.) можно предположить, что симпатрическое существование и гибридная природа многих растений-хозяев из семейства злаков создаёт основу для формирования как альтернативных специализированных форм гриба — пшеничной, овсяной или мятликовой, так и целого веера переходных форм, характерных для дикорастущих злаков, таксономическое положение которых не всегда однозначно.

Считается, что предковая форма *Puccinia graminis* появилась на барбарисе в Центральной Азии и распространялась вместе со злаками

в третичном периоде (Leppik, 1959). Барбарис и магония — промежуточные хозяева возбудителя стеблевой ржавчины злаков — относятся к достаточно примитивным двудольным — к порядку Ranunculales. Эта сложная паразитарная система, вероятно, возникла при ухудшении климатических условий выше верхней границы леса при формировании самого семейства злаков в конце мелового периода Мезозоя во время горообразовательных процессов. Центры происхождения и разнообразия предков культурных злаков и представителей семейства Барбарисовых перекрываются в районе Альпийско-Гималайской горной складчатости, формировавшейся при тектонических процессах последние 50 млн лет. Столкновение и перемешивание биот при встрече Африканского и Лавразийского континентов, имевших исходно общее Гондванское происхождение, это вторичная интерградация видов, которая может привести к формированию гибридной зоны.

У «фестукоидных» злаков при нарастающей сезонности климата процесс сопровождался ксероморфизацией, как приспособлением к физиологической сухости в более холодный период года, и переходом от энтомофилии к ветроопылению. На равнины и в низкогорья злаки начали спускаться не раньше конца палеогена, будучи хорошо преадаптированными для развития в условиях континентального климата со сменой сезонов года (Цвелев, 1987). Злаки — более молодая группа, на которую стал «перепрыгивать» в начале лета фитопатогенный грибок, сохранив после суровой зимовки на злаках половую стадию на более примитивных хозяевах — листопадном барбарисе или вечнозелёной магонии.

Анализируя литературу по молекулярному полиморфизму злаков, нужно отметить филогенетическое разбиение растений на две основные группы. В одну группу входят пшеницевые и костровые, а в другую — овсовые и другие злаки. Внутри этих групп, выделяемых по пластидным маркерам (Soreng et al., 2007), группировки, выделяемые по различным ядерным характеристикам, меняются по объёму и взаимному расположению в зависимости от анализируемого участка генома (например, Родионов и др., 2008; Gillespie et al., 2010; Hsiao et al., 1995; Ridgway et al., 2003). Объективные сложности при разработке наиболее естественной системы злаков, вероятно, связаны с гибридной природой многих родов и таксонов более высокого порядка.

Гибридизации придаётся очень большое значение в эволюции злаков. При спуске на равнины с разных горных систем и последующих встречных миграциях в межледниковья могли возникнуть первичные виды не только многих родов, но и триб дикорастущих злаков. По-видимому, не менее 2/3 современных видов злаков имеют гибридное происхождение.

Стабилизация форм часто происходит путём амфиполиплидии — удвоения числа хромосом у гибрида. Полиплоидизация обеспечивает дополнительный объём скрытой изменчивости растения, не проявляющейся в фенотипе и не подверженной в это время отбору. А пониженная фертильность гибридов часто компенсируется переходом к вегетативному размножению (Цвелев, 1987). Повышенная способность к вегетативному размножению характерна для злаков, сформировавшихся в нестабильных условиях прируслового вала в поймах рек.

Повышенная экологическая пластичность пионерной растительности, приспособленной к нестабильным, периодически нарушаемым, но достаточно богатым органикой естественным местообитаниям в поймах рек, стала хорошей основой для формирования инфекционного резервуара стеблевой ржавчины в агроценозах, создаваемых человеком.

Существует гипотеза о зарождении земледелия именно в предгорных районах, где в условиях тропиков и субтропиков была достаточно разнообразная, в том числе и злаковая, растительность. Берущие в ледниках своё начало ручьи были удобны для примитивного «самотечного» полива посевов и существовала необходимость делать запасы пищи на зимний период (Вавилов, 1926; Комаров, 1931; Гончаров, Кондратенко, 2008). С развитием сельского хозяйства из стран «Плодородного полумесяца» *P. graminis* расселилась с человеком по всей Азии, через Средиземноморье по странам Европы, Африки, Северной и Южной Америки и, в конечном счёте, достигла Австралии (Leonard, Szabo, 2005).

Наличие многолетней дерновины злака с вегетативными клонами обеспечивает приспособившемуся грибу-паразиту возможность успешно сохраняться и расселяться на урединиальной стадии. Речные поймы с интразональной луговой растительностью обеспечивают достаточно устойчивую непосредственную связь предгорных и равнинных частей ареала возбудителя стеблевой ржавчины злаков, формируя кли-

матическую изменчивость в структуре природных, не очень агрессивных, но обладающих высокой приспособленностью популяций гриба. Способность ржавчинных урединиоспор переноситься воздушными потоками, достигающих, например, 50 % в образцах, полученных в ловушках над сельскохозяйственными районами России (Еланский, Лекомцева, 1998), приводит к быстрому преимущественному распространению по ареалу отдельных рас *P. graminis*, успешно размножившихся в данный сезон в условиях монокультуры агроценоза. В Северной Америке ежегодно фиксируется сезонный перенос спор ржавчинных грибов со скоростью до 500 км/сутки, получивший название «ржавчинного коридора» (Fry, 1982).

В результате современная система «паразит-хозяин» представлена динамичной группой рас *P. graminis*, объединённых в специализированные формы. Эти популяции формируются в периодически меняющихся условиях среды на гибридном фоне растений-хозяев, в многомиллионной истории которых нескольких волн широтной миграции дикорастущих злаков сочетаются в последние тысячелетия с активным распространением человеком одомашненных форм сельскохозяйственных растений с разбалансированной системой устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины. Это периодически приводит к серьёзнейшим вспышкам заболевания. Примером может служить быстрое распространение термостойчивой высокоагрессивной пшеничной расы Уганда.

К ВОПРОСУ ОБ ИНДИКАЦИИ КОНКУРЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ МЕЖДУ СИСТЕМАТИЧЕСКИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЛИЗКИМИ ВИДАМИ ЖИВОТНЫХ

Малышев Ю. С.

Институт географии СО РАН
Иркутск, Россия: biomgeo@irigs.irk.ru

В контексте критики дарвинизма и синтетической теории эволюции часто подвергается сомнению и наличие конкурентных отношений между видами в природной обстановке. Появилась и усиливается линия

на утверждение широкого распространения своеобразной «комплементарности» в формировании сообществ близких видов, оформление гипотезы «экологического нейтралитета».

Существуют разные способы установления наличия или отсутствия межвидовой конкуренции, хотя в каждом случае присутствуют определённые натяжки и неоднозначные интерпретации. В решении таких вопросов не так важна статистически подтверждённая «объективность», сколько накопление сведений, ведущее в перспективе к формированию информационной среды для анализа феномена конкуренции в широком систематическом, географическом и экологическом контексте. В этом плане, возможно, ещё недостаточно используется метод парных и множественных сравнений данных о состоянии популяций близких видов в географически изолированных или удалённых территориях, имеющих разные наборы потенциально конкурирующих видов.

Справедливости ради следует заметить, что для использования такого метода далеко не так уж и часто складываются благоприятные условия. Поэтому при постановке специальных исследований важен выбор модельных объектов, ситуаций и, территорий, способствующих решению данной задачи. Серия орографически относительно изолированных межгорных котловин — почти идеальный полигон для разнообразных сравнительных исследований. Долговременное проведение здесь специальных наблюдений и анализ накопленных ранее данных мог бы способствовать значительному продвижению в анализе разнообразных зоогеографических и экологических проблем и формированию на этой основе более развитого методологического и методического багажа эволюционно-экологических построений.

Нами для анализа материалов на выявление феномена межвидовой конкуренции привлечены данные лаборатории биogeографии Института географии СО РАН по межгорным котловинам Северного Забайкалья (Баргузинской, Северо-Байкальской, Верхнеангарской, Муйско-Куандинской и Чарской). Объектом для анализа выбраны полёвки группы *Microtus* (восточная или большая — *M. fortis* Buchner, 1889, муйская — *M. tujanensis* Orł. et Koval., 1975 и экономка — *M. oeconomus* Pallas, 1778).

Полёвка-экономка заселяет все перечисленные котловины, восточная — только Баргузинскую, муйская — Муйско-Куандинскую. При

совместном обитании с ними полёвка-экономка имеет относительно более низкую численность (0,2 на 100 конусо-суток в Баргузинской котловине и до 1,8 в Муйско-Куандинской), как в сравнении с этими видами (до 9,7 — большая полёвка и до 6,1 — муйская), так и в сопоставлении с данными в случае её обитания вне контакта с потенциальными конкурентами (до 13,5 в Верхнеангарской котловине и до 15,8 в Чарской). В последних котловинах экономка многочисленна в широком спектре луговых и лугово-кустарниковых местообитаний и входит в число доминантов в населении грызунов и мелких млекопитающих в целом. Например, в Верхнеангарской котловине полёвка-экономка была одним из самых многочисленных видов. За четыре полевых сезона отловлено 2 360 зверьков. Экономка составляла в разные годы 14,6—29,7 % сборов грызунов (в среднем — 18,1) и 5,9—15,9 % (в среднем — 8,7) всех мелких млекопитающих.

Как видно из приведённых материалов, выраженное «притеснение» экономки наблюдается в Баргузинской котловине, где она вынуждена делить привычные местообитания с восточной полёвкой и Муйско-Куандинской котловине, где её вытесняет муйская полёвка. Эти данные контрастируют с состоянием популяций полёвки-экономки в Верхнеангарской и Чарской котловинах, где она является доминирующим видом. Сходная ситуация наблюдается в Южном Прибайкалье, Верхоленье, предбайкальском участке зоны БАМ, Южной Якутии. Весьма интересно, что в Муйско-Куандинской котловине в весенний период попадаемость муйской полёвки и экономки имеет гораздо меньшую диспропорцию в пользу первого вида, чем в летний период, а в местообитаниях, с его высокой численностью экономки встречаются редко. Чаще они отмечаются в пограничных местообитаниях за пределами оптимальных биотопов, которые заселены муйской полёвкой.

Приведённые данные показывают наличие в рассматриваемой группе видов выраженной конкуренции. Во всяком случае, отчётливо видна отрицательная связь состояния популяций экономки с присутствием других крупных представителей рода серых полёвок, которая проявляется на фоне благополучного (если не сказать процветающего) состояния этого вида в отсутствии конкурентов. Иной причины, кроме наличия выраженной межвидовой конкуренции у данного явления вряд ли возможно допустить и обосновать. Накопление данных по всему ареалу по-

лётки-экономки, а также анализ иных группировок животных, близких в систематическом плане и экологической специализации, может пролить дополнительный свет на проблему места и роли межвидовой конкуренции в формировании структуры сообществ мелких млекопитающих бореальной зоны Евразии.

Возможности получения прямых доказательств реальности конкурентных отношений видов в природе весьма ограничены. Поэтому важно использовать разнообразные способы их вскрытия. Дополнительные аргументы в решении этой проблемы могут появиться в случае расселения видов — потенциальных конкурентов в пределы ранее не заселённых ими территорий. Если исходить из наличия выраженной экологической конкуренции у полёвок группы *maximowiczi* (ранее её обозначали как *fortis*) и полётки-экономки, то наибольшие последствия вызовет вселение на новые территории (прежде всего в пределы Верхнеангарской, Чарской, Баргузинской и Байкальской котловин) муйской и унградской полёвок. Расселение муйской полётки за пределы её современного эндемичного, узко локализованного ареала стало бы чрезвычайно интересным нерукотворным эволюционно-экологическим экспериментом. Риснём предположить, что проникновение этого вида на сопредельные территории может стать экологическим примером кардинальной перестройки структуры населения грызунов лугово-кустарниковых местообитаний с потеснением исконного их обитателя полётки-экономки. Структура сообществ этих местообитаний будет существенно и необратимо трансформирована.

На волне становящейся модной концепции экологического нейтралитета важно не допустить излишнего крена в эту сторону. Хотя избежать «рысканий» всё равно не удастся, но не допустить преувеличения роли таких процессов в формировании и эволюции сообществ вполне возможно. Не исключено, что в каких-то иных условиях подобные эффекты могут иметь место. Но в бореальной зоне, где суровость и изменчивость условий не даёт возможности видам дойти до состояния «плотной упаковки» (притирки) ниш, чему способствует и недостаточный уровень дифференциации среды обитания, феномен конкуренции должен быть выражен. Особенно заметно такие эффекты должны проявляться у мелких грызунов близкой экологической специализации, среда обитания

которых практически не имеет вертикальной «ёмкости», достаточной горизонтальной дифференциации, а трофические ниши очень сильно перекрываются. Изучение структуры сообществ в разных условиях может обеспечить более глубокое понимание механизмов формирования сообществ животных в условиях конкуренции и даст основания для более уверенного прогноза эволюции сообществ.

ЭВОЛЮЦИЯ, МОРФОЛОГИЯ, ФЕНОЛОГИЯ У ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД

Овчинникова Н. Ф.

Институт леса СО РАН
Красноярск, Россия: nf@ksc.krasn.ru

Хотя изучению лесообразовательного процесса в различных условиях посвящена обширная литература, слабо прогнозируемыми остаются до сих пор направления динамики темнохвойных лесов. На сегодняшний день представления о возможном характере климаксовых сообществ весьма противоречивы. Связано это не только с наличием больших различий динамики растительности, но и с несходством методик, используемых исследователями (Миркин, Наумова, 2012). Почти все сведения о динамике лесов собраны косвенным методом сравнительного изучения растительных сообществ, составляющих пространственные сукцессионные ряды. Само предположение, что изучение изменений во времени можно заменить исследованием изменений сообществ в пространстве, вносит субъективизм при сборе материала (Василевич, 1983 и др.). Существенно большая продолжительность жизни древесной растительности (сотни/тысячи лет) делает во многом гипотетически-теоретическими ряд выводов и требует проверки.

В основе наших исследований лежат как литературные, так и оригинальные эмпирические и экспериментальные данные о лесной растительности, полученные в 1966—2004 гг. под руководством старшего научного сотрудника ИЛ СО РАН П. М. Ермоленко, и автором — с 1984 г., в разных высотно-поясных комплексах типов леса Западного Саяна

(ВНУМ от 350 до 1 400 м). Характеристика района, опытных объектов и методы исследований опубликованы в ряде работ. Создана пополняемая база данных длительного мониторинга лесной растительности на постоянных объектах (Овчинникова, Овчинников, 2011).

По полученным на постоянных пробных площадях данным изменения и изменчивость морфометрических параметров разных видов деревьев имеют общие черты, зависящие от их возраста и фитоценотического окружения. Динамика структуры древостоев позволяет заключить, что стабильность лесных сообществ обеспечивается как системой обратных связей от субсистем — вариацией морфометрических параметров, так и избыточностью функциональных компонентов — густотой древесной растительности, что связано с процессом возобновления (Овчинникова, 2005; 2012).

Изменчивость выявляется на всех стадиях онтогенеза и является проявлением адаптации у растущего в естественных условиях организма к этим условиям. И если отдельное дерево приспособлено к длительному существованию на одном месте при отсутствии катастрофического (уничтожающего) фактора, то изменчивость в репродуктивной сфере должна обеспечивать возобновление и распространение в изменяющихся природных условиях.

Согласно молекулярным исследованиям хвойные, как и другие древесные, демонстрируют, в сравнении с остальными растениями, значительное генное разнообразие (Политов, 2007). Количество же выделяемых видов у голосеменных много меньше, чем у других высших растений (Завадский, 1968), что объясняется не только их древностью.

Среди хвойных ель (*Picea*) — один из наиболее обширных родов в семействе сосновых (*Pinaceae*), и может являться моделью для установления эволюционно обусловленных механизмов обеспечения экологической и пространственно-временной устойчивости лесообразователей. Ели европейская, или обыкновенная, и сибирская занимают самый большой и почти непрерывный ареал и выделяются по форме семенных чешуй. При высокой генетической детерминации существует большая индивидуальная (внутрипопуляционная) и межпопуляционная изменчивость признака. Выявлены определённые географические различия популяций (Правдин, 1975). П. П. Поповым (2005) высказано мнение о значитель-

ных потенциальных возможностях изменения популяций в процессе эволюции, о чем может свидетельствовать превышение по показателям индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости над межпопуляционной (географической). Последнее, вместе с определённым высоким уровнем связи между признаками чешуй у ели и рядом климатических параметров, однако, не привело исследователя к выводу о адаптивности признака — формы семенной чешуи.

Учитывая изменчивость физиолого-анатомического состояния семян на момент созревания шишки (Некрасова, 1972 и др.), одинаковое состояние спелой шишки осенью — она сухая, и особенности фенологии — короткий, но разный срок высыпания семян в различных частях ареала (с августа до июня), можно заключить, что форма чешуй определяет закон их раскрытия, обеспечивающий вылет наибольшего количества зрелых семян при оптимальных условиях для возобновления. Так, у ели сибирской шишки после созревания раскрываются сразу — разлёт семян «под снег», а у ели европейской семена вылетают с наступлением весенних оттепелей и распространяются «по насту», что исключает гибель семян зимой в суровом климате и их прорастание в условиях тёплой и влажной осени.

Генетическая неоднородность семян в одной шишке, связанная с перекрёстным опылением двудомных растений, обуславливает приспособленность потомства к условиям произрастания родительских особей в той или иной мере. Анемохория обеспечивает разнос семян разного качества на разное расстояние, но более тяжёлые «полные» семена улетают на меньшие расстояния. Последнее, учитывая биологию вида — теневыносливость, обеспечивает рост подростка и возобновление ели, прежде всего, в условиях, к которым адаптировано материнское дерево. При отсутствии вегетативного размножения, наблюдаемого в ряде мест произрастания у хвойных, при элиминации большого числа особей на всех стадиях развития, сохранялась и расширялась освоенная территория.

Большинство лесообразующих видов являются горными. Мозаичность условий произрастания обусловила генетическое разнообразие и адаптационную пластичность. Выделяемые «зоны гибридизации» видов, необходимо рассматривать не только с исторической точки зрения, но и с экологической. Ведь условия произрастания позволяют существовать в

этих «зонах» растениям с разной морфологией и фенологией (Грант, 1984 и др.). Что мешает считать эти природные территории не только рифугиумами, но и местом происхождения/расхождения видов?

Считаем, что индивидуальная изменчивость на разных стадиях онтогенеза обеспечивает успешность распространения отдельных видов и устойчивость растительным сообществам на разных уровнях организации. Деятельность человека — рубка леса на больших территориях, привела к нарушению механизмов, обеспечивающих сохранение определённого видового состава ряда сообществ, выработанного в процессе коэволюции в биогеоценозах. Изучение возникшего в процессе эволюции механизма раскрытия шишек требует комплексного подхода. Необходимо применение методов моделирования с учётом физико-механических законов и вводом климатической компоненты. Это позволит решать вопросы систематики и формирования лесного покрова.

РЕПРОДУКТИВНЫЙ КОММЕНСАЛИЗМ РЫБ ПОЛЯРНЫХ РЕГИОНОВ И СТЕКЛЯННЫХ ГУБОК (Porifera: Rossellidae) КАК ПРОЯВЛЕНИЕ БИОНОМИЧЕСКОЙ БИПОЛЯРНОСТИ

Чернова Н. В.

Зоологический институт РАН

Санкт-Петербург, Россия: nchernova@mail.ru

Летом 2012 г. в ходе траловой съёмки в Карском море (НИС «Дальние Зеленцы»), в поднятых с глубин 320—370 м стеклянных губках (Porifera: Hexactinellida) была обнаружена развивающаяся икра рыб рода *Careproctus* (Scorpaeniformes: Liparidae). Губки *Schaudinna rosea* (определение Е. А. Нефедовой, ЗИН РАН) с кладками икры были найдены на двух станциях в северной части Новоземельского жёлоба (под 75°25' с.ш., 64°27' в.д. и под 75°12' с.ш., 64°31' в.д.). Самки карепроктов с текучими половыми продуктами пойманы там же. Эту находку можно считать замечательной, поскольку репродуктивный комменсализм рыб и губок (спонгиофилия) в Арктике выявлен впервые. Ранее спонгиофилия была известна для

некоторых рыб другой приполярной области Земли — Антарктики, где условия обитания столь же суровые (длительная полярная ночь, отрицательные температуры воды, ледяной покров на поверхности в течение большей части года — до 10 месяцев).

В частности, было известно, что некоторые нототениевые рыбы (Nototheniidae) откладывают икру в бокаловидные губки (Hexactinellida, Rossellidae), где она надёжно укрыта от хищников. Имеются документальные свидетельства, что в районе пролива МакМёрдо, на глубинах от 30 до 90 м, а также в море Дэйвиса (о. Хасуэлл, о. Адамс, ледник Эймери) (7—45 м), пестряк *Pseudotrematomus bernacchii* прячет кладки в губках *Rosella nuda* (Moreno, 1980). В море Уэдделла в губках находили икру чешуйчатого трематома *Pseudotrematomus eulepidotus* (Ekae, Gutt, 1991). В районе Антарктического полуострова (Hugo Island) на глубинах 145—160 м нототения Ларсена *Lepidonotothen larseni* откладывает икру в полость стеклянных губок *Rosella nuda* (Konecki, Targett, 1989). Рыбы используют губки также для отдыха и как укрытие от хищников (Moreno, 1980).

Любопытно, что губки, используемые рыбами, относятся к тому же семейству стеклянных губок Rossellidae, что и в Арктике. Многие губки выделяют ядовитые вещества, но эта группа составляет исключение. Возможно, с неядовитыми свойствами связан выбор рыбами именно этих губок для откладывания икры — и в Арктике, и в Антарктике.

Развитие икры упомянутых нототениевых рыб и карепроктов длительное — несколько месяцев. При столь продолжительной инкубации возможные фунгицидные и бактерицидные свойства губок, а также благоприятные кислородные условия могут представлять дополнительные преимущества спонгиофилии.

Репродуктивный комменсализм в форме спонгиофилии (липаровых рыб семейства Liparidae в Арктике и нототениевых Nototheniidae в Антарктике со стеклянными губками семейства Rossellidae), можно считать новым фактом проявления биономической биполярности.

Под биономической биполярностью понимают сходство у северных и южных полярных видов рыб некоторых аспектов преимущественно экологического характера, сопровождаемых морфологическими адаптациями. Неродственные виды приобретают ряд морфофизиологических и

поведенческих особенностей, выработавшихся независимо в результате эволюции в сходных условиях существования, в полярных областях обоих полушарий (Andriashev, 1986; Андрияшев, 2003). Примеры: пониженный уровень липидного метаболизма, низкий темп и большая длительность роста, демерсальная икра крупного диаметра, выклев крупных сформировавшихся личинок, низкая плодовитость; низкая пищевая специализация. И в Арктике и в Антарктике преобладают беспузырные (донные и придонные) рыбы, а литоральные и эпипелагические формы отсутствуют. У рыб происходит редукция чешуйного покрова. Вторая пара ноздрей часто подвергается редукции. Спонгиофилию липаровых в Арктике, нототениевых в Антарктике с губками Rossellidae можно отнести к этому же ряду явлений.

Особенности репродуктивной биологии рыб двух совершенно разных групп оказались сопряжены с губками одного семейства. Нототениевые и липаровые рыбы относятся к двум различным отрядам. Nototheniidae — семейство аутохтонных антарктических рыб обширного отряда Perciformes, включает 17 родов и не более 50 видов, распространённых преимущественно на шельфах в Субантарктике и Антарктике.

Липаровые Liparidae входят в состав отр. Scorpaeni-formes и широко расселены от Арктики до Южного океана, в холодных и умеренных водах, от литорали до хадалных глубин (Chernova et al., 2004). Один только род *Careproctus* включает не менее 120 видов, расселенных от 6–28 м (*C. pallidus*) до 5 453 м (*C. sandwichensis*); лишь немногие его представители встречаются в Арктике.

Следует отметить склонность липаровых к репродуктивному комменсализму. Имеются примеры вальгатофилии: в умеренных водах Северо-Западной Атлантики личинки и молодь *Liparis inquilinus* в течение дня прячутся в створках морского гребешка *Placopecten magellanicum* (Bivalvia, Pectinidae) (Able, Musick, 1976). Случаи карцинофилии более многочисленны: репродуктивный комменсализм карепроктов *Careproctus* sp. и крабоидов сем. Lithodidae (Decapoda, Reptantia) описан для вод Японии, Камчатки, Сахалина, Курильских и Алеутских островов, морей Охотского и Берингова, южной Африки, Чили. Рыбы откладывают икру при помощи яйцеклада в жаберную полость крабоидов (*Lithodes*, *Lopholithodes*, *Paralithodes*, *Paralomis*), где она развивается до мальковой стадии. Кар-

цинофилия существенно повышает адаптационные возможности рыб в условиях конкурентной среды. Эволюция карепроктов и крабоидов и их расселение происходили сопряжённо.

Репродуктивный комменсализм липаровых рыб с губками до сих пор не был известен. Тем любопытнее обнаруженный нами факт откладывания карепроктами икры в парагастральную полость стеклянных губок в Карском море. Учитывая аналогичную по форме спонгиофилию нототениевых рыб в антарктических водах, можно считать это новым примером проявления биономической биполярности. Эволюция различных по составу и происхождению сообществ в двух приполярных областях, в сходных по суровости условиях среды может приводить конвергентно к сходным результатам.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Шустов М. В.

Главный ботанический сад РАН
Москва, Россия: mishashustov@yandex.ru

Территория современной Приволжской возвышенности сформировалась в результате общего тектонического поднятия, произошедшего в позднем палеогене — в олигоцене. В раннем и среднем миоцене флора и растительность Приволжской возвышенности окончательно приобрели мезофильный теплоумеренный листопадный, с участием древних хвойных пород, облик. Важнейшим обстоятельством следует признать формирование предпосылок современной системы природных зон Евразии. Формирование наиболее древнего неморального географического элемента современной лихенофлоры Приволжской возвышенности начинается в раннем — среднем миоцене. В миоценовых теплоумеренных листопадных лесах Приволжской возвышенности произрастали лишайники, современные ареалы которых, в основном, связаны с центрами консервации третичной листопадной флоры, например, *Flavoparmelia soredians* (Nyl.) Hale.,

и поныне встречающаяся в широколиственных лесах, приуроченных к вершинам и склонам останцев высокого плато.

Развитие флоры и растительности Приволжской возвышенности в позднем миоцене было обусловлено формированием зоны обширных «прастепных» аридных пространств на юге Европейской равнины, а также общим тектоническим поднятием, охватившем территорию современной Приволжской возвышенности и нынешнего Заволжья. Приволжская возвышенность была распространена значительно восточнее современных границ, практически смыкаясь с возникшими, в результате тектонического поднятия, отрогами Южного Урала — Бугульминско-Белебеевской возвышенностью и Общим Сыртом. С формированием позднемиоценовой аридной растительно-климатической зоны связано проникновение на исследуемую территорию *Xanthoparmelia desertorum* (Elenk.) Hale и *Aspicilia maculata* (H. Magn.) Oхner, а также древних горно-аридных лишайников *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flag., *Circinaria hispida* (Mereschk.) A. Nordin, S. Savić & Tibell, *Glypholecia scabra* (Pers.) Müll. Arg., *Lecanora bolcana* (Pollin.) Poelt, *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flag., *A. reticulata* Krempelsh. ap Arnold, *Biatorrella fossarum* (Dufour ex Fr.) Th. Fr., *Acarospora reagens* Zahlbr. В настоящее время вышеперечисленные виды крайне редко встречаются на выходах горных пород или в петрофитных сообществах, приуроченных к вершинам останцев высокого плато, в южной, юго-восточной и центральной частях Приволжской возвышенности. Миграции горно-аридных лишайников, по-видимому, могли происходить через «денудационные горы» Общего Сырта и Ергеней.

В раннем-среднем плиоцене, в основном, формируются арктовысокогорный, гипоарктомонтанный, высокогорный и монтанный географические элементы современной лишайнофлоры Приволжской возвышенности. В условиях «горного» рельефа, через Бугульминско-Белебеевскую возвышенность и Общий Сырт, с территории Южного Урала происходят миграции *Diplotomma porphyricum* Arnold, *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf, *R. melanophthalma* (DC. in Lam. et DC.) Leuckert et Poelt, *R. peltata* (Ram.) Leuckert et Poelt, *Caloplaca sinapisperma* (Lam. et DC.) Maheu & Gillet, *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano, *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr. и других горных (в широком понимании) лишайников, имеющих изолированные участки обширных дизъюнктивных ареалов, в условиях Восточно-Евро-

пейской равнины на Приволжской возвышенности, приуроченные исключительно к останцам высокого плато. В это же время начинается формирование бореального географического элемента исследуемой лишайнофлоры, за счёт аналогичных миграций наиболее древних бореальных и горно-бореальных лишайников, рассеянно и довольно редко встречающихся, в настоящее время, на выходах горных пород, а также в хвойных и смешанных лесах, приуроченных к вершинам и склонам останцев высокого плато, по всей территории Приволжской возвышенности, не подвергавшейся непосредственному воздействию четвертичных оледенений.

Как указывали И. И. Спрыгин и В. В. Благовещенский, основные типы современных лесов Приволжской возвышенности сформировались ещё в позднем плиоцене. В позднем плиоцене, в основном, формируется бореальный географический элемент современной лишайнофлоры региона. С таёжными лесами, с севера, на Приволжскую возвышенность мигрируют: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. bacilliformis* (Nyl.) Gülk., *C. coccifera* (Flörke) Spreng., *C. incrassata* Flörke, *C. turgida* Hoffm., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Hav., *Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Kalb. & Hafellner in V. Wirth, *M. tetramera* (De Not.) Clauzade, Diederich & Roux, *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Rinodina septentrionalis* Malme и многие другие бореальные лишайники.

В эоплейстоцене развитие флоры и растительности Приволжской возвышенности определялось значительной аридизацией и иссушением климата, повлиявшим, также и на процессы рельефообразования. В палеогеографических условиях эоплейстоцена продолжился процесс формирования современного аридного географического элемента лишайнофлоры Приволжской возвышенности. С эоплейстоценовыми степями, по-видимому, на исследуемую территорию проникают аридные ирано-туранские и палеарктические лишайники, имеющие на Приволжской возвышенности изолированные, значительно выдвинутые к северу, участки своих ареалов, приуроченные, в основном, к степям низкого плато: *Neofuscelia ryssolea* (Ach.) Essl., *Rinodina mucronatula* H. Magn., *Aspicilia farinosa* Arnold, *Cladonia convoluta* (Lam.) Anders, *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner и другие.

В раннем или среднем плейстоцене территория Приволжской возвышенности частично была покрыта Донским языком Днепровского оледенения. Изолированные участки ареалов ряда лишайников, сохранившиеся исключительно в перигляциальной зоне Днепровского оледенения, свидетельствуют о миграциях бореальных, гипоарктомонтанных и арктовысокогорных видов, происходивших на территорию Приволжской возвышенности с северо-запада, в результате ледниковых процессов. К таковым следует отнести *Cetraria ericetorum* Opiz, *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. caespiticia* (Pers.) Flörke, *Peltigera lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter. По-видимому, в данный период окончательно формируются гипоарктомонтанный, арктовысокогорный и, возможно, бореальный элементы лишайнофлоры региона.

В позднем плейстоцене, в результате воздействия валдайского оледенения, в средних широтах Евразии, в том числе и на территории Приволжской возвышенности, формируются специфические растительные сообщества «плейстоценовой лесостепи». В холодные и более влажные фазы плейстоцена «плейстоценовая лесостепь» представляла собою зональный комплекс, границы которого смещались к югу, где происходили как потери отдельных элементов, так и обогащение за счёт более южных зональных комплексов. Реликтами «плейстоценовой лесостепи» на Приволжской возвышенности являются *Aspicilia transbaicalica* Oхнер, *Caloplaca tominii* Savicz, *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) H. Mayrhofer & Poelt, по-видимому, в позднем плейстоцене, в основном, завершается формирование аридного географического элемента лишайнофлоры региона.

В голоцене флора и растительность Приволжской возвышенности окончательно приобретают современный облик. По-видимому, в позднеледниковье — бореальном периоде голоцена на Приволжскую возвышенность проникает *Naetrocymbe rhyponia* (Ach.) R.C. Harris, в составе мелколиственных и смешанных лесов. К климатическим реликтам голоцена, проникшим на территорию Приволжской возвышенности во время климатического оптимума, в составе широколиственных и смешанных лесов, видимо, относятся: *Arthonia caesia* (Flot.) Arnold, *Bacidia circumspecta* (Nyl. ex Vain.) Malme, *Caloplaca lobulata* (Flörke) Hellb., *Lecania prasinoides* Elenk., *L. alexandrae* Tomin, *Lecanora leptyroides* (Nyl.) Degel., *Trichothelium aeneum*

(Wallr.) R.C. Harris и др. В голоцене окончательно формируется неморальный географический элемент лишайнофлоры региона, а флора лишайников Приволжской возвышенности приобретает современный облик.

Стендовые сообщения

РАЗВИТИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ В ПРОМЫШЛЕННОМ РЕГИОНЕ

Жуков С. П.

Донецкий ботанический сад НАН Украины
Донецк, Украина: ser64luk@yandex.ru

Эволюционные процессы в наше время находятся под значительным техногенным воздействием, а нарушенные земли составляют всё большую долю биосферы. В соответствии со спецификой развития ценозов в этих условиях формируются современные эволюционные тренды. Вследствие наглядности развития растительного покрова отвалы горных пород, распространённые в одном из самых промышленно развитых регионов восточной Европы, Донбассе, являются удобным объектом для анализа эволюционных процессов и проведения аналогий. Взаимодействие природных и трансформированных сообществ, противостояние естественных и вызванных техногенезом процессов при этом показывают тенденции изменений биогеоценотического покрова, пока ещё менее заметные на других территориях, но постоянно набирающих силу. Наша цель попробовать проследить это и на уровне отдельных фитоценозов, и на уровне систем более высокого ранга.

Объектом исследований служили растительные группировки в экотопах многочисленных породных отвалов угольных шахт, карьерно-отвальных комплексов и промышленных площадок, других антропогенно трансформированных территорий в пределах Донецкой и Луганской областей, обследованные в 1996—2012 гг. Применяли общепринятые методы ботанических исследований: рекогносцировочные, маршрутные, пробных площадей, статистические. Исследование межвидовых взаимоотношений растений в этих экотопах проводили по разработанному для исследования растительности отвалов угольных шахт методу разделения корреляций, основанному на сравнении межвидовых корреляций с частичными корреляциями тех же видов (Жуков, 2001).

В наших реконструкциях сукцессионных процессов региона сукцессионная система региона рассматривалась как состоящая из двух

подсистем, природной и антропогенной, предполагалось, что по мере развития сообществ антропогенной подсистемы она смыкается с естественной подсистемой, формирующиеся фитоценозы постепенно входят в сложившиеся сукцессионные ряды. Однако теперь можно предположить и возможность самостоятельного развития антропогенной подсистемы с вытеснением и локализацией природных сукцессий.

В региональных сукцессионных системах могут быть недостающие звенья перехода от техногенных группировок к природным. Но по мере развития новых техногенных сообществ может формироваться уже целиком новый сукцессионный ряд, отделяющийся и в перспективе заменяющий природную смену ценозов. Тут можно провести аналогию со вспышкой покрытосеменных, среди которых возникли травянистые формы (в отличие от голосеменных) и, по модели В. В. Жерихина, первые блокировали сукцессионные ряды последних во время среднемелового биоценотического кризиса (Жерихин, 2003; Жуков, 2009). По этой модели покрытосеменные возникают первоначально как ценофобы, не входящие в существовавшие тогда сукцессионные ряды. Основой среднемеловой экспансии их стало то, что они смогли закрепиться как нормальная пионерная растительность, чему способствовала их склонность к неотении, т. е. образование травянистых форм, которые стали эффективными эксплерентами. Вытеснив бывших пионеров голосеменных, они блокировали все последующие стадии сукцессии мезофита.

Также и в случае техногенных экосистем отбираются высокоэксплерентные виды, экологически и эволюционно пластичные. Ещё одним симптомом техногенного ценоценотического кризиса является «всплытие реликтов». В нашем случае идёт расширение ареалов разных видов, в том числе и эндемиков. Если рассмотреть сукцессии древесно-кустарниковой растительности в центре Донбасса, то на участках с естественным зарастанием древесными растениями наблюдается формирование сукцессионного ряда *Acer negundo* – *Fraxinus pennsylvanica*. При этом местные виды, например, *Quercus robur*, не участвуют в этих процессах и даже в моновидовых насаждениях не дают самосева. У травянистых адвентиков также наблюдается формирование подобного сукцессионного ряда. Например, в последнее десятилетие сформировались группировки, заменяющие монодоминантные заросли амброзии (*Ambrosia artemisiifolia*), кото-

рые ранее долго существовали в верхних частях отвалов угольных шахт. Доминирующую роль в этом играет *Phalacrolotha annuit*, впервые отмеченная на отвале № 3 в 1997 г. Предпосылкой этого являются особенности сезонной динамики вида, потому что этот вид, имея озимые формы, до начала прорастания семян амброзии весной имеет уже сложившиеся растения. После периода первичной адаптации, как и ожидалось, началось проникновение этого вида в другие группировки вокруг отвалов (как это произошло в Черниговской или Харьковской областях). Формирование таких сукцессионных рядов подтверждает возможность «сукцессионной блокировки».

Изучение межвидовых взаимоотношений показало возрастающую дифференциацию по экологическим нишам. Но настораживает при этом высокая конкурентоспособность многих заносных эксплерентов. Весьма интересен также вопрос, как происходит проникновение через техногенные биогеоценозы новых чужеродных видов, что представляет особую опасность (Бурда, 2011).

Наблюдая в изучаемой сукцессионной системе за развитием различных заносных видов, удалось составить общую схему одного из путей такого процесса. Внедрение новых чужеродных видов в биогеоценозы техногенных регионов часто идёт после первичной адаптации их в техногенных биогеоценозах, при этом отбор к местным условиям сопровождается дифференциацией экологических ниш новых и имевшихся видов, с распространением структуры этой дифференциации при генетическом обмене на прилегающие сообщества, с формированием предпосылок для внедрения туда нового вида.

В настоящее время на техногенных землях возможно изменение сукцессионных систем, аналогичное кризису голосеменных в мезозое, на основе прогресса эксплерентных синантропных видов и формирования из них новых сукцессионных циклов, вытесняющих природные смены вследствие глобального антропопрессинга. Для сохранения эволюционных трендов и возможности устойчивого развития биосферы и человечества необходима замена региональных сукцессионных структур с пятен природных сообществ в матриксе техногенно трансформированных территорий на обратную, и взятие обществом на себя разлаженных регулирующих функций в экосистемах различного ранга.

КОЭВОЛЮЦИОННЫЕ АТРИБУТЫ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ В БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ «АСКАНИЯ-НОВА»

Листопадский М. А.

*Биосферный заповедник «Аскания-Нова» НАН Украины
Херсонская область, Украина: ekobirds@ukr.net*

Биосферный заповедник «Аскания-Нова» — один из старейших заповедных объектов Украины и России. В системе физико-географического районирования заповедник относится к Присивашско-Приазовской низменной области, Причерноморско-Приазовской сухостепной провинции сухостепной подзоны степной зоны.

Антропогенное преобразование коренных биогеоценозов в «Аскании-Нова» проходило сопряжённо с орнитологическими исследованиями. В связи с этим, нам предоставляется весьма редкая возможность провести анализ формирования целых сообществ чужеродных видов птиц вдоль всей временной шкалы. Можно отследить не только время вселения того или иного вида в заповедник, а также составить перечень стадий, занимаемых конкретным видом в конкретное время, что позволит определить скорость уплотнения популяций. Параллельное применение анализа возрастной структуры, даёт возможность оценить причины изменения плотностей популяций.

Цель исследований — установить спектр и эффективность различных адаптационных стратегий, используемых дендрофильными птицами при расселении их в новые аридные территории (на примере Биосферного заповедника «Аскания-Нова»).

Следует учитывать, что в зоологических синэкологических исследованиях применяется понятие о жизненной форме, как о функционально-биоценотической единице. Это позволяет рассматривать адапциоморфозы как проявления популяционного уровня. Основываясь на взглядах Дж. Хатчинсона (1965), Э. Пианки (1981) и И. И. Шмальгаузена (1983), проведена оценка роли различных адаптаций при первичном заполнении свободных экологических ниш дендрофильными птицами.

В результате анализа пространственного размещения и возрастной структуры популяций птиц, выделено 4 группы, различающихся по характеру адаптивных стратегий.

I группа. Характеризуется наибольшим количеством гнездящихся видов. Им характерно освоение новых экологических ниш без повышения плотности в одной из ранее освоенных. Возрастная структура для представителей этой группы характеризуется притоком взрослых особей из соседних регионов. Репродуктивный вклад местных группировок, как правило, незначителен. Они сравнительно недавно заселили заповедник и их популяции находятся на начальных этапах формирования своей пространственной структуры. Характерной особенностью этих видов является высокая, по сравнению с центральными частями ареала, плотность при низкой плодовитости местных популяций (количество яиц в кладке и выживание птенцов во время выкармливания низкое). Подобные характеристики касаются 18 гнездящихся видов птиц. Наиболее типичными среди них можно назвать *Urupa erops* Linnaeus, 1758, *Jynx torquilla* Linnaeus, 1758 и *Ficedula albicollis* Temminck, 1815. Анализируемой группе видов характерны черты алломорфоза.

II группа. Увеличение плотности гнездовых группировок в ранее занятых стациях характерно для 15 видов птиц-дендрофилов. Несмотря на это, им не свойственна тенденция к освоению новых типов древесных насаждений. Общей чертой для них является высокий репродуктивный потенциал при стабильной, а иногда и уменьшающейся плотности взрослых птиц. Это одна из наиболее прогрессивных групп птиц, ранее достигшая своего инвазионного пика и находящаяся сейчас на стадии «плато». Наиболее типичными для этой группы являются *Parus major* Linnaeus, 1758 и *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758. Как правило, это неморальные виды, давно гнездящиеся в заповеднике. Их адаптации по своей сути близки к теломорфозу.

III группа. Сопряжённое расширение топических ниш и увеличение плотности характерно для 13 дендрофильных видов, наиболее типичным среди них является *Buteo rufinus* Cretzschmar, 1827. Среди этих птиц, освоение новых пространственных ресурсов происходит не за счёт рассредоточения молодых особей, как в классическом понимании расселения (Майр, 1968), а за счёт размножения местных популяций вместе с

продолжающейся инвазией особей, ранее не гнездившихся в «Аскании-Нова». Для таких птиц характерны как повышенный репродуктивный потенциал, так и высокая выживаемость особей на всех возрастных ступенях. На наш взгляд, среди всей группы инвазионных дендрофильных видов, представители с указанной стратегией формирования пространственной структуры популяций — наиболее активный элемент инвазии, находящийся в данный момент на пике освоения новых территорий. Для видов с подобной структурой популяции характерны черты ароморфоза — активного расширения жизненного пространства.

IV группа. Наименьшему числу видов присущи депрессивные популяционные характеристики. В последние годы, отмечается исчезновение их на гнездовании в ранее плотно заселённых биотопах и уменьшение численности в тех, где вид ещё продолжает гнездиться. Эту группу составляют птицы, численность которых уменьшается, что является последствием волны активного освоения новых экосистем в недалёком прошлом. Таким образом, некогда довольно обычные, а порой и многочисленные виды птиц начали сокращать численность и освобождать наименее подходящие им станции. Учитывая тот факт, что с падением численности взрослых особей отмечено и значительное снижение репродуктивного потенциала, можно ожидать продолжения негативных явлений в перестройке их пространственной структуры. Подобные тенденции характерны лишь для 6 видов, среди которых наиболее показателен *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758. Развитие этой группы дендрофильных видов идёт по пути катаморфоза, что предполагает проявление новых адапционных «решений», либо дальнейшую депрессию численности, вплоть до элиминации.

Установлено, что на территории заповедника птицы-дендрофилы прибегают к использованию четырёх вариантов адаптивных тактик, направленных на освоение нового пространства. Наиболее прогрессивными можно считать виды, развитие которых характеризуется чертами ароморфоза и алломорфоза (группы I и III). Они образуют микроэволюционное «ядро» в чужеродном сообществе дендрофильных птиц. Наличие двух других адаптивных тактик свидетельствует о завершении процесса вселения в заповедник (группа II) и о переориентации экологической специализации некоторых видов (группа IV). Использование раз-

личных адаптационных стратегий придаёт дендрофильному орнитоценозу эмерджентные свойства, что повышает его устойчивость к воздействию внешних факторов среды.

Адаптационное разнообразие можно считать залогом устойчивого развития анализируемого сообщества птиц. Наряду с таксономическим и экологическим (функциональным) разнообразием, его можно использовать как мерилу структурно-функциональной организации биосистем.

РОЛЬ ГОРНЫХ СИСТЕМ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ В ПРОИСХОЖДЕНИИ СЕВЕРНЫХ ФОРМ: «ГОРНЫЙ КЛАПАН» ДЛЯ «ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ПОМПЫ»

Махров А. А., Болотов И. Н., Артамонова В. С.,
Боровикова Е. А., Кучерявый А. В.

Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: makhrov12@mail.ru

Уже давно в литературе сформировалось представление об «экваториальной помпе» — возникновении новых таксонов в низких широтах и последующем распространении их в высокие широты. В тёплые периоды южные виды расселяются на север, а в периоды похолодания постепенно адаптируются к снижению температуры (Valentine, 1968; Мейен, 1987). В то же время, независимо сложилось представление о том, что в формировании арктической фауны значительную роль играли горные регионы восточной Азии (обзор: Кузнецов, 1938). В последние годы это представление получило подтверждение в ходе палеонтологических и молекулярно-генетических исследований.

Так, Е. К. Сычевская (1989) на основе палеонтологических данных обосновывает происхождение лососевидных рыб в горных регионах Голарктики. Это согласуется с предположением, основанным на генетических данных, о происхождении сиговых рыб в водоёмах бассейна озера Байкал (Смирнов и др., 2009). Центр возникновения семейства сиговых

следует искать в пределах древней Амурско-Приморско-Сахалинской горной страны (обзор: Боровикова, 2013).

В работе Deng et al. (2011) описываются плиоценовые млекопитающие, найденные в высокогорном районе западных Гималаев, в том числе примитивный шерстистый носорог *Coelodonta thibetana*. Авторы этой работы приходят к важному выводу, что, по крайней мере, некоторые крупные млекопитающие, характерные для евразийской тундростепи (mammoth steppe), возникли в суровом климате Тибета.

Анализ молекулярно-генетических и биогеографических данных указывает на происхождение шмелей в горных районах Центральной Азии в период между поздним эоценом и средним олигоценем (Hines, 2008). Отсюда они расселились по территории Евразии, проникли в Северную Америку через Берингию и далее — в Южную Америку по горным системам Анд.

Виды бабочек-волнянок рода *Gynaephora* — типичные элементы высокоарктической фауны (Макарова и др., 2012). Это *G. rossii*, широко распространённый в арктических и высокогорных регионах Голарктики, и близкий к нему *G. groenlandica* — эндемик Гренландии и Арктической Канады. У обоих видов имеется защитная реакция на сигналы летучих мышей, что связывают с недостаточным временем обитания в Арктике для атрофии этой адаптации. Некоторые данные по *Gynaephora* и близким родам указывают на происхождение этой группы в высокогорьях Центральной Азии (Trofimova, 2008; Yuan, Zhang, 2012).

Недавно нами изучен реликтовый вид пресноводных жемчужниц *Margaritifera laosensis*, населяющий горные районы Лаоса, и ранее отмеченный во Вьетнаме, Таиланде и Бирме (Болотов и др., 2013). Генетическое своеобразие этого вида, наряду с данными о древнейших находках ископаемых жемчужниц (датируемых верхним триасом и нижней юрой) в соседних горных провинциях Китая (обзор: Любас и др., 2012), позволяют предположить, что пресноводные жемчужницы также возникли в горных регионах Азии.

Исследование последовательностей гена COI мтДНК у миног рода *Lethenteron* показало, что в популяциях Арктики (от Белого моря до Аляски) распространены только гаплотипы, представленные на Дальнем Востоке, или гаплотипы, отличающиеся от них единственной нуклеотид-

ной заменой (Артамонова, Кучерявый, 2010). Наиболее вероятным местом происхождения рода *Lethenteron* является бассейн Амура. Многие плохо представлены в палеонтологической летописи; однако, наиболее поздний ископаемый представитель этой группы (возрастом около 125 млн лет) найден на территории Китая, во Внутренней Монголии (Chang et al., 2006).

В олигоценовых отложениях Цайдама (обширной котловины на северной окраине Тибета) обнаружены окаменелые остатки представителя подсемейства *Varbinae* (Chen, Liu, 2007). Эти рыбы — предки подсемейства *Schizothoracinae* (Васнецов, 1950). Древнейшие ископаемые *Schizothoracinae*, рода *Schizothorax*, известны из олигоцена восточного Казахстана, а рода *Schizopygopsis* — из среднего миоцена — нижнего плиоцена восточного Казахстана, горного Алтая и Монголии (Сычевская, 1986, 1989).

Интересно, что в нижнем-среднем плиоцене и плейстоцене западной Монголии выявлены представители другого эндемичного рода карповых — *Oreoleuciscus* (Сычевская, 1989), которые обитают в этом регионе до настоящего времени; видимо, эти рыбы вытеснили из региона представителей рода *Schizopygopsis*. Судя по молекулярно-генетическим данным, *Oreoleuciscus* произошли от северной формы — голяна Лаговского, *Phoxinus lagowskii* (Слынько, Боровикова, 2012).

Следует отметить, что появление в Центральной Азии эндемичных таксонов (таких, как рыбы рода *Oreoleuciscus* и подсемейства *Schizothoracinae*), видимо, существенно затруднило вселение на север южных форм рыб, поскольку эти эндемичные группы, хорошо адаптированные к условиям региона, способны эффективно противостоять новым вселенцам. Кроме того, уже длительный период существует цепь пустынь севернее Тибета, которая препятствует расселению рыб.

Таким образом, обширные горные регионы, видимо, играют значительную роль в формировании фауны северных широт. Логично предположить, что вытянутые в широтном направлении горные системы восточной Азии, образно выражаясь, служат «клапаном» «экваториальной помпы». В период потепления климата южные виды вселяются в регионы севернее горных цепей. В последующий период похолодания они оказываются «прижаты» к северным склонам и вынуждены адаптироваться к обитанию в холодных условиях. Популяции ограниченного размера, лишённые притока переселенцев с юга, оказываются в идеальных условиях

для формообразования. Наконец, в новый период потепления новые формы продвигаются на север.

Определённую роль в адаптации видов южного происхождения к холоду играет также процесс постепенного поднятия Тибета и других горных систем восточной Азии, хорошо известный геологам (обзоры: Юсов, 1958; Li, Fang, 1999; Spicer et al., 2003; Clark et al., 2004). При этом теплолюбивые виды постепенно оказываются во всё более суровых условиях обитания. Важно отметить, что процесс горообразования в Центральной Азии начался ещё в палеозое, поэтому «горный клапан» «экваториальной помпы» функционирует, видимо, очень длительное время.

Однако, на наш взгляд, собственно постепенное вздымание горных систем играет подчинённую роль по сравнению с действием описанного выше механизма «горного клапана» «экваториальной помпы». Так, поднятие гор на Новой Гвинее началось в конце третичного периода, но фауна пресноводных гидробионтов в высокогорьях этого острова чрезвычайно бедна (Polhemus, Allen, 2007). На высотах более 2 000 м полностью отсутствуют представители аборигенной ихтиофауны (хотя здесь успешно натурализовалась кумжа).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-91179, программ «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов») и УрО РАН № 12-П-5-1014, грантов Президента РФ для поддержки молодых кандидатов наук МК-2049.2013.4 и МК-2455.2013.4, Федеральной целевой программы «Кадры».

АНАЛИЗ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НИЖНЕЙ ОБИ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЕЁ ЭВОЛЮЦИИ

Никонова Н. Н.

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург, Россия: nikonova@ipae.uran.ru*

Изучение закономерностей динамики, функционирования и рационального использования экосистем поймы Нижней Оби проводились Институтом экологии растений и животных УрО РАН в течение ряда лет. Для исследований был выбран ключевой участок, расположенный в 60 км к северо-востоку от посёлка Мужа. Он обособлен четкими границами проток и составляет единое природное целое. Здесь представлен достаточно полный набор морфологических структур поймы, выражено разнообразие почв, растительного и животного мира. Был изучен экологический состав флоры растительных сообществ, выделены эколого-ценотические группы, проведён сопряжённый анализ животного населения с растительными сообществами и почвами на разных высотно-экологических уровнях.

Для выявления особенностей динамики экосистем в зависимости от режима поемности проведено повторное описание растительных сообществ. Составлена экологическая карта ключевого участка, в основе которой лежит геоботаническая информация. В результате сравнительного картометрического анализа полученных данных установлены наиболее существенные различия в составе и структуре пойменных сообществ на разных высотно-экологических уровнях.

Картируемой единицей экологической карты является вид экосистемы. Он объединяет всю совокупность биоценозов от начальной до субклимаксовой стадии, функционирование которых сохраняется в рамках определённых экологических условий. Для каждого вида экосистем выделены эколого-ценотические группы видов растений, которые можно определить как составные части экосистемы, включающие экологически, биологически и морфологически (на уровне жизненных форм) близкие видовые популяции, занимающие определённые экологические ниши в

экосистеме. Классификация экосистем производилась по эколого-физиологическим признакам растительного компонента с учётом топологических и эдафических факторов, а также продолжительности затопления.

Всего выделено семь видов пойменных экосистем, занимающих три высотно-экологических уровня. Каждый высотно-экологический уровень характеризуется определённым набором растительных сообществ: низкий — сорово-луговым, средний — лугово-кустарниковым, высокий — лесным и редколесно-болотным. Нет сомнения в том, что виды одного и того уровня всегда экологически, в известной мере, близки. Соотношение площадей высотно-экологических уровней ключевого участка: 81 % — низкий; 13 % — средний; 6 % — высокий.

В результате исследований установлено, что естественный процесс эволюции растительного покрова в пойме проходит ряд таких стадий, которые соответствуют видам пойменных экосистем. Такая смена стадий сопровождается сменой почв: песчаные частицы разного размера — аллювиальные болотные иловато-глеевые → аллювиальные болотные иловато-торфянисто-глеевые → аллювиальные дерново-глееватые → аллювиальные дерновые неоглеенные в комплексе с аллювиальными дерново-глееватыми → аллювиальные оподзоленные → торфянистые глеевые. В силу эволюционно-исторических причин в пойме наблюдается смена жизненных форм: гидрофиты → гемикриптофиты → фанерофиты. Изучение эволюции фитоценозов является наиболее сложным синтетическим исследованием в геоботанике и поэтому должно осуществляться с привлечением возможно большего количества самых разнообразных данных. Одной из задач такого синтетического исследования является построение эволюционной классификации типов растительности и составляющих их, менее крупных ценологических единиц. Применительно к растительности необходимо разделять её динамику и эволюцию. К динамике нами относятся многочисленные текущие изменения в составе и структуре сообществ в связи с изменениями как антропогенных, так и экологических факторов. При характеристике видов экосистем учитывался состав, структура, пространственное размещение на топологическом профиле, высотная приуроченность, продолжительность затопления, количественное соотношение эколого-ценологических групп в составе видов экосистем, почвы, видовой состав рыб и мелких млекопитающих.

Закономерности размещения экосистем в пространстве часто отражают их смену во времени.

Поскольку известна продолжительность затопления видов экосистем, диапазон высот и величина отложения наилка, а также площадь их распространения, нами вычислено, что наиболее молодыми сукцессионными стадиями в пойме Нижней Оби являются гидро-гигрофильно-соровая, возраст которой в среднем составляет 425 лет, и гигрофильная сорово-осоковая — 615 лет. В них со скоростью 0,03—0,05 км²/год происходят динамические процессы, которые являются необратимыми, поэтому, на наш взгляд, их можно считать эволюционными.

Возраст экосистем среднего экологического уровня колеблется в пределах 1330—1945 лет, и соответственно скорость эволюции замедляется в 10 раз. Наиболее старыми являются лесные и редколесно-болотные экосистемы, возраст которых от 7 065 до 7 630 лет. Скорость их эволюции замедляется в 100 раз и составляет 0,0003—0,0004 км²/год.

Таким образом, можно предположить, что начальным этапом формирования территорий с лесной и редколесно-болотной растительностью в пойме Нижней Оби можно считать одну из средних фаз атлантического периода голоцена. Исходя из того, что существует определённое соответствие между видами экосистем и высотно-экологическими уровнями, можно допустить, что в процессе эволюционного развития требуется разное время для смены, как экосистем, так и высотно-экологических уровней. Это время мы понимаем как темп эволюции. Располагая цифровыми и картографическими материалами, было определено, что при смене видов экосистем необходимо 200—600 лет, а при смене высотно-экологических уровней — от 1 500 до 6 000 лет. Такие расчёты могут помочь при проведении работ по реконструкции палеоландшафтов, а также оптимального использования пойменных земель.

ЭВОЛЮЦИЯ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ БАЛОЧНОГО ЛАНДШАФТА СЕВЕРА СТЕПИ УКРАИНЫ

Шупова Т. В.

*Научный центр экомониторинга
и биоразнообразия мегаполиса НАН Украины
Киев, Украина: tv.raksha@gmail.com*

Современный уровень трансформации ландшафтов привёл к значительным, необратимым нарушениям природной среды, следствием которых являются изменения населяющих их сообществ растений и животных. Перестройки природных комплексов вызывают элиминацию одних видов и вселение других. Мы сравниваем материал по гнездовой орнитофауне, собранный в 1992/94 и 2012 гг. на территории северной части степной зоны Украины. Цель её — показать возможные пути эволюции орнитокомплексов балочного ландшафта этого региона.

В данной работе мы анализируем изменения орнитофауны двух модельных участков, произошедшие за обозначенный период, в биотопах, представляющих комплекс степного разнотравья, изрезанный пологими балками с древесной растительностью. На территории одного из них (участок № 1) расположены пруд и небольшой заброшенный глиняный карьер. Вокруг располагаются сельскохозяйственные поля, а в отдалении — посёлок. Пруд, на сегодняшний день, сдан в аренду для рыбозаведения, что несколько увеличивает рекреационную нагрузку за счёт лова рыбы. Участок № 2 находится недалеко от береговой линии реки Ингулец и включает, помимо комплекса степного разнотравья, изрезанного пологими балками, небольшие выходы гранитных скал над почвенным покровом. Ландшафты, окружающие этот стационар, трансформированы сильнее. Непосредственно к исследуемому биотопу примыкают: посёлок, активно используемая автомобильная трасса, сельскохозяйственные угодья, территорию пересекает грунтовая дорога. За период исследований здесь существенно увеличилась рекреационная нагрузка в связи с активным посещением любителями спортивной рыбалки расположенной рядом реки. Обе модельные площадки неудобны для сельскохозяйственного освоения, благодаря чему они сохранили естественный для региона облик.

За весь период наблюдений орнитофауна модельных участков составила 70 видов 14-ти отрядов. С 1992/94 по 2012 гг. число птиц, гнездящихся в исследуемом биотопе Кировоградской области (участок № 1), сократилось с 39 видов 12 отрядов до 15 видов 5 отрядов. Неизменно гнездится 10 видов птиц, что составляет 20,8 % от общего количества зарегистрированных здесь видов. В модельном биотопе Днепропетровской области (участок № 2) список гнездящихся видов птиц уменьшился с 39 видов 10 отрядов до 25 видов 6 отрядов. Постоянными его обитателями является 17 видов птиц — 35,4 % от общего количества видов.

Трансформации состава доминирующих в орнитокомплексах видов происходят в различных направлениях. В 1992/94 гг. на исследуемой площадке № 1 доминируют по численности птицы, устраивающие гнёзда в стенке глиняного карьера: береговая ласточка (*Riparia riparia*), золотистая щурка (*Merops apiaster*) и полевой воробей (*Passer montanus*). К 2012 году в орнитокомплексе модельного биотопа на этих позициях остаётся только золотистая щурка. Береговая ласточка полностью прекращает гнездиться, а полевой воробей снижает плотность до 2,0 пар/км учётной линии. В орнитокомплексе модельного участка № 2 в 2012 году доминируют виды, характерные для селитебных территорий исследуемого региона, вытесняя полевого жаворонка (*Alauda arvensis*) и обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) на позиции субдоминантов, а природная популяция чёрного стрижа (*Apus apus*), занимавшая ранее доминирующие по численности позиции, полностью элиминирует.

Основная часть орнитокомплексов, на протяжении всего периода развития, представлена малочисленными видами: 56,4—50,0 % — на участке №1 и 69,2—66,7 % — на участке № 2, с чем, возможно, и связано столь существенное сокращение видового состава гнездящихся птиц. Хотя помимо малочисленных видов прекращают гнездиться даже виды, изначально находившиеся в статусе доминантов и субдоминантов.

Перераспределение птиц по типу гнездования также проходит различными путями, хотя большая часть птиц гнездится на деревьях и кустарниках. На участке № 1 идёт увеличение доли кампофилов как по видовому составу, так и по относительному обилию гнездящихся пар. Относительное обилие птиц, гнездящихся в норах в глиняных обрывах, несколько увеличивается на фоне снижения количества видов, использующих эти

станции. Доля всех остальных групп птиц снижается. На участке № 2 увеличивается относительное обилие птиц, использующих для устройства гнёзд предметы антропогенного происхождения, в то время как на участке № 1 эта группа птиц не представлена вовсе. Относительное обилие птиц других групп снижается. Относительная плотность гнездования птиц в целом изменилась слабо: на участке № 1 — с 2,3 + 0,48 до 2,1 + 0,74 пар/км, а на участке № 2 — с 2,2 + 0,33 до 2,7 + 0,53 пар/км маршрута.

Таким образом, за период с 1992/94 по 2012 гг. на территории модельных балочных ландшафтов севера степной зоны Украины происходит снижение количества гнездящихся видов птиц и смена видового состава орнитокомплексов на 64,6—79,2%, элиминация и снижение численности не только редких и малочисленных видов, но и обычных для данного региона.

Трансформации состава орнитокомплексов идут различными путями. С одной стороны, наблюдается элиминация степных видов и замена их в орнитокомплексе синантропами, с другой, на участках, в меньшей степени страдающих от рекреационной нагрузки, происходит увеличение относительного обилия кампофилов. В любом случае, большая доля птиц, обитающих в балочном ландшафте, является дендрофилами.

Отмечено снижение количества востребованных птицами гнездовых станций за счёт неиспользования станций, подверженных большей степени риска гибели от деятельности человека.

Секция
ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ
ИССЛЕДОВАНИЙ

Устные доклады

ПОДХОД С. И. МАЛЫШЕВА
К ЭВОЛЮЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Гороховская Е. А.

Институт истории науки и техники РАН

Москва, Россия: elglasius@gmail.com

С. И. Малышев (1884—1967) — выдающийся исследователь поведения перепончатокрылых, их образа жизни и эволюции, автор классического труда «Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции» (1966). Его работы до сих пор ценят как источник сведений о биологии перепончатокрылых и обсуждают, насколько убедительны его гипотезы о происхождении конкретных групп перепончатокрылых в свете современных данных. Однако практически не рассматривается разработанный Малышевым оригинальный и глубокий подход к эволюции поведения животных в целом, вероятно, потому, что он представлен по большей части имплицитно и не сформулирован в виде обобщающей теории. Были проанализированы теоретические представления Малышева, проведена попытка реконструировать этот подход.

Главный предмет исследования у Малышева — материнское поведение перепончатокрылых, обеспечивающее заботу о потомстве. По отношению к поведению Малышев использует функциональный подход, причём в двух смыслах. Во-первых, он традиционно описывает поведение по его результату: например, откладка яйца, ловля добычи, рытьё норки и т. п. (форма движений описывается редко) и, во-вторых, что главное, рассматривает поведение как целостную функциональную систему, разрабатывая подход к теории функционального анализа поведения. Целостность функциональной структуры поведения определяется успешным выполнением биологической задачи.

Малышев рассматривает иерархическую организацию поведения в его функциональном аспекте, при этом каждый уровень иерархии представляет целое и вся совокупность уровней также. В наиболее явном и формализованном виде иерархия поведения представлена для особобразных. Реконструируя эту иерархию, можно сказать, что самый верхний уровень — это образ жизни вида, следующий уровень — материнская деятельность, включающая последовательности действий, каждое из которых достигает определённого результата, например, добывание жертвы или сооружение гнезда. Эти действия складываются из более простых актов (например, добывание жертвы может включать её отыскание, нападение на неё, парализацию и перенос для временного хранения), а простые акты, в свою очередь, состоят из ещё более простых действий.

Свою концепцию эволюции поведения перепончатокрылых Малышев разрабатывал, исходя именно из такого понимания поведения как функционального единства. Хотя Малышев и выдвигает гипотезы о том, от какой именно другой группы произошла данная группа перепончатокрылых, анализ труда Малышева привёл к выводу, что у автора идёт речь не собственно о филогенезе, а о закономерностях эволюции самого поведения без обязательной привязки к определённым таксономическим группам. Рассматриваемые Малышевым фазы эволюции инстинктов и образа жизни не тождественны филогенетическим стадиям, относящимся к конкретным систематическим группам, это — *фазы логических переходов в функциональной эволюции поведения как особой системы*. Они лишь могут получать названия по характеру поведения конкретных, ныне живущих групп: «первично-осиная (помпилоидная) фаза» или «четвертая осиная (бембекоидная) фаза». *Фазы — это формы инстинктов, их содержание*.

В эволюции поведения Малышев выделяет последовательные ряды переходных форм, где одна фаза закономерно следует за другой. При этом он показывает, между какими формами поведения переходы возможны, а между какими нет. Из одной формы могут быть переходы к разным вариантам, от каждого из которых может быть свой путь эволюции. Строятся ряды, где не могут быть пропущены промежуточные этапы. Отсюда Малышев делает вывод о возможности искать недостающие звенья. В предложенном им подходе к эволюции поведения *пространство форм*

инстинктов представляет собой закономерно упорядоченную целостную систему.

В разработанной Малышевым концепции сходство поведения и переходы от одной фазы его эволюции к другой не обязательно свидетельствуют о едином филогенетическом пути, часто это параллелизмы (например, сфекоидные и вespoидные осы проходили одни и те же поведенческие фазы). Разные фазы могут быть в пределах одного рода и даже вида — у разных поколений. Предыдущие стадии могут наблюдаться у представителей группы, по имени которой названа последующая стадия, и наоборот.

Причины перехода от одной фазы эволюции поведения к другой Малышев объясняет тем, что можно называть «биологической логикой». Под ней понимаются изменения поведения, которые определяются биологическими задачами, стоящими перед животным, его образом жизни и возможностями преобразовывать поведение, исходя из его организации на каждом этапе эволюции. Эволюционные переходы по биологической логике, которые можно найти в исследовании Малышева, включают следующие варианты.

1. Лёгкость перехода от одного типа поведения к другому при возможности незначительных изменений и в силу условий жизни, благоприятствующих таким изменениям.

2. Развитие и усложнение поведения, встречавшегося на предыдущей фазе в зачаточном или неполном виде.

3. Изменения, исправляющие недостатки предыдущей фазы.

4. Появление одних черт поведения открывает возможность других его изменений на той же фазе или в следующей.

5. Необходимость постепенного перехода от одного типа поведения к другому с прохождением последовательных фаз без скачка, связанного с глубокой перестройкой всего поведения.

Анализируя труд Малышева, обнаружено, по крайней мере, три разновидности факторов, которые, по его мнению, способствуют эволюции инстинктов. Прежде всего, это то, что можно назвать биологической логикой в различных её проявлениях. Во-вторых, он ссылается на регуляторный механизм, аналогичный онтогенетическим регуляциям. Благодаря такой регуляции изменение одного из звеньев в последовательности

инстинктивных действий вызывает согласованное изменение остальных. Третьим фактором является переход инстинкта, достигшего высокого уровня развития, в подвижное состояние, которое облегчает возможность дальнейшей его эволюции.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ И СОВРЕМЕННАЯ РОССИЯ

Конашев М. Б.

*Санкт-Петербургский филиал Института истории
естествознания и техники РАН*

Санкт-Петербург, Россия: mbkonashev@mail.ru

Одним из наиболее характерных символов современности и показателем состояния современного российского общества является отношение к теории биологической эволюции. В СССР эволюционная теория была важным элементом науки и образования, являясь одной из основ научного мировоззрения. Современная Россия занимает одно из первых мест по нападкам на теорию эволюции.

Российские антиэволюционисты занимают крайне воинствующую позицию, требуя запретить преподавание эволюционной теории в школах и ВУЗах. Публикуются книги, в которых взамен дарвиновской теории эволюции предлагается «православная концепция эволюционной биологии». Издаются переводы зарубежных книг по «научному креационизму». Критики эволюционной теории игнорируют тот факт, что эволюционная теория, сохраняя преемственность с теорией эволюции Ч. Дарвина, постоянно развивалась, вбирая в себя всё лучшее из других эволюционных, в том числе недарвиновских, гипотез и теорий, и давно уже стала неотъемлемой частью не только науки, но и мировой культуры. Особенность их позиции состоит в том, что в своей критике эволюционной теории они фактически придерживаются принципа двойных стандартов. Противники теории эволюции требуют научных доказательств, громко заявляют о её несоответствии научным критериям и нормам, но при этом отказываются следовать этим критериям, нормам и правилам в своей критике. При этом, как правило, они воспроизводят либо отбро-

шенные идеи прошлого, часто вовсе ненаучные, либо утверждения тех физиков, математиков и философов, которые не решились бы высказывать аналогичные «свежие» подходы в своей собственной профессиональной сфере, не рискуя потерять безвозвратно свою научную репутацию. Более того, они требуют от науки заведомо невозможного — доказательства научных положений ненаучными методами, а любых произвольных высказываний научными. Так, один из ниспровергателей теории эволюции, отец Константин Буфеев заявляет, что доказательством эволюции было бы превращение одного вида в другой непосредственно на глазах наблюдателя, буквально повторяя требование одного из американских креационистов прошлого века Ф. Л. Марша о лабораторной демонстрации макроэволюции.

Противники эволюционной теории создают и активно распространяют новый постсоветский миф об этой теории вместо или в добавление к двум предыдущим — западному и сталинистскому.

Западный или сциентистский миф заключался в представлении о том, что теория эволюции может быть применима там, где она, на самом деле, не применима. Например, объяснить социальную этику человека через механизм биологического естественного отбора. Наибольшее распространение этот миф получил в США. Биологическая и социальная эволюция человека не одно и то же, и механизмы биологической эволюции не действуют на более высоком уровне социальной эволюции. Никому из серьёзных политологов не придёт в голову пытаться объяснить причины возникновения международных конфликтов борьбой за существование между человеческими расами, как это пытались сделать социал-дарвинисты конца XIX в.

Сталинистский миф, созданный сталинскими идеологами в купе с лысенкоистами, состоял в попытке представить теорию эволюции в качестве буржуазной реакционной теории. На борьбу с этим мифом, как и с лысенкоизмом в целом, отечественные биологи потратили немало героических усилий, благодаря которым теория эволюции была реабилитирована и возвращена в школьные и вузовские программы, а также под псевдонимом «дарвинизм в XX веке» — в научно-популярную литературу.

По злой иронии истории, постсоветский миф оказался зеркальным отражением сталинистского: теория эволюции есть реакционное

псевдонаучное учение, культивировавшееся... марксизмом. Постсоветские мифотворцы почти буквально повторяют приёмы и методы на словах осуждаемой ими сталинской пропаганды и так же заменяют научную аргументацию политико-идеологическим окриком и доносом.

Став одним из величайших переворотов в науке, научной картине мира и мировоззрении сначала относительно небольшого круга образованных людей, а затем всё большего числа «простых граждан» по всему миру, теория эволюции была и по сей день остаётся одним из важных факторов эволюции человечества. Как биология и наука в целом, так и культура, само существование и развитие человечества теперь без неё невозможны. В результате сначала биологической, а затем социальной эволюции человек оказался на таком этапе своей эволюции, когда, согласно Дж. Хаксли, его собственная эволюция и эволюция всей биосферы напрямую зависит от него самого и, в первую очередь, от того, насколько он овладеет её управлением. Управление эволюцией предполагает достаточное для этого знание её законов и механизмов. В настоящее время вопрос уже не в том, учиться или не учиться управлять эволюцией, а лишь в том, сумеет или нет человек развить эволюционную теорию и базирующиеся на ней биосферные, социально-культурные и иные практики адекватно стоящей перед ним задаче создания технологии овладения эволюционным процессом. В первом случае, при должной осторожности и мудрости по Ф. Г. Добржанскому, его ждёт выживание и прогресс, благосостояние и счастье. Во втором — в лучшем случае стагнация и регресс, в худшем — незавидная участь десятков и сотен тысяч уже вымерших до него видов.

Вот почему теория эволюции также актуальна сегодня, как и вчера, и будет ещё более актуальна завтра. Без неё немыслима не только вся биология, но и в широком смысле вся наука. Без неё немыслима и человеческая практика, поскольку в конечном итоге деятельность современного человека уже является созданием своей собственной эволюции, и эволюции всей биосферы. Без неё невозможно современное научное мировоззрение, образование и воспитание современного человека, способного управлять своей собственной эволюцией и эволюцией всей той части мира, которая оказалась включённой в сферу его деятельности и за которую он давно уже несёт ответственность.

Именно поэтому теория эволюции должна снова стать одной из краеугольных основ научного образования в средней и высшей школе России и одним из главных элементов научного мировоззрения, а её развитие и подготовка необходимых для этого кадров, научных и образовательных программ — приоритетной задачей. Без развития современной науки, неотъемлемой частью которой является теория эволюции, Россия не только не вернёт себе статус великой державы, но и ни на йоту не продвинется по пути действительного возрождения страны, не сможет достичь действительных успехов в экономике, культуре и политике. Таковы реалии эволюции того мира, в котором существует Россия и который возник как «естественный» продукт гибели СССР. В этом мире есть только один выбор — между будущим России и Россией без будущего.

Э. МАЙР И С. ДЖ. ГУЛД КАК ИСТОРИКИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ: МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Кузин И. А.

*Философский факультет МГУ
Москва, Россия: ikuzin@gmail.com*

Возникновение и развитие науки Нового времени сопряжено с развитием концепции метода (Ф. Бэкон, Р. Декарт, И. Ньютон и др.). Первоначально метод понимался как логический (Дж. Ст. Милль, логические позитивисты), однако современное разнообразие научных методов включает различные предметные области. С середины XX века в исследованиях по истории, философии и методологии науки актуальной оказывается проблема соотношения научной теории и истории этой теории. Отдельный интерес представляют случаи, когда занятия теорией и историей совмещает один и тот же человек. Среди крупнейших современных эволюционистов специально делали предметом рассмотрения историю эволюционной теории Эрнст Майр и Стивен Дж. Гулд. Э. Майр посвятил истории эволюционной биологии 330 страниц своего труда *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance* (Mayr, 1982). С. Дж.

Гулд отвел 500 страниц главного своего труда *The structure of evolutionary theory* под раздел, озаглавленный «История логики дарвинизма и споров вокруг него» (Gould, 2002).

Учёных, занимающихся историей своей научной дисциплины, обычно обвиняют в презентизме — тенденции рассматривать прошлое с точки зрения настоящего, не избежал этого обвинения и Майр (Mayr, 1990). Каким образом дилемма презентизма и антикваризма может быть разрешена в случае изучения истории эволюционной теории? Майр указывает, что его подход к истории науки был вдохновлён и не слишком отличается от «истории идей» А. Лавджоя (Lovejoy, 2001). Майр использует понятие «компонента теории» («идея», «понятие»), соответствующее «элементарной идее» Лавджоя, множеством различных способов. Наиболее развитым применением понятия «компоненты теории» является построение классификации конкурирующих теорий по их отношению к компонентам, которые Майр выделяет в одной из них. Второе рабочее понятие Майра можно обозначить как «продуктивную ошибку». Существенными свойствами продуктивной ошибки является конкретность и категоричность предложенного решения, что провоцирует выдвижение антитезиса. В сходном контексте с продуктивной ошибкой употребляется понятие «диалектическое противоречие». Ещё одним важным рабочим понятием у Майра является «идеология», или «базовая философия». Майр сопоставляет идеологии попарно, и ключевой оппозицией для его книги является пара «эссенциализм — популяционное мышление», которая используется Майром не только для упорядочения исторического материала, но и для утверждения тезиса об автономии биологии по отношению к физике и математике.

Гулд объединяет темы своих научных интересов — макроэволюцию и историю науки — под общей шапкой «истории в самом широком смысле». Гулд уклоняется от обсуждения общих вопросов методологии изучения истории человеческой мысли, а при обсуждении эволюционной истории во множестве использует эволюционные метафоры.

Описание структуры эволюционной теории по Гулду сходно с описанием исследовательской программы у Лакатоса (Лакатос, 2001), выделявшим «жёсткое ядро» и меняющийся «защитный пояс». Гулд проводит аналогию теории с ветвящимся кораллом, в котором можно выделить

три уровня ветвей, отрезание по которым приводит, соответственно, к гибели теории, её ревизии или к второстепенным её изменениям. Историю науки Гулд рассматривает как своеобразные эксперименты в нескольких повторностях по решению одних и тех же научных проблем.

По Гулду, в случае дарвинизма совпадают логика, история и теория: особенности логики первоначальной формулировки эволюционной теории Дарвином тесно связаны с направлениями последующих эволюционных споров и с теми ревизиями, которой она оказывается подвергнутой в современной теории эволюции. Это совпадение, по мнению Гулда, не является само собой разумеющимся, а определено вкладом в эволюционную теорию Дарвина. Однако здесь (учитывая, что Гулд был марксистом) можно углядеть аналогию с методом Маркса (Чусов, Фролов, 2009). По Марксу пунктом единства исторического и логического является начало устойчивого воспроизводства новой сферы деятельности. В данном случае такой сферой деятельности является эволюционная биология, а началом — публикация работы Дарвина «О происхождении видов...» Объективно совпадают историческое начало и простейшее диалектическое отношение, являющееся пределом расчленения исследуемого предмета (простейшая абстракция). В случае работы Дарвина такой простейшей абстракцией, исходя из работы Гулда, оказывается противоречие исторического метода и предмета естественных наук, разрешение которого, по Гулду, имеет два аспекта — методологический и теоретический. Гулд выделяет четыре метода исторического исследования в естественных науках, которые кратко можно обозначить как экстраполяцию, интерполяцию, выдвижение экономных гипотез и изучение аномалий. С теоретической точки зрения Гулд считает ключевыми три принципа дарвинизма, полное отрицание любого из которых приводит к гибели теории, но ревизию которых он считает возможной и даже нужной. Это утверждение о действии в природе естественного отбора на уровне организмов, утверждение о творческой роли естественного отбора и утверждение о сводимости законов макроэволюции к законам микроэволюции. Три эти «темы» дарвиновской теории являются, согласно Гулду, воплощением на материале биологии наиболее общих научных вопросов: объяснения, природы изменения и истории.

Существенным рабочим понятием Гулда, которое он использует для ревизии теории Дарвина, являются «слабости» («исключения», «су-

щественные опасения») теории. Важной оппозицией, позволяющей упорядочить исторический материал, для Гулда является пара «функционализм — структурализм (формализм)». Эта дихотомия не является такой вездесущей, как «эссенциализм — популяционное мышление» у Майра. Но для обоих авторов используемая ими оппозиция является тотальной в том смысле, что выходит за пределы биологии: у Гулда — в область геологии, оказываясь связанной с национальными интеллектуальными традициями и, таким образом, также с глубинными и слабо рефлектируемыми основаниями мышления учёных.

И Гулд, и Майр используют настоящее науки для понимания её прошлого, и в этом смысле являются презентистами. Что касается обратного движения, то Майр использует далёкое прошлое для понимания недавнего (возникновения СТЭ), для понимания же настоящего гораздо более содержательной выглядит работа Гулда.

Заключение:

1. Если работа Гулда является попыткой описания структуры эволюционной теории в её развитии, то работа Майра — скорее, её постоянной деконструкцией, разбиением на компоненты.

2. Эту разницу в подходах можно объяснить тем, что перед авторами стояли разные задачи. Гулд должен был представить новый вариант эволюционной теории и убедить читателя в логичности её структуры и наличии исторической преемственности. Задача Майра — описать уже сложившуюся Синтетическую теорию эволюции, показать многочисленные пути, неизбежно ведущие к её возникновению.

3. Как показывает анализ историографического подхода Майра и, в особенности, Гулда, для решения проблемы соотношения презентизма и антикваризма интересным оказывается диалектический метод, причём в версии Маркса.

4. Можно заметить аналогию между методологией исторической и научной работы для каждого из авторов: для биологических работ Майра скорее характерны популяционное мышление и функционализм, в то время как для Гулда — эссенциализм (до некоторой степени) и структурализм.

5. У Гулда эта аналогия доходит до того, что эволюционная теория оказывается, фактически, «сама себе историографией».

**ПРАЗДНОВАНИЕ ЮБИЛЕЕВ ДАРВИНА
В ВЕЛИКОБРИТАНИИ, 1909—2009
(ПО МАТЕРИАЛАМ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ПЕЧАТИ)**

Лоскутова М. В.

*Санкт-Петербургский филиал
Института истории естествознания и техники РАН
Санкт-Петербург, Россия: mvlosk@yandex.ru*

В последнее десятилетие историки науки разных стран обратились к изучению того, как в разное время в разных национальных контекстах праздновались юбилеи и другие памятные даты, связанные с жизнью выдающихся учёных. Обращение к подобным сюжетам в какой-то степени — дань общему увлечению исторической науки вопросами коллективной памяти, массового исторического сознания в последнее десятилетие XX в., начавшемуся с появлением известной работы Пьера Нора и его коллег «Франция — места памяти» (1984—1992). Последнее исследование не только рельефно показало несовпадение многих общепринятых концепций исторической науки и массовых представлений о прошлом, но в то же время и продемонстрировало сложную структуру последних, наличие у этих представлений собственной истории, отражающей воздействие множества политических, социальных, идейных факторов. С тех пор одним из наиболее востребованных направлений стало изучение «коммеморативных практик» — тех форм, в которых общество в целом или какая-то отдельная группа актуализирует сложившиеся образы и представления о прошлом в целях осмысления собственного положения, укрепления групповой солидарности или же упрочения своих позиций в диалоге с другими группами.

К настоящему времени в зарубежной литературе существует ряд работ, посвящённых истории меняющегося восприятия Дарвина и эволюционной теории в массовом сознании Западной Европы и Северной Америки на протяжении второй половины XIX—XX вв., в том числе — несколько статей, специально посвящённых празднованию юбилеев Дарвина в 1909, 1959. Однако эти последние работы касаются всё же, в основном, реакции научного сообщества на памятные даты, а не восприятия

Дарвина и эволюционной теории широкой публикой. Наше исследование, основанное на материалах периодической печати Великобритании за 1909, 1959 и 2009 гг., позволяет не только дополнить картину, но и проследить долговременные изменения в общественном сознании этой страны в данном вопросе.

Сопоставление общего числа и объёма публикаций, посвящённых Дарвину, в юбилейные 1909 и 1959 гг. показывает как беспрецедентный общественный интерес к эволюционной проблематике, к проблемам биологической науки в целом, в начале XX в., так и его определённое угасание в середине этого столетия. В какой-то степени последнее явление можно объяснить тем, что в 1950-е гг. внимание прессы в значительной степени было поглощено успехами физических наук и освоения космоса. В то же время, в этот период эволюционная теория перестаёт восприниматься сквозь призму противостояния науки и религии, как это было в первые десятилетия XX века. Наконец, итоги второй мировой войны, значительная демократизация общества и рост антиколониальных движений в послевоенные десятилетия практически исключили возможность использования имени Дарвина и основных положений эволюционной теории для обоснования различных расистских концепций, уже начинавших набирать силу в 1909 г. Дальнейшее развитие новых средств массовой коммуникации затрудняет корректное сопоставление юбилея 2009 г. со своими предшественниками. Можно лишь констатировать нарастающую коммерциализацию памятных торжеств, превращение образа Дарвина в объект массовой культуры.

Сопоставление публикаций, появившихся в юбилейные годы в изданиях различной идеологической ориентации, как например, «Таймс» и «Гардиан» («Манчестер Гардиан» для 1909 г.), позволяет также показать, как обсуждение в массовой печати общих проблем эволюционной теории соотносилось с более широким контекстом, в котором параллельно шло обсуждение злободневных социально-политических вопросов, что особенно хорошо видно в начале XX в. Наконец, особый интерес представляет взаимодействие собственно научного сообщества, видных британских биологов-эволюционистов и массовой печати, оставившее след на страницах газет и журналов, которому также будет уделено внимание в нашем сообщении.

А. Н. СТУДИТСКИЙ — НЕЗАМЕЧЕННАЯ ГИПОТЕЗА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЭУКАРИОТНЫХ КЛЕТОК И НЕКОТОРЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА В ПОЛЬЗУ ЕЁ ДОСТОВЕРНОСТИ

Натяганова А. В.

Лимнологический институт СО РАН

Иркутск, Россия: avn61@mail.ru

Александр Николаевич Студитский (07.01.1908—26.04.1991) — выдающийся советский учёный-биолог. Окончил биологический факультет МГУ. Области научных интересов: цитология, эмбриология, гистология. Опубликовал более 300 научных работ. Наряду с плодотворной научной деятельностью Александр Николаевич был профессором МГУ и читал курсы лекций, а также заведовал кафедрой гистологии биологического факультета. Более 50 лет он проработал заместителем директора по науке в Институте эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. Принимал активное участие в редакционной деятельности научных журналов. Наибольшую известность получило его открытие способности мышечных тканей к восстановлению, на базе которого в медицине разработаны методы пересадки мышечной ткани от одного органа к другому.

Не менее весомым вкладом в познание жизни является гипотеза А. Н. Студитского о синбактериогенном возникновении эукариотных клеток. Впервые она опубликована в 1962 году (Арх. анат., гистол., и эмбриол., т. 42, № 3) и убедительно обоснована на фактическом материале в книге «Эволюционная морфология клетки», которая вышла в издательстве «Наука» в 1982 году. Суть её заключается «в эволюционном происхождении клетки путём комплексования, или интеграции, клона-колонию бактериоподобных организмов, объединённых общим пищевым актом». А. Н. Студитский подчеркивал, что предложенная гипотеза коренным образом отличается от доминирующей гипотезы эндосимбиогенеза (Mereschkovskiy, 1910; Margulis, 1971; Тахтаджян, 1973). По его мнению, основу симбиоза составляет структурное объединение и взаимодействие между таксономически далёкими и физиологически разнородными организмами, вследствие их различий в организации и метаболизме с целью

компенсации отсутствующих друг у друга функций. Данное обстоятельство, полагал он, не может привести к возникновению нового единого организма. Путь построения функциональных конструкций эукариотной клетки из протоклеток колонии — наиболее реальный, считал он, и подобен тому, как многоклеточный организм строит свои органы из клеток. Отражение этого пути А. Н. Студитский видел в телофазе митотического деления — стадии, где из разделившейся надвое материнской клетки происходит рождение двух дочерних клеток в ходе их монтажа из новообразованных ядерных и цитоплазматических органелл. Ссылаясь на сравнительно-эмбриологический метод в эволюционной морфологии животных, на основе которого были разработаны биогенетический закон (повторение зародышами некоторых из эмбриональных стадий предков), теория филэмбриогенеза и учение о функционально-морфологическом прогрессе (Геккель, 1866; Ковалевский, 1871; Северцов, 1910; Шмальгаузен, 1923), он предлагал рассматривать процесс новообразования клеток как рекапитуляцию филогенетического конструирования эукариотной клеточной организации путём комплексования протоклеточных организмов. Если общепринято, что принцип рекапитуляции (отражение филогенеза в онтогенезе) проявляется на всех уровнях биологической организации (организменном и органном), то он должен быть актуальным и для клеточного уровня: в онтоцитогенезе — индивидуальном развитии клетки — должен отражаться метацитогенез — процесс её структурной дифференцировки, связанный с функциональной специализацией. Отмечая, что его гипотеза может не быть единственно правильной, А. Н. Студитский полагал всё-таки, что она наиболее соответствует тому огромному разнообразию фактов, с которым имеет дело современная цитология и позволяет объяснить то, что в свете других концепций представляется спорным. В частности, у этой гипотезы нет проблем с объяснением появления клеточного ядра, которое, предполагается, возникло в ходе интеграции протоклеток как центральный комплекс, специализированный на репродукционной функции.

В многочисленных публикациях, посвящённых проблеме происхождения эукариотных клеток, об этой, заслуживающей самого пристального внимания гипотезе А. Н. Студитского, к сожалению, не упоминается. А между тем, похожий взгляд появился как у отечественных, так и у за-

рубежных эволюционистов. Так, А. Марков и А. Куликов (2005) считают, что «появление эукариот следует рассматривать как результат длительного развития интеграционных процессов в прокариотном сообществе». «Эукариотные клетки возникли в ходе интеграции и перераспределения гиперструктур, основанных на молекулярной комплементарности из сообщества прокариотических клеток» — независимо от россиян полагают иностранные коллеги (Norris and Root-Bernstein, 2009).

Исследования по изучению межклеточных взаимодействий и коммуникации у прокариот показали, что для них характерен общественный образ жизни и различные виды коллективного поведения (Shapiro, 1988; Andrews, 1998; Медведева и др., 1991; Олескин, 2007; Николаев, Плакунов, 2007). Бактерии формируют надклеточные системы (колонии, биопленки, флоры и др.), характеризующиеся целостностью, единым жизненным циклом и которые рассматриваются как бактериальные биосоциальные системы. В их пределах клетки претерпевают различную морфологическую дифференцированность и специализированность по функциям. Бактериальные клетки совместно образуют структуры, служащие «органами» для целой биосоциальной системы (например, водоносные каналы, наружную мембрану целой колонии, гемопротеинсодержащие гемосомы, а также внеклеточный биополимерный матрикс как структурную основу колонии) (Олескин, 2007). Таким образом, на мой взгляд, эти особенности прокариот делают гипотезу А. Н. Студитского правдоподобной и способной объяснить некоторые другие биологические загадки, например, морфогенез кремнийсодержащих покровов (панцирей) диатомовых водорослей. Панцири представляют собой микроструктуры (от 1 мкм до 5 мкм) разнообразной правильной формы, стенки которых видоспецифически и изящно орнаментированы. Доминирующая симбиогенная гипотеза о происхождении эукариотных клеток не позволяет понять биоинженерию этих водорослей на протяжении уже более трёхсот лет.

В ходе исследования, цель которого состояла в описании хромосомных наборов двух видов диатомей был выявлен ранее неизвестный феномен взаимодействия субстанции стенок их панцирей с ДНК-специфическими реагентами (красителями DAPI, этидиумом бромидом и метиловым зелёным, ферментом дезоксирибонуклеазой I). Аналогичные цитологические проявления были замечены и в других работах, где в иллюстраци-

ях также отчётливо просматривается интенсивное окрашивание стенок панцирей после их обработки красителем DAPI и антителами на гистоны (Allaway et al., 2008; Bruckner et al., 2008). На основе этих фактов сделано заключение о наличии ДНК в стенках кремнистых покровов (Натяганова, 2006). К настоящему времени структурная роль в образовании биокремнезёма диатомей показана для целого ряда органических соединений: специфических пептидов, длинноцепочечных полиаминов, микоспорин-подобных аминокислот, структурных полисахаридов, фосфорилированных сахаров. Тем не менее, структурную роль ДНК в образовании минерализованных клеточных покровов трудно представить в рамках концепции эндосимбиогенеза, согласно которой происхождение диатомей связывают с вторичным симбиозом, когда клетка с симбиотом была ещё раз поглощена другим прокариотом. Однако, опираясь на гипотезу А. Н. Студитского, а также на ряд других фактов, как, например, присутствие в геномах диатомей сотни бактериальных генов (Armburst et al., 2004; Bowler et al., 2008), способность бактериальных колоний формировать пространственно упорядоченные структуры со сложной архитектурой (Budrene, Berg, 1991), активное участие бактерий в минералообразовании, способность молекул ДНК опосредовать нуклеацию и рост неорганической фазы (Cheng, et al., 2010), на мой взгляд, логично придти к следующему заключению. Клетки диатомей представляют собой результат эволюции частично минерализующихся (а именно силицифицирующихся или окремневающих) высокоструктурированных и пространственно упорядоченных колоний прокариот (Натяганова, 2006, 2010). Данный сценарий принципиально отличается от эндосимбиогенеза тем, что в нём главную роль играют кооперативные и социальные, а не симбиотические взаимоотношения организмов, он согласуется с разнообразными фактическими данными, полученными при изучении этой группы, и позволяет значительно ближе подойти к пониманию механизма образования минерализованных оболочек.

Как известно, одним из критериев достоверности и плодотворности научной гипотезы является способность объяснить те или иные факты, никак не использованные при её построении. Полагаю, что гипотеза А. Н. Студитского о синбактериогенном возникновении эукариотных клеток соответствует этому требованию и сфера её приложимости будет расширена.

НОВЫЕ СТРАНИЦЫ ИСТОРИИ УЧЕНИЯ О СИМБИОГЕНЕЗЕ

Режабек Б. Г., Сержан Л. С.

*Международный университет междисциплинарных знаний
Москва, Россия: inrir@inbox.ru*

Недавно произошло знаковое событие, связанное с переоценкой вклада российской науки в развитие эволюционной теории XX в. Издательство Гарвардского университета опубликовало в 2010 году английский перевод книги выдающегося российского биолога Бориса Михайловича Козо-Полянского «Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза» к 120-летию со дня его рождения, в знак уважения к научным заслугам учёного, предложившего новый кардинальный путь развития теории эволюции в XX и XXI вв. Первое и последнее при жизни издание книги Бориса Михайловича вышло в 1924 г. и стало сегодня раритетом.

Англоязычное издание этой книги было осуществлено по настоянию Линн Маргулис, биолога-эволюциониста с мировым именем. Она стала издателем и редактором этого перевода и, начиная с 2007 г. посвятила подготовке этой книги много времени. В журнале «Природа» опубликована статья о ней Виктора Фета, нашего соотечественника, а ныне профессора кафедры биологии Хантингтонского университета им. Маршалла (США), который сделал под руководством Л. Маргулис перевод на английский книги Б. М. Козо-Полянского под новым названием «Симбиогенез. Новый принцип эволюции».

В этой статье В. Фет, переводчик книги, а также автор предисловия, комментариев и послесловия к английскому изданию, рассказал о работе Л. Маргулис над этой книгой и её борьбе за признание выдающейся роли русского учёного в развитии биологии XX века. На дарвиновских торжествах в Санкт-Петербурге в сентябре 2009 г. многим запомнилось её блестящее выступление, которое называлось «Симбиогенез, новый принцип эволюции: восстановление приоритета Б. М. Козо-Полянского».

Б. М. Козо-Полянский (1890—1957) был известным биологом, в 1932 г. стал член-корреспондентом АН СССР, дважды награждён орденом Ленина, а также Орденом Трудового Красного Знамени. Его филогенети-

ческая система растительного мира не утратила значения и сегодня. Но его важнейшая для эволюционной теории идея о симбиогенезе долгое время не находила признания в научном сообществе, как это часто случается с открытиями, опередившими своё время (другой пример — концепция «Устойчивого неравновесия» Эрвина Бауэра). Например, в серьёзном академическом труде «История биологии» под ред. Л. Я. Бляхера имя Б. М. Козо-Полянского упоминается на пяти страницах, но о концепции симбиогенеза нет ни слова. В Большой советской энциклопедии и в российской Википедии (перепечатка из БСЭ) он представлен как ботаник и не больше, и здесь также нет ни одного упоминания о симбиогенезе!

Сама идея о симбиогенезе родилась в XIX веке (А. Шимпер, 1883). Термин «симбиогенез» предложен в начале XX века (автор — К. С. Мережковский, 1905). Б. М. Козо-Полянский высказал мысль о том, что симбионтами являются и митохондрии. Долгое время эта теория была почти забыта и упоминалась в качестве научного казуса. Второе рождение концепция симбиогенеза получила в работах Линн Маргулис, начиная с 1980-х годов. К чести её нужно сказать, что, благодаря своим научным контактам с академиком Арменом Леоновичем Тахтаджяном и историком биологии Лией Николаевной Хахиной, она открыла для себя совершенно неизвестные на Западе работы Б. М. Козо-Полянского и обратила на них внимание научной общественности. Издание забытой книги Б. М. Козо-Полянского было осуществлено по её настоянию, после знакомства с книгой Л. Н. Хахиной об истории симбиогенеза, вышедшей в 90-е гг. на английском языке, и после встречи с В. Фетом, профессором кафедры биологии Хантингтонского университета (США), будущим переводчиком книги. Линн Маргулис добилась включения этой книги в план издательства Гарвардского университета.

Будучи общепризнанным специалистом в области симбиогенеза, она считала своим долгом восстановить научный приоритет русского учёного и неустанно доказывала пионерский характер этой его работы, почти забытой в нашем отечестве, в своих интервью, на семинарах со студентами, на международных конгрессах, а также в многочисленных публичных видео-лекциях, широко представленных в Интернете. К сожалению, вскоре после выхода этого юбилейного издания в 2010 г., Линн Маргулис скоропостижно скончалась в ноябре 2011 г. В числе заслуг Линн Маргулис

стоит упомянуть, что именно благодаря ей был издан первый полный перевод на английский книги В. И. Вернадского «Биосфера».

Сегодня идеи симбиогенеза являются вновь востребованными. Можно присоединиться к словам А. Б. Савинова о том, что современная система теории эволюции «должна включать следующие диалектические пары: активность организмов — естественный отбор; тихогенез — номеногенез; эндогенез — эктогенез; монофилия — полифилия; дивергенция — конвергенция; градуализм — сальтационизм, борьба за существование — кооперация (симбиогенез) и др. Необходимость такой интеграции осознается всё больше и больше».

Доступный нам экземпляр книги имеется в библиотеке МОИП. Сегодня эту книгу предлагает печатать на заказ издательство «ЕЁ-Медиа» в формате 1924 года. Мы полагаем, что гораздо интереснее и важнее было бы переиздать эту книгу в расширенном формате гарвардского юбилейного издания, с комментариями, предисловиями Л. Маргулис, П. Рейвена, комментариями и послесловием переводчика В. Фета — то есть со всеми материалами из английского перевода 2010 г., где рассматривается судьба идей Б. М. Козо-Полянского в XX и XXI вв., получивших неопровержимое подтверждение уже после его смерти в 1957 г., в том числе — в работах Л. Маргулис и её учеников.

В самом факте издания книги Б. М. Козо-Полянского в США ярко проявились принципы научной этики, которыми так дорожила безвременно ушедшая от нас Л. Маргулис. Этот перевод является ярким свидетельством единства российской и мировой науки, Хотелось бы, чтобы это событие не прошло незамеченным для научной общественности и студентов, так как в нём заложен немалый педагогический потенциал, важный как для будущих биологов, так и для тех, кто их учит.

ЮБИЛЕИ НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА ВАВИЛОВА, 1962—2012

Федотова А. А.

Санкт-Петербургский филиал

Института истории естествознания и техники РАН

Санкт-Петербург, Россия: f.anastasia.spb@gmail.com

Генетик, эволюционист и селекционер Николай Иванович Вавилов находился в центре научных и политических дебатов в самый бурный период советской истории, а влияние его фигуры сказывается и много десятилетий после его смерти. На основе архивных документов и опубликованных работ я предполагаю проанализировать юбилей разных лет в связи с отношением к Трофиму Лысенко и лысенкоизму.

Реабилитация Н. И. Вавилова в августе 1955 г. совпала с празднованием 100-летия И. В. Мичурина, и противники Лысенко постарались сделать всё возможное, чтобы «превратить юбилей Мичурина в торжество Вавилова». С этой целью были срочно написаны и напечатаны в «Ботаническом журнале» и в «Бюллетене МОИП» (главных органах борьбы с лысенкоизмом) статьи об отношениях Н. И. Вавилова и И. В. Мичурина.

Первым из официально отмечавшихся юбилеев Вавилова было его 75-летие в 1962 г. Выжившие ученики и коллеги Вавилова использовали эту дату для окончательной реабилитации его имени. В течение нескольких последующих лет имя Вавилова стало флагом борцов против лысенкоизма и творческого дарвинизма, за восстановление отечественной генетики и продолжения нормальной исследовательской работы в сфере эволюционной биологии. В частности, созданное в 1965 г. Всесоюзное общество генетиков и селекционеров получило его имя.

Последующие юбилеи Вавилова (1967 и 1977 гг.) отмечались без широкого обсуждения в печати обстоятельств его смерти, лысенкоизма равно как и других преступлений сталинизма — эпоха брежневского застоя давала знать о себе. К тому же главные биографы Н. И. Вавилова того времени (С. Резник, М. Поповский, Ж. Медведев) уже были на Западе и превратились в символы диссидентства и идеологических противников советской модели развития науки.

Его 100-летний юбилей пришёлся на 1987 перестроечный год, и сделал из Вавилова не только великого учёного, но и жертву сталинского режима. Эволюционисты, генетики и селекционеры вновь использовали память о своем учителе для борьбы против тех последователей Лысенко, кто в брежневские годы добился значительного влияния в сельскохозяйственной администрации, сельскохозяйственных научно-исследовательских институтах и даже процветал на биологических факультетах некоторых провинциальных университетов.

Последний, 125-летний юбилей, довольно широко отмечался в 2012 г. российскими биологами и селекционерами. Однако из-за усиления административного давления в сельскохозяйственных науках, лишь немногие исследователи говорили о противостоянии Вавилова и Лысенко. Наиболее активными защитниками Вавилова и обвинителями Лысенко оказались в этой ситуации историки естествознания. Ряд публицистов и даже некоторые учёные высказывают готовность пересмотреть не только историческую роль Лысенко для российской биологии, но и даже его работы. Они называют Лысенко своего рода предшественником некоторых современных научных идей. Высказывается мнение, к примеру, что его рассуждения о «внехромосомной» наследственности предвосхитили идеи о прионах. Вряд ли можно считать это мнение обоснованным: малообразованный агроном Лысенко не только был полностью несведущим в вопросах молекулярной биологии, но и плохо представлял себе даже самые базовые принципы экспериментальной работы биолога и селекционера.

Б. Е. РАЙКОВ И ЕГО РАБОТЫ ПО ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ВОЗЗРЕНИЙ

Шишкин В. С.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН,
Москва, Россия: shishkin-vr@rambler.ru*

Имя Бориса Евгеньевича Райкова часто связывают с его педагогической деятельностью, разработкой им вопросов методологии преподавания естествознания, главным образом, биологии. Этой теме Б. Е. Райков действительно отдал большую часть своей жизни, издал сотни трудов, подвергался гонениям и репрессиям. Ценным источником по истории борьбы, взлётов и падений, отражающих этапы развития отечественной методологической науки и практики в области обучения биологии, стали недавно выпущенные в виде двухтомника дневники учёного (Райков, 2011).

Сам автор писал: «Когда моя педагогическая ладья разбилась, я не потонул, а выбрался на сухой берег... Дружеский приём мне оказали настоящие учёные, такие как В. Л. Комаров и С. И. Вавилов, а утешой для души были для меня мои занятия историей русской науки... Мне удалось издать за это время ряд больших исторических сочинений, по содержанию гораздо более ценных, чем мои педагогические труды вместе взятые». И далее: «Последние десятилетия моей жизни носят до известной степени двойственный характер. Моя педагогическая работа и научная деятельность в области истории естествознания протекали одно время параллельно, как бы не смешиваясь. Но потом педагогическая струя замутилась и под конец совсем иссякла. Этот процесс и описан мною с фактической стороны в девятом томе моих воспоминаний. Но если бы не протекала рядом другая струя, то я иссяк бы вместе с первой. Но эта другая животворная струя не иссякла, но расширилась и заняла под конец русло первой. Этот оживляющий и оздоравливающий процесс, без сомнения, продливший мою жизнь, я хочу описать в десятом и последнем томе моих воспоминаний» (Райков, 2011).

К сожалению, этот десятый том так и не был написан. Но сделанное в данной области Борисом Евгеньевичем, особенно по истории эволюционных воззрений, заслуживает специального рассмотрения. Б. Е. Рай-

ков одним из первых (1909) ввёл преподавание дарвинизма в средней школе (Лесном коммерческом училище в Петрограде). Вместе с В. А. Догелем в 1919 г. были подготовлены 20 стенных таблиц по эволюционизму (художница Р. В. Великанова). Несмотря на одобрение всеми вышестоящими инстанциями, таблицы не удалось напечатать, но содержание их известно. Важнейшими для Райкова в эволюционной теории были обоснования трансформизма, объяснение адаптациогенеза, идеи эпигенеза, сравнительно-анатомические, палеонтологические и другие доказательства эволюции.

С 1914 г. Б. Е. Райков начал разрабатывать исторический подход к изучению развития учебного естествознания в России, вскрывая целые пласты неизвестных фактов, забытых имен, архивных материалов. Уже в 1920 г. Борис Евгеньевич выступил с докладом «Русские эволюционисты до Дарвина». Позднее эта тема стала основной в научном творчестве Райкова.

В 1930 году по надуманному обвинению своих оппонентов методистов-биологов Б. Е. Райков был арестован и приговорён к 10 годам заключения («за критику учебных программ Наркомпроса и другую антисоветскую деятельность»). Но даже в лагере он читал на курсах подготовки медперсонала (из заключённых) не только лечебные дисциплины, но и «Развитие органического мира». Сфальсифицированность приговора была настолько очевидна, что стараниями академиков В. Л. Комарова и С. И. Вавилова удалось добиться снятия судимости (август 1940). За книгу «Очерки по истории эволюционной идеи в России» Б. С. Райкову присвоено звание доктора педагогических наук. Через год он уже академик АПН. Постепенно «Очерки» разрастаются до размеров четырёхтомника «Русские биологи-эволюционисты до Дарвина» (1951—1959). К этому времени Райков был практически отрешён от занятий педагогикой (за отсутствие восхвалений в адрес Лысенко и по поводу «творческого» дарвинизма, а также как скрытый вейсманист-морганист).

В своём известном «Историческом очерке» (наиболее полный список предшественников в шестом английском издании — 1872) Дарвин упоминает лишь трёх российских учёных: Бэра, Пандера, Кайзерлинга. Райков необычайно расширил список отечественных предшественников, благодаря трудам которых дарвинизм получил такую мощную поддержку

именно в России. Любимыми персонажами стали К. Ф. Вольф, Г. Х. Пандер, К. Ф. Рулье и К. М. Бэр. Каждому он посвятил отдельное сочинение, рукопись о Вольфе осталась незаконченной. Подробнее о других учёных — предшественников Дарвина в России и о среде, в которой формировались их научные взгляды, будет сообщено в докладе.

Секция
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Устные доклады

ОБ ИЕРАРХИЧЕСКИХ СОСТАВЛЯЮЩИХ
ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА:
КИБЕРНЕТИЧЕСКОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ

Гринченко С. Н.

*Институт проблем информатики РАН
Москва, Россия: sgrinchenko@ipiran.ru*

Для выделения в едином эволюционном процессе его иерархических составляющих обратимся к концепции «поисково-оптимизационного» представления о живой природе как кибернетической самоуправляющейся системе. В основе её лежат кибернетические идеи и механизмы, которые применительно к эволюционным теориям были намечены ещё И. И. Шмальгаузен, указавшем, что «кибернетический цикл является лишь перефразировкой дарвиновского понимания эволюции», и существенно развиты Л. А. Растригиным, отметившим, что «механизмы случайного поиска, по-видимому, свойственны природе нашего мира на всех уровнях его проявления и организации».

Опирающаяся именно на алгоритмы случайного поиска модель иерархической системы живой природы (предложенная автором — <http://www.ipiran.ru/info/?grinchenko>) параметризована с использованием результатов А. В. Жирмунского и В. И. Кузьмина, которые, изучая критические режимы в биосистемах, собрали огромное число экспериментальных фактов, свидетельствующих о том, что как темпы, так и типичные размеры многих биологических процессов, соотносятся приблизительно как $e=15,15426\dots$ к одному (или наоборот), и получили эту величину аналитически.

Согласно кибернетической модели, система живого содержит 5 контуров иерархической поисковой оптимизации его энергетики, ко-

торым соответствуют 5 групп кибернетически однотипных (но различающихся субстратом) совокупностей взаимосвязанных пространственно-временных процессов. Каждая из них включает поисковые активности (ПА) и целевые критерии поисковой оптимизации (ЦКПО) (энергетического характера) приспособительного поведения, а также генерирует переменные системной памяти живого (СПЖ) (т. е. фиксации результатов оптимизационного поведения высших ярусов системы живого в структуре вложенных в них — по принципу «матрёшки» — низших ярусов) и воспринимает их.

Процессы во всех этих 5-ти контурах реализуют процессы обобщённой адаптации (ориентированной на приспособление к изменениям не только внешней, но и внутренней специфической среды системы живого). Традиционно сравнительно быстро (по отношению к темпу нашего их восприятия) протекающие приспособительные процессы, то есть происходящие в контурах «Эвкариотические клетки–элементы» (т. е. прокариоты, ультраструктурные внутриклеточные элементы) и «Многоклеточные организмы — Эвкариотические клетки», принято называть клеточной адаптацией и организменной адаптацией.

По аналогии сравнительно медленно (по отношению к темпу нашего их восприятия) протекающие приспособительные процессы, то есть происходящие в контурах «Биогеоценозы–Многоклеточные организмы» и «Биогеосфера–Биогеоценозы», следует называть биогеоценотической эволюцией и биогеосферной эволюцией. При этом важно: к определяемым таким образом процессам эволюции нельзя относить процесс, связанный с ростом иерархии самой системы живого, который не носит адаптивного характера! Его целесообразно и продуктивно определить как «метаэволюцию» — процедуру наращивания числа ярусов в иерархической системе в ходе её формирования как таковой (это понятие представляет собой последовательность «метасистемных переходов» по В. Ф. Турчину).

При этом:

1. Адаптация «элементов», реализуемая всеми входящими в их состав атомами и их иерархическими совокупностями (органическими молекулами и макромолекулами), инициируется тремя ПА (1 группа) с ориентировочными характерными временами (ОХВ) изменения $\sim 0,2$ мк-

сек., ~3,2 мсек. и ~50 мсек., ориентируется на отслеживание трёх ЦКПО (2 группа), изменяющихся с ОХВ ~3,2 мсек., ~50 мсек. и ~0,7 мсек., генерирует две переменные СПЖ (3 группа) с ОХВ ~0,7 мсек. и ~0,01 сек., а также воспринимает всеми своими ярусами влияния переменных СПЖ, задаваемых на вышележащих иерархических ярусах системы живого и изменяющихся с ОХВ ~227 лет, ~15 лет, ~1 год, ~24 сут., ~1,6 сут., ~2,5 час., ~10 мин., ~39 сек., ~2,6 сек. и ~0,17 сек.

2. Аналогично адаптация клеток-эвкариот, реализуемая входящими в их состав «элементонами», клеточными субкомпартаментами и компартаментами, демонстрирует процессы 1-й группы ~0,7 мсек., ~0,01 сек. и ~0,17 сек., 2-й группы ~0,01 сек., ~0,17 сек. и ~2,6 сек., 3-й группы ~0,17 сек., ~2,6 сек. и ~39 сек., а также воспринимает влияния переменных СПЖ в диапазоне от ~227 лет до ~10 мин.

3. Аналогично адаптация многоклеточных организмов, реализуемая входящими в их состав клетками-эвкариотами, тканями и органами, демонстрирует процессы 1-й группы ~2,6 сек., ~39 сек. и ~10 мин., 2-й группы ~39 сек., ~10 мин. и ~2,5 час., 3-й группы ~10 мин., ~2,5 час. и ~1,6 сут., а также воспринимает влияния переменных СПЖ в диапазоне от ~227 лет до ~24 сут.

4. Аналогично биогеоэкологическая эволюция, реализуемая входящими в состав биогеоценозов многоклеточными организмами, популяциями и парцеллами, демонстрирует процессы 1-й группы ~2,5 час., ~1,6 сут. и ~24 сут., 2-й группы ~1,6 сут., ~24 сут. и ~1 год, 3-й группы ~24 сут., ~1 год и ~15 лет, а также воспринимает влияния переменной СПЖ ~227 лет.

5. Аналогично (но по объективной причине — текущего состояния незавершённости метаэволюции Биосферного поисково-оптимизационного контура системы живого — редуцировано) биосферная эволюция, реализуемая входящими в состав Биосферы биогеоценозами, демонстрирует процессы 1-й группы ~1 год, 2-й группы ~3,4 тыс. лет, 3-й группы ~227 лет.

Таким образом, в оптимизационном контуре «элементонов» генерируются процессы в диапазоне от ~0,2 мсек. до ~0,01 сек., клеток-эвкариот — от ~0,7 мсек. до ~39 сек., многоклеточных организмов — от ~2,6 сек. до ~1,6 сут., биогеоценозов — от ~2,5 час. до ~15 лет, Биосферы

— от ~1 до ~227 лет. Пересечение этих временных диапазонов свидетельствует о *высокой связности всех вышеперечисленных составляющих единого эволюционного процесса*. Кибернетическая модель системы живого, отражая особенности и селектогенеза, и номогенеза, выступает в роли онтологической модели действительности.

СИСТЕМЫ С ПРЕДВИДЕНИЕМ И УПРЕЖДАЮЩИМ ПОВЕДЕНИЕМ И ИХ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Казанский А. Б.

*Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН
Санкт-Петербург, Россия: kazansky@bk.ru*

Способность предвидеть, предсказывать события, которые произойдут в будущем, в сочетании с упреждающей активной реакцией на эти события является одним из важнейших атрибутов биологических организмов. Она тесно связана с понятием адаптация и, в частности, с адаптивным поведением и гомеостазом. Более того, подобные свойства проявляют биологические популяции и разные группы организмов, а также экологические системы разных уровней, вплоть до биосферы Земли. Относительно замкнутые биогеохимические циклы основных биогенных элементов являются важным фактором стабилизации климатических параметров — глобальной температуры, химического состава морей, почв и атмосферы. Наконец, человек в процессе социальной и культурной эволюции стал широко использовать модели для прогнозирования, предсказания и управления процессами самого различного типа.

Английский термин «**anticipation**», который в общеупотребительном смысле переводится как предвосхищение, приобрёл более определённый и точный смысл в формальной теории систем. По определению известного специалиста по теории систем Роберта Розена, антисипаторные системы (anticipatory systems) — это системы, содержащие в себе модель, способную предсказывать будущее состояние самой системы и/или состояние своей окружающей среды и использующие эти предсказания

для изменения своего текущего состояния. Все это необходимо, например, для эффективного решения насущных задач, достижения определённой цели, приспособления к среде.

В русскоязычной научной литературе термин «антисипаторный» чаще всего используется в медицине и психологии при описании «предвосхищающей» реакции организмов на ожидаемые события. Социальные психологи используют понятие антиципаторной социализации (например, у студентов в вузе или курсантов в военном училище).

Антисипаторный характер развития поведения животных и человека в раннем онтогенезе отражается в готовности ряда систем организма к определённой деятельности ещё до перехода к постнатальной жизни. Формирование мотиваций поведения в онтогенезе также можно отнести к антисипации.

Существуют различные типы антисипаторных систем. Одни из них используют явную модель как в определении, приведённом выше. Другие же используют неявные модели. Д. Дюбуа (Dubois, 2000) предложил различать антисипацию в слабом смысле (weak anticipation), которая реализуется за счёт модели, содержащейся внутри системы и антисипацию в сильном смысле (strong anticipation), которая не базируется на использовании явной внутренней модели. В последнем случае антисипация основывается на глубоком погружении организма в среду, когда на определённом этапе взаимодействия организм и среда как бы вступают в отношения тесного сопряжения (coupling) и образуют единую когнитивную систему (гипотеза «расширенного» разума). При этом структура системы адаптивно подстраивается к среде. Подобные системы не могут явно прогнозировать своё будущее состояние, они просто конструируют его, используя для этого среду подобно тому, как в иммунной системе антитела подстраиваются к антигену. В рамках иной трактовки, в данном случае возникает координация системы и среды на более глобальном уровне, понять который не легко, учитывая историческую эволюционную «вписанность» организма в свою среду. В связи с этим, А. Риглер (Riegler, 2001) предлагает трактовать «сильную» антисипацию как результат своего рода канализации поведенческого акта, за счёт ограничений, наложенных организацией самой системы. Аналогией здесь является модель канализации развития в процессе эпигенеза (Уоддингтон).

Поскольку механизм антисипации, предвидения и упреждающего действия очень важен для жизнедеятельности организмов и их адаптивного поведения, то он является ещё и важным стимулом, движущим фактором эволюции мозга, способствуя формированию всё усложняющихся систем, ответственных за целенаправленное поведение, появление рефлексивных структур, памяти различного типа, способностей к глубокой координации со средой. Механизмы антисипации являются интегративными процессами в организме, охватывают различные структуры и апеллируют к памяти различного типа. Фактически, эти механизмы нашли отражение в работах П. К. Анохина по функциональным системам и в концепции доминанты А. А. Ухтомского. Тем самым, работы этих выдающихся физиологов приобретают особую актуальность.

Следует отметить, что биологические организмы широко используют для предсказания событий информацию, содержащуюся в окружающей среде. Более того, они способны изменять, подстраивать к себе среду, что нашло отражение в концепции конструирования экологических ниш. Наконец, организмы широко используют химические и другие информационные знаки, оставленные организмами в окружающей среде как средство коммуникации. Фактически, это уже область быстро развивающейся науки биосемиотики, основу которой заложил своими пионерскими работами фон Иксюль, немецкий зоолог ещё в начале XX века (von Uexkull, 1928). Здесь уже уместно говорить, пользуясь терминологией данного автора, о создании и преобразовании организмом своего «умвельта» — субъективной операциональной знаковой модели окружающей среды, используемой для выполнения различных задач, направленных на выживание. Получается, что организмы как бы используют внешнюю среду как своего рода внешнюю модель. Человек развил и довёл до совершенства именно эту способность конструирования внешних моделей, используя математику, компьютерное моделирование и натурные испытания. В то же время, в ряде случаев живые организмы, использующие свою глубокую, до конца не выясненную связь со средой способны адаптироваться к ней особым образом, используя механизмы упреждающего активного поведения.

В настоящее время наблюдается особый интерес специалистов очень широкого круга — математиков, кибернетиков, специалистов в об-

ласти когнитивных систем и робототехники, физиологов, медиков, эволюционистов, социологов и других к системам с механизмами предсказания, предвидения и упреждающего поведения. Междисциплинарный синтез в данной области и обмен достижениями способствует прогрессу в конкретных областях.

ТЕРМОСТАТИСТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Пузаченко Ю. Г.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: jruzak@mail.ru*

Живое вещество в соответствие с В. И. Вернадским рассматривается как статистический ансамбль индивидуумов, принадлежащих к различным однородным совокупностям. Оно образует открытую неравновесную диссипативную систему в области, далёкой от равновесия, синтезирующую новую информацию-энтропию (араморфозы), сохраняемую в её собственной памяти. Процессы синтеза информации естественно пытаться описать законом пропускной способности канала связи К. Шеннона. Если допустить, что приход солнечной энергии на протяжении всего времени эволюции менялся незначительно, то можно полагать, что в основе эволюции лежит синтез новой информации на основе прогрессивно расширяющейся памяти (Хазен, 2000). При этом возникают новые формы, в совокупности увеличивающие во времени размерность пространства и тем самым увеличивающим поток используемой солнечной энергии, общую свободную энергию живого вещества и его организационную сложность. Из закона пропускной способности канала связи следует, что естественной формой адаптации в стационарной среде является специализация, определяющая снижение ошибок и более полное использование ресурсов среды. Однако специализация снижает устойчивость к флуктуациям среды и повышает вероятность гибели узкоспециализированных форм. Отсюда неизбежно на фоне общего роста энтропии-информации должны возникать автоколебания, амплитуда которых может увеличи-

ваться в результате флуктуаций среды. Феноменологически эти автоколебания фиксируются в геологической шкале, которая может трактоваться как отражение собственного времени эволюционного процесса. Если синтез новой информации есть функция объёма памяти, то в ходе эволюции длительность единиц собственного времени в единицах ньютоновского будет уменьшаться. Ранее (Пузаченко, 2006) эти представления, вытекающие из неравновесной термодинамики и теории информации были рассмотрены для наземных позвоночных на основе базы данных fossil 2 (Benton, 1993). Было показано, что рост числа семейств описывается двумя вариантами моделей, в которые заложен синтез новой информации:

1. Информационная модель $C_T = (a + b \log T) T \log T$ — логарифм числа семейств в момент времени T (единица измерения ньютоновского времени 100 млн лет)

2. Мальтузианская модель $NF = NF_0 e^{rT}$, $r = r^{(a+bT)}$ — увеличение размерности пространства ресурсов во времени. NF — число семейств. Первая модель описала гипергеометрический рост числа семейств с $R^2 = 94,2$, вторая — 95,4.

Размерность пространства на каждые 100 млн лет увеличивается в 1,04 раза. Сходные оценки гипергеометрического роста числа родов для морских животных были получены Марковым и Коротаевым (2009).

Собственное время эволюции связывается с ньютоновским с $R^2 = 64,3$ как $\log DT = \text{Const} - Tw \log T$, где DT — интервал геохронологической шкалы, T — ньютоновское время, Const — длительность первого этапа в эволюции системы, w — размерность «восприятия» времени. Остатки от модели собственного времени изменяются квазирегулярно, демонстрируя замедление и ускорение темпов эволюции. Динамика роста числа семейств в геологической шкале времени есть автоколебательный процесс с фрактальной размерностью 1,4 и квазипериодическими колебаниями.

Показано, что темп приращения семейств в единицу времени тем выше, чем эволюционно моложе таксон, что можно рассматривать как вклад «памяти» предшествующих таксонов, в эволюцию более молодых. При этом диссипации энергии, как показано в работах А. И. Зотина и А. А. Зотина (1999), с уменьшением их эволюционного возраста увеличивается и в то же время индивидуальная продолжительность жизни для

организмов близких размеров растёт. По-видимому, диссипация компенсируется постоянным ростом размерности пространства, в котором происходит преобразование энергии и информации и, скорее всего, должно происходить с уменьшением затрат энергии на поддержание единицы (бит) сложности структуры.

В предлагаемом докладе параметры информационно-диссипативных моделей гипергеометрического роста, собственного времени и автоколебаний рассмотрены в целом для царств и классов для планеты, отдельно для суши, моря и пресных вод.

МОЖНО ЛИ ПРОГНОЗИРОВАТЬ И ИЗМЕРЯТЬ РАЗВИТИЕ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ?

Савостьянов Г. А.

*Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН
Санкт-Петербург, Россия: genasav38@mail.ru*

Прогрессивное развитие многоклеточных организмов в различных таксонах нередко носит циклический характер: оно начинается от неспециализированных предков, достигает расцвета и завершается гибелью. При этом оно характеризуется направленностью, повторяемостью, параллелизмом и ограниченностью. Однако теории, способной объяснять эти свойства, прогнозировать и измерять развитие организмов и строить их однозначные естественные системы, до сих пор нет.

В основу разработки такой теории можно положить анализ идеализированных моделей в виде простейших клеточных групп, возникающих в результате деления функций между клетками. Эти группы, названные гистионами, являются элементарными единицами многоклеточности. Недавно был предложен формализованный язык для вычисления состава и структуры гистионов и измерения их развития (Савостьянов, 2005, 2010—2012). В его рамках составлен и определён набор понятий и параметров, необходимых для описания деления труда. Базовые из них — понятия о перечне функций, подлежащих разделению, и режимах их выполнения. Исходным одноклеточным организмом-универсалом все функции выполняются в режиме автономного выживания (РАВ).

В разделении функций выделены два элементарных акта:

- 1) перевод функций из РАВ в режим, допускающий специализацию (РДС), такие переводы осуществляются путём нововведений, создающих потенции к развитию гистиона и сопоставляются с ароморфозами;
- 2) перевод функций из РДС в режим осуществлённой специализации (РОС). Такие переходы реализуют возникшие потенции и сопоставляются с идиоадаптациями.

Возникающие специализированные клетки осуществляют метаболическую кооперацию и интегрируются в гистионы. Состав и структуру гистионов удобно описывать с помощью моделей в форме графов.

Важным параметром гистиона является число m функций, переведённых в РДС. Это число показывает общее количество приобретаемых потенций к развитию. Последовательность перевода функций из РАВ в РДС фиксируется в виде приоритетных номеров, показывающих филогенетический возраст функций. Общее число S приоритетных номеров определяется как сумма членов арифметической прогрессии от 1 до m с разностью в единицу, т. е.

$$S = \frac{(1+m)m}{2} \quad (1)$$

Это число характеризует меру развития гистионов путём ароморфозов.

Вторым важным параметром гистиона является число n функций, переведённых в РОС, которое показывает число реализованных потенций. Оно определяет число специализированных клеток, степень их специализации и характеризует меру развития гистионов путём идиоадаптаций. Важно то, что m и n являются экспериментально определяемыми величинами.

Интегральной мерой N развития гистиона в целом является общее число актов развития, которое складывается из суммы S приоритетных номеров и числа n специализированных функций:

$$N = \frac{(1+m)m}{2} + n \quad \text{или} \quad N = S + n \quad (2)$$

Отметим, что до сих пор биология не имела параметра для измерения прогрессивного развития. Его удалось получить благодаря формализованному описанию разделения труда.

Развитие гистионов регламентируется набором простых правил; например: последовательность реализации потенциалов совпадает с последовательностью их приобретений (что будет соответствовать закону Бэра). Эти постулаты можно модифицировать для учёта особенностей различных внешних условий. При этом выяснилось, что существует такой набор правил, при которых развитие гистионов характеризуется периодическим законом: *при монотонном росте общего числа актов развития состав и структура гистионов периодически повторяется*. Вследствие этого модели гистионов и составляющих их клеток классифицируются в виде естественной системы в форме периодической таблицы (Савостьянов, 2010—2012). Параметры этой таблицы имеют биологический смысл и пригодны для количественного описания прогрессивного развития. Так, номера её строк равны величине m , номера столбцов — величине n . В нулевом столбце находятся универсальные, полные потенциалы одноклеточные родоначальники всех последующих гистионов. По мере движения по строкам вправо осуществляется реализация и исчерпание этих потенциалов путём увеличения числа специализированных клеток гистионов. Продолжение дальнейшего развития ведёт к переходу гистиона в начало следующей строки с утратой всех специализированных членов и возвращением в одноклеточное состояние, после чего всё снова повторяется. Порядковый номер N гистиона показывает общее число актов его развития. В каждой ячейке таблицы содержится число H изотопов, различающихся клеточным составом, благодаря чему таблица является трёхмерной. Величина H равна числу сочетаний из m по n . Она максимальна в середине и минимальна в начале и конце каждой строки. Формальной основой такой таблицы служит треугольник Паскаля. Она и является естественной системой гистионов.

Развитие можно представить как игру организма со средой, когда её воздействия нейтрализуются выбором и реализацией подходящего варианта разделения функций. Формально это сводится к пробеганию организмом строк и столбцов таблицы по различным траекториям, совокупность которых образует сеть с экви- и вариативностью.

Поскольку прогрессивное развитие сводится к приобретению и реализации потенциалов, то формально это можно записать следующим образом:

$$m' + n = m \quad (3)$$

где m' — число нереализованных потенциалов, равное $m - n$.

Это означает, что *общее число нереализованных и реализованных потенциалов в рамках каждой строки остаётся постоянным*. А так как по мере развития число клеток гистиона увеличивается, а доля нереализованных потенциалов уменьшается, то потенциалов на всех не хватает. В результате растёт доля специализированных клеток, у которых часть функций оказывается без потенциалов. В силу этого такие клетки не способны к порождению новых клеток. Это и есть рациональное объяснение причины, по которой возникает разделение клеток на стволовые и специализированные.

Понятие о гистионах даёт ключ к построению предсказательной теории строения биологических тканей. Было показано (Савостьянов, 2005, 2012), что ткани возникают в результате полимеризации гистионов и представляют собой одно-, двух- и трёхмерные регулярные клеточные сети. Использование моделей таких сетей в компьютерной реализации радикально повышает результативность изучения пространственной организации реальных клеточных пластов.

Таким образом, предлагаемые понятия гистионов и клеточных сетей и параметры для их количественного описания являются новым шагом к построению номогенетической (предсказательной) теории, позволяющей прогнозировать развитие многоклеточности и измерять его.

ПРОЦЕСС СМЕНЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ПАРАДИГМЫ: ЗАКОНОМЕРНОСТИ И СИМПТОМЫ

Шишкин М. А.

*Палеонтологический институт РАН
Москва, Россия: shishkin@paleo.ru*

Вся история эволюционной мысли несёт на себе отпечаток отождествления конкретных наблюдений с механизмами развития и исторических преобразований. В зависимости от уровня анализа, роль движущих сил эволюции приписывают, например, мутациям генов или онтогенетическим гетерохрониям. Но на самом деле предполагаемые модели этих событий выражают не причины, а следствия эволюционного процесса. В первом случае под генетическим «новшеством» подразумевают выбор из устойчивого пространства геномных вариаций, свойственного данному таксону. Далее по умолчанию принимается специфическое воздействие этого выбора на свойства фенотипа, хотя последние не определяются конкретными генами, что давно признано генетикой (см. ниже). В случае же с гетерохрониями системная перестройка онтогенеза просто сводится наблюдателем к её наиболее заметному проявлению (рассогласованию формативных процессов во времени), которое и объявляется фактором эволюции.

Точно так же и рабочие понятия, необходимые для анализа наблюдений, абсолютизируются в коллективном сознании как объективная реальность, не зависящая от способа абстрагирования. Такова, например, вера в разделение признаков на наследственные и ненаследственные — вопреки факту, что любой признак есть выражение наследственной нормы реакции в данных условиях развития. Другой подобный пример — оценка адаптивности признаков, породившая фантомную проблему поиска критериев для этой характеристики. В действительности адаптивность (устойчивость) есть свойство исключительно организма как целого.

В сумме такое положение дел вытекает из объективных закономерностей познания. Природный мир как пространство взаимосвязанных процессов открывается нам непосредственно лишь в виде дискретных конечных феноменов. Исследование неизбежно начинается с

вычленения таких сущностей и их частей и попыток анализа причин для каждой из них. (Эта процедура долгое время оставалась для натуралистов синонимом научного познания вообще). Переход к более высоким уровням понимания причинных взаимосвязей возможен лишь путём эвристического поиска, к которому нас понуждает обнаружение неувязок между установленными элементарными зависимостями (Шишкин, 2010).

Таким образом, на каждом этапе познания гипотеза о природе связей между явлениями отражает уровень упрощения реальности, принятый в этом случае. Гипотеза остаётся оправданной до тех пор, пока не сталкивается с противоречиями — обычно при переходе на другой уровень рассмотрения. Далее возможны два пути — либо её пересмотр, либо игнорирование этой процедуры, то есть некорректное экстраполирование гипотезы за пределы условий выполнения. Большинство так называемых ложных суждений в истории науки — это лишь запредельные экстраполяции такого рода, идёт ли речь о геоцентрической картине мира или об универсальности менделевского наследования.

К этой же категории произвольных упрощений относятся и базовые редуccionистские представления генетики о механизмах развития и эволюции. Линейные причинные связи между генами и признаками, исходно полученные в условиях гибридного анализа, были отождествлены генетической теорией эволюции с законами трансформирования живой организации. Понятно, что при этом подходе нет разницы между порядком онтогенетических и исторических изменений (они одинаково начинаются здесь с генов зародышевой клетки). Во-вторых, подразумевается, что целостная организация возникает в развитии как сумма или комбинация свойств, определяемых независимыми дискретными факторами.

Но уже при зарождении генетики этот последний вывод противоречил опыту эмбриологии, показавшей, что в онтогенезе целое детерминируется раньше частей и контролирует их детерминацию, а не наоборот, как в редуccionистской доктрине (Gurwitsch, 1910; Светлов, 1966). Признание этого принципа несовместимо с описанием онтогенеза и его эволюции в терминах дискретных единиц. Поэтому неудивительно, что эмбриология почти на столетие была отодвинута от главного русла эво-

люционной мысли. Нынешнее осознание тупиковости этого выбора — в виде активизации направления Evo-Devo, представляет собой давно ожидаемый и характерный симптом.

Объективно существование теории в статусе «недозволенной экстраполяции», даже при её полном господстве в умах, не может долго оставаться комфортным, ввиду неизбежного накопления неудобных для неё обобщений. Для взглядов генетики на развитие одним из самых щекотливых вопросов остаются соотношения гена и признака, поскольку она уже давно вынуждена отмежевываться (на сегодня — с помощью идеи генных сетей) от признания их детерминированности. Но такие попытки на практике не затрагивают установок неodarвинистского мышления. Исповедующие их биологи по-прежнему связывают эволюционные новшества с соответствующими генами (меланизма, альтруизма и т. п.), так же, как параллелизмы — со сходными генами, тем самым выбирая «объяснение, равносильное отказу от всякого объяснения» (Гертвиг, 1895). Этому не приходится удивляться, так как иного способа генетического описания эволюционных событий объективно не существует.

В этой неразрешимой ситуации кажется неизбежным переход к парадигме целостной детерминации онтогенеза, в рамках которой эволюция есть интегральное преобразование системы развития, контролируемое её верхним уровнем. (Соответственно, и обобщения генетики, независимо от особенностей её языка, должны быть осмыслены в этом свете). Эти принципы лежат в основе представлений Шмальгаузена и Уоддингтона (эпигенетическая теория эволюции, или ЭТЭ), и признаки сдвига коллективного сознания в эту сторону уже достаточно заметны (см. выше). Но можно указать и другие симптомы, давно предвещающие такой поворот событий.

Среди конкурирующих теорий наиболее перспективна та, что предвидит максимум не связанных с ней эмпирических обобщений. В этом свете заслуживают кратких комментариев принципы ЭТЭ. По её представлениям, каждая система развития характеризуется специфическим пространством возможных онтогенетических траекторий и их конечных результатов, показывающих разную устойчивость (частоту осуществления). Эволюционное изменение есть отбор на стабилизацию одного из лабильных результатов в качестве новой нормы и модифика-

ция всего рисунка траекторий системы вместе с перераспределением их частотных характеристик. Отсюда ясны следующие ожидания:

(1) системы развития у родственных форм будут сходны по структуре, различаясь по частоте реализации возможных итоговых альтернатив;

(2) свойства, реализуемые у одних таксонов как вариация, могут иметь у других статус нормы;

(3) лабильная вариация может быть экспериментально преобразована в устойчивое состояние путем отбора.

Все эти закономерности эмпирически хорошо известны. Из них (3) доказывается опытами по генетической ассимиляции признаков, а (1–2) составляют предмет множества эмпирических обобщений, включая «аналогическую изменчивость» Ч. Дарвина, «гомологические ряды изменчивости» Н. И. Вавилова, «родственные отклонения» Н. П. Кренке, а также бесчисленные констатации параллелизмов между наследственными признаками и модификациями (или между нормой и аномалиями) у различных форм.

Попытки объяснения этих феноменов вне рамок ЭТЭ разноречивы. Оставляя в стороне идею о направляющем влиянии среды, они варьируют от апелляций к соответствующим генам (и путям их воздействия) до поисков системных причин. В первом случае сам подход способствует расчленению параллелизмов на категории соответственно их генетическим механизмам (Медников, 1989). Добавим, что объяснения в русле неodarвинистской идеи вообще адресованы лишь к примерам повторения устойчивого (наследственного) полиморфизма. Параллелизм модификационных и наследственных вариаций здесь по определению считается случайным, а допущение их взаимосвязи — абсурдным (Dobzhansky, 1937).

Среди системных истолкований упорядоченности полиморфизма некоторые очень близки к идеологии ЭТЭ (в отношении аномалий – см. Слепая, 1981). Но их главной осмысленной альтернативой служат объяснения с номотетических позиций, считающие повторения признаков спектров у разных форм исключительно выражением общих законов материального мира (Мейен, 1972). Тем самым структурная упорядоченность, характеризующая, согласно ЭТЭ, систему развития, в данной

концепции не имеет отношения к естественному отбору как фактору биологической самоорганизации. Очевидно, по этой причине примеры превращения индуцированного признака в наследуемый посредством отбора (генетическая ассимиляция) расцениваются здесь как малопонятные явления, возможно обусловленные переносом информации вирусами(!). Возможность такого же экзотического объяснения распространяется и на другие модели параллелизма между «наследственным» и «ненаследственным» — даже не основанные на селекции (гипотеза «совпадающего отбора», фенотипирование; см. Мейен, 1975). Таким образом, для номотетических представлений все эти типы соотношений выглядит таким же белым пятном, как и для геноцентрических.

Другой поучительный пример из обобщений ЭТЭ — это принцип эволюционного преобразования хода развития в направлении от конечного состояния к начальным стадиям. Биологи, сознающие системный характер изучаемых ими конкретных феноменов, постоянно приходят к тому же выводу («управление конечным результатом» для физиологических систем; «нисходящая причинность» в эволюции экосистем; см. Анохин, 1973; Красилов, 1986). Эмпирическим подтверждением этого же правила, начиная с XIX века, служит множество эмбриологических обобщений, касающихся исторических изменений онтогенеза и сроков проявления в нём тех или иных приобретений. Эти закономерности (эмбрионализация, автономизация, адюльтация, и т. д., см. Шишкин, 2006) одинаково указывают на ускорение и упрощение закладки структур, когда-то формировавшихся во взрослом состоянии. Та же закономерность заключена и в феномене эквифинальности развития при его рассмотрении в историческом аспекте. С другой стороны, для неodarвинистской доктрины оценка вектора исторических изменений онтогенеза вообще не является осознанной задачей, поскольку для неё ни саморазвитие, ни его эволюция не относятся к предметам рассмотрения. Здесь этот вектор просто отождествляется с онтогенетическим.

Из сказанного следует, что идея преобразуемого целого как основа для эволюционной теории по своему объяснительному потенциалу не имеет сопоставимых альтернатив, что подтверждается и сегодняшним ходом развития эволюционной мысли.

Круглый стол СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Устные доклады

ЭВОЛЮЦИЯ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ

Баксанский О. Е.

*Институт философии РАН
Москва, Россия: obucks@mail.ru*

Когнитивная информация не содержится в окружающей среде как некая данность. В окружающей среде есть лишь инварианты, инвариантные структуры, их изменения, сигналы, какие-то корреляции, регулярности, повторяемость сигналов и т. п. Когнитивная информация должна быть создана, порождена когнитивной системой живых существ на основе сигналов, извлекаемых из окружающей среды и их внутренних структур.

Информация (от лат. *informatio* — осведомление) есть выбор одного (или нескольких) сигналов, параметров, вариантов, альтернатив и т. п. из многих возможных, и этот выбор должен быть запомнен. С теоретической точки зрения информация — это *некое сообщение, уменьшающее или исключаящее неопределённость в выборе одной из нескольких возможных альтернатив.*

Итак, информация означает выбор. Порождение информации требует наличия соответствующих условных алгоритмов — то есть правил, устанавливающих условные связи между инвариантными сигналами, параметрами, инвариантными структурами, корреляциями. А это предполагает активность информационной системы.

Биологические системы являются открытыми и далёкими от термодинамического равновесия. Живые организмы несут в себе информацию, которая управляет образованием и ростом самих организмов, происходящими в них процессами, их когнитивными способностями и поведением.

Биологическая информация, способность живой материи к выбору альтернатив, видимо, возникает в ходе эволюционного процесса одновременно с появлением самых простейших организмов. Генетические механизмы распознавания и передачи биологической информации, механизмы транскрипции и трансляции, ответственные за «сборку» белков, также являются результатом химической эволюции, которая по времени непосредственно предшествовала началу эволюции биологической. Изменения в генетической информации возникают на уровне отдельных организмов.

В ходе биологической эволюции происходила дифференциация различных типов клеток, и возникали всё более сложные многоклеточные организмы. Постепенно это привело к формированию нервных тканей и появлению другого типа биологической информации — *информации когнитивной*, то есть информации, которая создаётся (на основе сигналов, извлекаемых из окружающей среды и внутренних структур организмов) и перерабатывается *когнитивной системой* живых существ. Существование любых (даже самых простейших) организмов обязательно предполагает их обособление от внешней среды и одновременно взаимодействие с ней, позволяющее биологически приспособиться к её относительно стабильным параметрам.

Биологическое выживание означает прежде всего размножение и приспособление. Но для эффективного приспособления необходимо информационно контролировать окружающую среду, то есть обладать как можно более исчерпывающей для выживания организма информацией о том, что в ней происходит. В результате естественный отбор оказывается направленным на формирование и эволюционное развитие у организмов всё более высокоорганизованных когнитивных систем, способных информационно контролировать окружающую среду и их собственные когнитивные состояния с помощью создаваемой этими системами когнитивной информации. Благодаря эволюции когнитивных систем у организмов появляется возможность изменить своё поведение, сделать его более адаптированным.

Начиная с некоторого момента биологической эволюции информационный контроль окружающей среды становится важнейшей стороной взаимодействия живых существ с внешним миром. Этот контроль

предполагает создание когнитивной информации, получение сведений о том, что обеспечивает их выживание, — он позволяет, например, обнаружить пищу, найти брачного партнера, уклониться от опасностей, изменить местообитание. Для выполнения этой важнейшей для выживания функции — функции информационного контроля — организмы на протяжении многих миллионов лет медленно эволюционировали в направлении формирования всё более сложных когнитивных систем, которые обеспечили появление и развитие высших когнитивных способностей, формирование высоко развитого интеллекта, способного генерировать эффективные мыслительные стратегии, то есть способы переработки и хранения когнитивной информации.

Какие процессы лежат в основе когнитивной эволюции? Как происходит самопорождение всё более высоких уровней сложности и организации когнитивных систем, обеспечивших появления всё более развитых когнитивных способностей?

Благодаря созданию достаточно мощных нейрокомпьютеров сравнительно недавно появилась возможность исследовать процессы самопорождения простейших когнитивных способностей в искусственных нейронных сетях, состоящих из суммирующих пороговых элементов — формальных нейронов. Результаты компьютерного моделирования дают некоторые вполне реальные основания предполагать, что эволюция когнитивных способностей живых организмов, скорее всего, могла происходить благодаря генерации всё более высокоуровневых когнитивных метапрограмм, которые в зависимости от тех или иных мотивов управляют выбором уже имеющихся когнитивных программ более низкого уровня.

В отличие от логических программ, управляющих только логическими свойствами искусственных интеллектуальных устройств, когнитивные программы мозга живых существ, по-видимому, способны изменять не только логические, но и обуславливающие их появление нейрофизиологические, нейробиологические, молекулярно-генетические и физико-химические свойства нервных тканей, нейронов и нейронных сетей. Причём некоторые из этих изменений получают генетическое закрепление в геноме популяций.

Формирование всё более высоких уровней управления (когнитивных метапрограмм) позволило организмам осуществлять более слож-

ные формы поведения и тем самым достигнуть более высокого уровня приспособленности, адаптации, который мог обеспечить их селективное выживание.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что когнитивная эволюция — это один из аспектов биологической эволюции, тесно связанный с другим её аспектом — с эволюцией поведения. Однако когнитивная эволюция была бы невозможна, если бы она не подкреплялась соответствующей эволюцией мозга, то есть нейроэволюцией.

КОНЦЕПЦИЯ ФРАКТАЛЬНОЙ ПРИРОДЫ ЖИВОГО И ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Богатых Б. А.

*Институт атомной энергетики Национального исследовательского ядерного университета «МИФИ»
Обнинск (Калужская обл.), Россия: bogboris@yandex.ru*

Для объяснения эволюции живых организмов на протяжении ряда столетий выдвигались различные эволюционные подходы и концепции. Основными из них являются концепции Ж.-Б. Ламарка, Ч. Дарвина, Л. С. Берга (номогенез), синтетическая теория эволюции (СТЭ) и другие. Основным постулатом эволюционной концепции Ч. Дарвина является монофилия, то есть развитие организмов из одной или немногих форм живого. Развитие при этом осуществляется на основе случайных вариаций и путём медленных небольших изменений этих форм, следовательно, множества наследственных вариаций, которые идут по всем направлениям с последующей адаптивной радиацией под контролем и при содействии естественного отбора (органическая целесообразность). Важно также, что эволюция состоит в образовании новых признаков, а не в разрывании тех или иных направленных задатков. То есть эволюция по Дарвину — не направлена, её ход совершенно не предсказуем, а естественный отбор (тихогенез), по сути, производит такие формы, возможность существования которых трудно предвидеть. Основной альтернативной концепцией дар-

винизму является номогенез Л. С. Берга, отстаивающей воззрения развития живого на основе полифилии, то есть развитие организмов из многих тысяч первичных форм. Дальнейшее же развитие организмов с позиции номогенеза осуществлялось на основе закономерностей, объединяющих массу особей, и при этом оно шло скачками (пароксизмами) при свойственной организмам изначальной целесообразности. Разработка данных концепций пришлось на XIX и XX века и являла собой классический этап познания развития биологической науки.

В рамках второго — неклассического (квантово-релятивистского) этапа основным достижением было создание СТЭ, то есть синтеза дарвинизма и популяционной и молекулярной генетики, а также создание ряда других близких к СТЭ концепций. Однако СТЭ не разрешила альтернативность воззрений дарвинизма и номогенеза. Явившись правопреемницей дарвинизма, СТЭ открыла законы формирования эволюционного материала, в терминах по преимуществу всеобщих, абстрактных и бескачественных объектов. Более того, построила их преимущественно на математических моделях популяционных процессов, сделав при этом теоретическое открытие в пределах одного эволюционного аспекта, одной эволюционной меры, а не эволюции в целом, эволюции как таковой. В конечном итоге, многолетние обсуждения воззрений того же дарвинизма или СТЭ, либо их альтернативности — номогенеза, как и ряд других близких к нему концепций по поводу биологической эволюции, научное сообщество не покидает чувство неудовлетворенности объяснения ни одной из позиций. Успехи каждой позиции относительны.

Процесс познания природы живого, биологической эволюции (эволюционного учения) в рамках парадигм классического и неклассического этапов научного познания уже явно недостаточен. На поверку дня востребован процесс познания, включающий в себя более содержательный методологический подход и методологический инструментарий, способный разрешить кажущуюся на первый взгляд многообразную антиномичность, противоречивость природы живого. Этому, на мой взгляд, будет отвечать современный этап постнеклассического (синергетического) научного познания (Степин, 2000), осуществляемый в рамках междисциплинарного подхода, используя при этом концепцию «фракталов», и, в частности, природу хаотических (фрактальных) аттракторов, несущих

в себе неслучайные генерации последовательностей и, как следствие, генерирующих порядок. Концептуально фрактальная природа живого, те или иные её фрактальные структуры рассматриваются при этом в аспекте направленности, запрограммированности эволюционного процесса. Именно неслучайные последовательности, генерирующие порядок, определяют, на мой взгляд, направленность, запрограммированность биологической эволюции. Более того, отражают этим прогрессивную составляющую органической эволюции. Дарвинизм же включающий в основу угла своей концепции естественный отбор, отражает собой адаптивный этап эволюции.

Таким образом, концепция фрактальной природы живого является руководящей идеей на современном этапе развития биологического знания, природы живого, его эволюции. Заклучая в себе в рамках диалектического принципа эффекты синергии, то есть «кооперативные» взаимоотношения динамичности и статистичности, фрактальная геометрия отражает этим причинную (каузальную) роль в эволюции сложности органического мира, его саморазвития. Это предопределило рассмотрение проблем эволюции органического мира с позиции синтеза альтернативных концепций дарвинизма и номогенеза в рамках фрактального аспекта, показав при этом, что это не различные аспекты анализа эволюционных процессов, а различные аспекты эволюционного синтеза. В этом новом уже двумерном представлении своеобразно устраняется прежнее противоречие детерминистических (номогенез) и вероятностных (дарвинизм) аспектов картин мира (непрерывного и дискретного), то есть ранее несовместимые свойства проявляют себя разными (одномерными) проекциями в целом двумерного объекта. Всё это позволяет осмысливать альтернативные биологические концепции (ламаркизм, дарвинизм, номогенез и другие) в рамках фрактальной парадигмы как дополнительные друг к другу. Наряду с этим анализ структурных и функциональных составляющих живых организмов в рамках природы фрактала позволяет выдвинуть предположение, что природа животных и растительных организмов в большинстве случаев осуществляет своё развитие не столько вслепую, «методом проб и ошибок», а более сложно. А именно, по чётко очерченным схемам — стратегии чисел Фибоначчи, золотого сечения, той или иной математической прогрессии, немарков-

ских процессов, фрактальности каналов, и т. д. Всё это позволяет, прежде всего, реализовать поиск оптимума структурных состояний различных изоморфных систем живого с целью наиболее эффективного заполнения пространства.

АНАЛИЗ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ С ПОЗИЦИЙ СИСТЕМНО-ДИНАМИЧЕСКОГО ПОДХОДА

Брынцев В. А.

*Московский государственный университет леса
Москва, Россия: bryntsev@mail.ru*

Эволюция не может быть описана одним перечислением принципов и факторов без создания модели. Эволюционная теория должна представлять собой модель, которая описывает процессы, приводящие к трансформации систем и к появлению принципиально новых, изначально не существовавших систем. Развитие в последнее время теории сложных систем, синергетики (Курдюмов, 1982; Руденко, 2001), системно-динамического подхода (Брынцев, 2009, 2011, 2012) дают основу для системного взгляда на эволюционное учение. В основу системного моделирования могут быть положены динамические системы — циклические движения, способные к самоорганизации и трансформациям благодаря своим свойствам. Начинаясь процессом самоорганизации, динамические системы проходят последовательно этапы: актогенеза — максимального внутреннего развития и максимальной внешней реализации, катагенеза — упрощения внутрисистемных связей, и замыкания цикла.

Рассмотрение ламаркизма, жоффруизма, номогенеза показало, что, несмотря на многие правильные и ценные теоретические заключения и эмпирические обобщения, этим направлениям не удалось создать своей чёткой эволюционной модели, объясняющей механизм эволюционных преобразований. В отличие от них, Ч. Дарвин создал модель, включающую циклы перехода от поколения к поколению, прохождение которых приводит к изменениям организмов. Изменчивость, борьба за существо-

вание (приводящая к отбору) и наследственность — три этапа дарвиновского цикла. Ч. Дарвин создал модель достаточно элементарную и теоретически работоспособную. Такие модели называют базовыми: они дают самую общую характеристику процесса. Для решения конкретных задач на их основе создаются локальные модели. В целом модель Ч. Дарвина достаточно общая и нежесткая, и может развиваться (локализовываться) в разных направлениях. Однако доминирующим оказалось одно направление — синтетическая теория эволюции (СТЭ).

СТЭ соединила неodarвинизм с генетикой, взяв за основу дарвиновский базовый цикл и сильно изменив его. Кроме изучения наследственности, генетика в СТЭ полностью взяла на себя объяснение вопросов изменчивости, рассматривая её как следствие мутаций и комбинаций генов. И наконец, третья фаза цикла — «отбор», также стал объектом генетики популяционной, рассматривающей изменение частоты аллелей в популяциях. И наследственность, и изменчивость фактически реализуются в точке перехода от цикла к циклу, и описываются количественно, статистическим методом, а весь огромный этап онтогенеза рассматривается лишь с точки зрения отбора, то есть решения задачи — прервётся цикл, или вернётся в точку перехода.

В СТЭ дарвиновская модель была локализована. Локализация, давая приоритет определённым направлениям, в целом сужает спектр исследований. Так, один из важнейших вопросов генетики — реализация генотипа в онтогенезе — фенотипика, на важность которого указывал в 30-е гг. Н. И. Вавилов (2012), разрабатывался в рамках СТЭ недостаточно интенсивно. В целом проведённый синтез дал мощный импульс для развития генетики. Непосредственное эволюционное значение СТЭ состоит в освоении ею циклов популяционного уровня.

Другая модификация дарвиновской модели была предложена И. И. Шмальгаузенем (1946) в теории стабилизирующего отбора. И. И. Шмальгаузену удалось непротиворечиво соединить классический дарвинизм с неodarвинизмом. Отличия его модели от модели СТЭ существенны. Так, основным источником изменчивости являются не мутации и комбинации генов, а модификация особей в процессе их экологической адаптации. Мутации же играют роль генетического фиксатора этих изменений, переводя, в процессе стабилизирующего отбора, фенотипа в

генокопии. Модель И. И. Шмальгаузена акцентирует внимание на эволюционных аспектах онтогенеза, его генетической, системно-динамической и экологической составляющих. С точки зрения системно-динамического подхода данная модель достаточно полно отражает весь цикл системных преобразований и учитывает внутреннюю активность динамической системы. Труды по морфогенезу В. Г. Черданцева (2003), обобщающие работы А. С. Северцова (2005) говорят об актуальности и перспективе развития данного направления, которое рассматривает внутренние циклы онто- и морфогенеза, включая вопросы их самоорганизации и саморазвития.

Таким образом, дарвиновская модель трансформации в пределах вида, с учётом успехов биологии, может изменяться, расширяться и усложняться. Развитие эволюционной теории может идти по пути разработки различных локализаций базовой модели, которые, до их системного объединения, могут соотноситься друг с другом по принципу дополнительности.

Однако, как любая теория, дарвиновская базовая модель имеет недостатки, связанные с её неполнотой. Как элементарная модель она рассматривает циклы только одного уровня, поэтому дарвиновская модель вида непрерывна, не приходит в противоречие с собой, не начинается и не кончается. Это сформировало представление о виде, монотонно развивающемся по спирали без начала и конца. Другой недостаток заключается в том, что данная модель в себе не инициирует дивергенцию видов. Для того, чтобы она происходила, введён внешний для теории фактор — изоляция. Это указывает на то, что для достаточного полного описания биологической эволюции использование моделей одного уровня организации явно недостаточно, необходимо рассматривать модели других уровней.

Представления о циклах большего уровня развивались Д. Н. Соболевым (1924). Им было показано и подтверждено на палеонтологическом материале, что имеются видовые циклы, развивающиеся по своим внутренним законам. С позиций системно-динамического подхода вид может быть представлен моделью динамической кумулятивно-диссипативной системы, которая кумулирует и теряет не вещество и энергию, а действующую генетическую информацию. Ещё один самостоятельный эволюционный уровень — биогеоценотический. Это уровень биологической эволюции, где она смыкается с эволюцией универсальной.

Таким образом, биологическая эволюция относится к сложным многоуровневым системно-динамическим процессам, и модели становления и трансформаций каждого уровня должна найти своё место в эволюционном учении. Дальнейшая перспектива развития эволюционной теории состоит в объединении моделей развивающихся динамических систем разных уровней в единую модель эволюционных преобразований.

ПРИНЦИП СИСТЕМНОГО СООТВЕТСТВИЯ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ

Крылов М. В.

*Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург, Россия: mkrylov@mail333.com*

Живые организмы и неживая природа, подчиняются одним и тем же концептуальным законам физики и химии. Это фундаментальное обобщение эволюционных преобразований позволяет выделить общее и дать единое объяснение, казалось бы, абсолютно не связанных между собой явлений, процессов и особенностей поведения сложных систем. Потоки энергии разных видов объединяют воедино все явления во Вселенной и способствуют неравновесности и необратимости многочисленных процессов в природе, включая жизнь. Неравновесность и связанная с ней необратимость могут быть источниками порядка, когерентности и повышения уровня организации.

Чувствительность неравновесных состояний к внешним воздействиям может служить началом спонтанной «адаптивной организации» системы, её «подстройке» к окружающей среде. Формирование новых форм и состояний материи происходит под влиянием сил взаимодействия и определяется условиями, «разрешающими» прохождению процессов эволюции. Системное разрешение несёт в себе свойство организующего начала при преобразовании материи. Преобразование материи осуществляется только при определённых условиях, «разрешающих» пройти процессу, детерминированному природой этих форм материи. Живые системы относятся к открытым системам, находящимся в стадио-

нарном состоянии, когда скорости «притока» вещества и энергии из внешней среды соответствует определённая скорость «оттока» во внешнюю среду. Эти процессы в биологических системах согласуются с законами неравновесной термодинамики, при этом стационарное состояние рассматривается как наиболее упорядоченное состояние открытой системы, при которой скорость возрастания энтропии минимальна [1]. Эволюция живых организмов происходит в экосистемах. Экосистемы пронизаны обратными связями. Обратные связи могут радикально изменить судьбу флуктуации. Под флуктуациями здесь понимаются отклонения от преимущественного состояния. При этом принципиальное значение имеет знак обратной связи. При положительной обратной связи флуктуации со временем нарастают, и система самопроизвольно может перейти в другое состояние, при отрицательной обратной связи происходит стабилизация системы. Этим, в частности, можно объяснить стабилизацию в процессе эволюции структуры каталитически активных доменов у функционально важных ферментов и существование универсального генетического кода. Нарушения принципа системного соответствия в эволюционных процессах не реализуются. Принцип системного соответствия в данном случае проявляется в форме запрещения. Отклонения от требований, предъявляемых системой, выбраковываются естественным отбором. Отбор в эволюционных процессах играет консервативную роль. Объяснение появления новых видов живых организмов в результате естественного отбора становится неочевидным. На необходимость сохранения соответствия требованиям экосистемы указывает наличие в клетке сложной системы контроля над нарушениями структуры и функции ДНК, осуществляющейся на уровне репликации. Появление ошибок в ходе репликации ДНК очень редкое событие, максимальная вероятность ошибок в этом процессе меньше, чем 10^{-8} . Этот механизм помехоустойчивости защищает геном от случайных изменений и гарантирует биологическому объекту его соответствие экосистеме. Именно это позволяет объяснить, почему в экосистемах сосуществуют организмы разного уровня организации. Можно сказать, что различные группы живых организмов в зависимости от системного разрешения эволюционируют по разным часам, каждые из которых отсчитывают своё время в собственном темпе [2]. Все живые системы состоят из изначально неживых химических элементов. Поэтому

формирование химических элементов во Вселенной можно рассматривать, как начальное условие, «разрешившее» появление жизни. Одинаковые атомы формируются независимо в разное время и в разных частях Вселенной. Одинаковые по сути события, разделённые между собой миллиардами лет во времени и тысячами мегапарсек (Мпк) в пространстве, определяются изотропностью Времени и Пространства. Принцип однородности утверждает, что законы Природы не меняются со временем, и в одинаковых условиях явления происходят одинаково. Поэтому сходные или идентичные формы материи, в том числе и живой, появляются независимо везде, где имеются одинаковые разрешающие условия. Этим объясняется параллельная эволюция и в живой природе. Энергетический обмен, происходящий внутри биологической системы, организован так, что в ней протекают не только возможные, но и невозможные, с термодинамической точки зрения, реакции. Разрешающими условиями для реализации этих событий служат процессы энергетического сопряжения, когда возможные с термодинамической точки зрения реакции передают ранее аккумулированную энергию через общий компонент реакции термодинамически невозможной. Так, например, хлорофиллы, улавливающие и преобразующие лучистую энергию Солнца в химическую энергию, стали аккумуляторами энергии (своеобразными банками) постоянно выдающими энергетические «ссуды» на рост и развитие биологических систем. Возникновение и усложнение биологических систем термодинамически происходит практически «бесплатно» за счёт чередования обратимых и необратимых процессов внутри системы [3]. Направление эволюции в значительной степени определяется наиболее вероятными с энергетической точки зрения процессами. Энергетическая целесообразность требует совершенствования процессов превращения потребляемой энергии в работу, что неизбежно ведёт к формированию сложных самоорганизующихся систем. Способность к самоорганизации первична и «не выводится» из других понятий. Усложнение и самосовершенствование живой материи определяется её природой – это её внутреннее свойство, характерное для стационарных систем, находящихся в состоянии не очень сильно удалённом от термодинамического равновесия. Усложнение не коррелирует с приспособленностью. Непрестанное самоусложнение и самосовершенствование живых систем может достигать некоторого кри-

тического состояния, в котором даже слабые события вызывают скачкообразный переход системы в другое состояние. Причина подобного поведения связана с невозможностью «скачкообразной подстройки» сложного компонента под новые дискретно (от события к событию) происходящие изменения в экосистеме. Пороговый характер самоорганизации в живых системах является одним из неустраняемых факторов, определяющих вымирание в истории Земли различных видов организмов.

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ДИСКРЕТНОСТИ ТАКСОНОВ В СВЕТЕ ДИАЛЕКТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛИЗМА

Левенкова Е. С.

*Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Россия: e-leven@mail.ru*

Неравномерность во времени темпов эволюционных изменений не вызывает сомнения у биологов, однако причины чередования периодов относительной стабильности таксонов и их быстрой трансформации, определяющей дальнейшее биоразнообразие, остаются предметом дискуссий. Современные методы исследования таксономического и филогенетического статуса сравниваемых форм не дают однозначного ответа о происхождении дискретности видов и надвидовых таксонов. Более того, диагностика форм на организменном уровне не всегда совпадает с маркировкой разрывов по молекулярно-генетическим признакам, что вызывает критику биологической концепции вида.

Принципиальный подход к решению проблемы эволюционных разрывов предлагает диалектический материализм: быстрые качественные изменения, переводящие систему на новый уровень развития, возможны только на основе длительного накопления количественных различий, при достижении ими некоего порогового уровня. Все теории, предлагающие объяснение эволюционных «скачков», различны по отношению к этому принципу. Одни рассматривают «эпизоды ускоренной эволюции» как результат накопления изменений в предшествующий пе-

риод, другие — вследствие событий, случайных по отношению к предшествующей истории. Дальнейшее изучение и проверка, как правило, показывает спекулятивность и неверность теоретических построений второго типа.

На принципиальное различие теорий, предлагающих объяснение дискретности форм на основе скачков с «полным отсутствием исторической подготовки», или на основе диалектических, указывал И. И. Шмальгаузен. «В процессах видообразования мы имеем узловые, наиболее ответственные моменты эволюции... Каждый новый вид имеет свою качественную характеристику, и любое видообразование является диалектическим скачком» (Шмальгаузен, 1990).

Несомненно, диалектику эволюционного развития описывает предложенная Э. Майром концепция «генетической революции», когда «популяция, превращающаяся в новый вид, переходит из хорошо интегрированного и стабильного состояния в другое такое же состояние, переживая период, когда её состояние в высшей степени нестабильно» (Майр, 1974). Скорость изменений в этот период он объясняет тем, что процесс идёт по типу цепной реакции, изменения в одном локусе провоцируют изменения селективной ценности многих других локусов.

«Случайные» скачки чаще называют сальтациями, «гносеологически сальтационизм основывается на забвении элементарного положения философии диалектического материализма» (Татаринов, 1988). Развитие генетики привлекло для объяснения видообразования различные мутационные теории. «В истории генетики ... мы обнаруживаем ряд весьма поучительных отхождений, вся ошибочность которых особенно ясна в свете углублённого экспериментального фактического материала, накопленного самой же генетикой. Огромный фактический материал... показал исключительную распространённость преимущественно мелких и физиологических мутаций, подтверждая основную мысль Дарвина об огромной значимости мелких наследственных изменений» (Вавилов, 2012).

Это замечание оказалось актуально в конце XX века, когда интенсивные исследования хромосом млекопитающих вызвали обсуждение гипотез о способе видообразования в результате крупных хромосомных перестроек. Дальнейшие генетические исследования, в том числе наши

данные о нарушениях мейоза у межвидовых гибридов грызунов, показали, что роль перестроек в видообразовании не столь однозначна, как это полагали авторы гипотез. Влияние хромосомных факторов опосредовано, они неразрывно связаны с генными, и участвуют в изменении условий для проявления последних через архитектуру ядра.

Выявление причин стерильности у грызунов родов *Mus*, *Rattus*, *Phodopus*, *Microtus* и сравнение наших данных с литературными, позволило обратить внимание на наличие качественных градаций возможностей репродукции и жизнеспособности гибридного потомства, которые зависят от степени эволюционной близости исследуемых форм. Так, при скрещиваниях близких форм (*Mus musculus* и *M. domesticus*; *Rattus flavipectus* и *R. rattus*) потомство плодовито, мейоз у гибридов отличается от такового исходных форм только увеличением частоты спонтанных нарушений. Регулярный синапсис в профазе I, необходимый для успешного завершения мейоза, обеспечивают синаптическая подгонка, позволяющая формирование бивалентов и мультивалентов при отсутствии полной гомологии хромосом, и обособление асинаптических половых хромосом у самцов на стадии пахитены. Эти механизмы действуют у видов и у гибридов.

Однако при более отдалённом родстве скрещиваемых форм (*Phodopus sungorus* и *Ph. campbell*) нестабильность синапсиса в X-Y-биваленте критична в условиях гибридного дисгенеза и на ключевых стадиях мейоза провоцирует начало патологических процессов. Они идут по типу «цепной реакции», подгонка не срабатывает, резко снижается процент способных к созреванию мужских клеток. В результате с ростом генетического расстояния между исходными видами первым утрачивает плодовитость гетерогаметный пол. Отметим, что Д. Холдейн, который сформулировал это обобщение (1922), высоко ценил диалектический материализм как метод познания и аналитики.

Ещё более отдалённое родство исходных видов приводит к гибели на ранних стадиях большинства генеративных клеток у всего потомства и к гибели гибридных эмбрионов. По-видимому, сходство проявления гибридных нарушений у млекопитающих отражает общность становления разных таксонов, а также косвенно свидетельствует о том, что дискретность связана с переходом количественных изменений в качественные при достижении критического уровня генетических отличий. Вероятно,

именно после завершения перехода на качественно новый этап развития, «диалектического скачка» и становления новых таксономических особенностей, эти эволюционные изменения необратимы.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ БИОСФЕРЫ

Попов А. В.

*Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: popov@ap1250.spb.edu*

Биологическое движение, являющееся высшей формой движения материи, определяется фундаментальным процессом — размножением, то есть расширенным воспроизводством организмов, создающим постоянный дефицит ресурсов для их существования. Это обуславливает непрерывность конкуренции и естественный отбор, обеспечивающий самодвижение эволюции. Популяционный процесс (микроэволюция), отражающий мгновенный временной срез, поставляет только исходный, элементарный материал для макроэволюции, то есть собственно эволюции.

Эволюция биосферы, протекающая в гигантских временных и пространственных интервалах, осуществляется в двух неразрывно связанных системах: дискретной (корпускулярной) и жёсткой. Эволюционные преобразования этих двух фундаментальных видов организации живого, представленных, с одной стороны, взаимодействием множества организмов, а с другой — жёстким строением отдельного организма — архетипом, обеспечивают поступательное развитие живого от популяции до биосферы. Тесное сочетание этих дополняющих друг друга организаций живого обеспечило широкий простор для отбора на всех уровнях и открыло путь для прогрессивной эволюции, которая привела к появлению качественно нового образования — ноосферы. В структуре организма (архетипе) запечатлеваются все эволюционные изменения, произошедшие на протяжении многих миллионов лет. Структура организма, дифференцированная на обособленные компоненты, под действием отбора не может меняться равномерно, как аморфное вещество. Жёсткая структура является главной причиной неравномерности, цикличности эволюционного преобразования архетипа (Попов, 1973, 2006).

Из массы элементарных эволюционных сдвигов, возникающих в процессе микроэволюции, естественный отбор формирует крупные эволюционные преобразования, создавая многообразие филогенетических линий. Соревнование между группами организмов приводит к достижению преимущества одних групп над другими. Процесс питает сам себя. Наиболее действенным оружием в этом соревновании является совершенствование мозга. Возникает более высокий уровень эволюционного самодвижения — собственно эволюция (макроэволюция). Эволюция — непрерывный процесс возникновения качественно нового уровня организации живого, который выражается в повышении активности организма, направленной во вне. Особенности эволюции могут быть выявлены только в рамках биосферы (Попов, 1989, 1993, 2006, 2010).

Сущность эволюции проявляется в развитии групп, идущих по пути неограниченного прогресса. Он заключается в последовательной смене доминантных групп, эволюционирующих по пути усиления активности организмов, филумов и других биосистем а также биосферы в целом. Генеральное развитие доминантных групп выражается в повышении организации отдельного организма-особи, что предопределило появление человека и ноосферы. Доминантные группы (протобилатералии и позвоночные) вытесняют и подавляют группы менее удачно развивающиеся, закрывая им дорогу к прогрессивному развитию (артроподы, моллюски, брахиоподы и другие). Эти отношения создают основу строения биосферы, влияя на преобразование структуры основных биотопов. Смена доминантных групп вызывает общебиосферные перестройки, которые являются крупными ступенями повышения организации биосферы. В эволюции вендо-фанерозойских доминантных групп, выражающих основные черты неограниченного эволюционного прогресса, отражены главные этапы развития живого. В венде и кембрии это нашло своё выражение в совершенствовании морфофункциональных приспособлений протомногочеточных (морфофункциональный суперэтап развития), а в ордовике — в появлении и развитии качественно нового органа — мозга, связанного с обособлением информационных процессов (церебральный суперэтап). Возникновение и совершенствование мозга и взаимодействующих с ним органов движения и телерецепторов стали определять основные тенденции эволюции живого (Попов, 1993, 2006, 2011).

Можно выделить следующие этапы развития биосферы, обозначенные по названию доминантных групп: биосфера одноклеточных, биосфера протомногочелюстных, биосфера протобилатеральных, биосфера рыб, биосфера амфибий, биосфера рептилий, биосфера млекопитающих и птиц, а затем и ноосфера. В длинной последовательности вендо-фанерозойских ароморфозов, вызванных сменой доминантных групп, следует выделить четыре наиболее крупные ступени (мегаароморфозы) эволюционных преобразований жизни. Они обусловлены появлением архетипов, обеспечивающих возможности длительного и разнообразного повышения уровня организации, ведущего к существенному возрастанию активности жизни и её независимости от среды:

1) Вендский мегаароморфоз — появление многоклеточных, обладающих резервуарным пищеварением и ртом, появление первых протобилатералий;

2) Кембрийский мегаароморфоз — доминирование скелетных протобилатералий;

3) Церебральный мегаароморфоз — появление эндоскелетных билатералий, обладающих мозгом (рыбы, тетраподы, приматы);

4) Ноосферный мегаароморфоз — социум людей (Попов, 1993, 2011а,б).

Вендский этап следует включить в фанерозой, в качестве протозоя.

Особое место для расшифровки закономерностей эволюции биосферы и возникновения ноосферы занимают исследования появления мозга и его развитие. Формирование весьма специфической сферы мышления (мыслей, слов, идей, теорий), обособившейся от конкретного носителя — индивидуума, даёт точки опоры для выявления фундаментальных закономерностей в океане фактов эволюционного преобразования биосферы, предоставляемых палеонтологической летописью. Возникновение мышления означает формирование высшего уровня движения материи, который принципиально отличается от биосферного уровня движения материи. Потребовалось 600 млн лет развития координирующего центра организма — мозга, прежде чем появилась сфера мышления — ноосфера — принципиально новый вид движения материи, как закономерный и предопределённый итог развития жизни на Земле.

ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ «КУЛЬТУРЫ» У ЖИВОТНЫХ: ГИПОТЕЗА РАСПРЕДЕЛЁННОГО СОЦИАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ

Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н.

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Новосибирск, Россия: zhanna@reznikova.net*

Проявлению и становлению поведенческих традиций у разных видов животных и возможным этологическим и эволюционным механизмам этого явления посвящено огромное количество работ, но они породили и множество противоречий. До сих пор остаётся неясным, какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению новых для популяции форм поведения.

В современной литературе принято говорить о специфических для популяции поведенческих традициях в тех случаях, когда выполняются следующие условия:

1) поведенческая модель (или поведенческий стереотип) не наследуется, а приобретает в ходе обучения;

2) проявление поведенческой модели наблюдается у большого количества особей в локальной популяционной группировке;

3) она наблюдается у разных поколений;

4) она отсутствует в других популяциях того же вида.

Под культурой у животных принято понимать целый блок поведенческих традиций, отличающих данную популяцию. Классические примеры «культуры» (как это называлось ранее) открывания молочных бутылок в популяциях синиц, населяющих Англию, и мытья бататов у японских макак относятся к поведенческим традициям. Основным этологическим механизмом распространения новых форм поведения является социальное обучение, опирающееся на опыт, приобретённый в результате наблюдений за действиями других особей.

Поведенческие традиции описаны у разных видов обезьян, птиц, крыс, дельфинов и других животных, обладающих сложной социальной и психической деятельностью. «Очаги культуры» были выявлены у шимпанзе и орангутанов: у пространственно разделённых группировок животных наблюдаются разные варианты последовательных действий,

направленных на достижение определённой цели. Сообщества различаются сразу по многим поведенческим моделям, поэтому речь может идти о специфичных «культурах», если только будет доказано, что эти поведенческие модели распространяются именно путём передачи традиций из поколения в поколение с помощью подражательного обучения.

В качестве основного этологического механизма укоренения поведенческих традиций в сообществах животных исследователи, как правило, рассматривают самые сложные формы двухстороннего процесса социального обучения: имитацию и «учительство». В докладе обсуждается предположение о том, что авторы нередко торопятся приписать наблюдаемому поведению высший ранг из форм социального обучения, меж тем как вопросы о роли «сигнальной наследственности» (термин М. Е. Лобашёва) в формировании поведенческих традиций требуют специальных исследований. Даже для приматов важным фактором в формировании некоторых поведенческих традиций может, при экспериментальном анализе, оказаться генетическая компонента поведения. В этом случае не будет необходимости привлекать для объяснения «когнитивно-ёмкие» формы социального обучения, которые лежат в основе «культуры».

В докладе обсуждается возможный, более экономичный, чем «культура», эволюционный путь становления поведенческих традиций. Сознывая рискованность аналогий между общественными насекомыми и социальными позвоночными животными, мы всё же предлагаем на основе экспериментальных данных, полученных на муравьях, гипотезу «распределённого социального обучения», которая представляется достаточно универсальной: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов может быть достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов, если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы. Наличие «спящих» фрагментов программ создаёт у их носителей врождённую предрасположенность к совершению определённой последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно самых простых форм социального обучения. Мы назвали такое социальное обучение «распределённым», поскольку речь идёт, предположительно, о фрагментах поведенческих программ и о целостных программах, распределённых между разными членами популяции.

Мы сравнивали сложные стереотипы охоты на прыгающую добычу у муравьёв *Myrmica rubra*, взятых из естественных условий и воспитанных из куколок в лаборатории. Основным экспериментальным фактом, полученным в наших исследованиях, является выявление в популяциях муравьёв особей, обладающих прирождённым полным охотничьим стереотипом и шаблоном восприятия потенциальной жертвы, и особей, которые, по-видимому, обладают только фрагментами этого стереотипа. В докладе обсуждаются предварительные экспериментальные данные, полученные путём сравнения сложных стереотипов охоты на насекомых у одиночных и социальных видов грызунов.

В целом можно сказать, что обнаружена почва для эволюционного формирования поведенческих традиций на генетической основе. Мы предполагаем, что на основе самой простой формы социального обучения (социальное облегчение) происходит достройка генетически детерминированных фрагментов определённых форм поведения, распределённых среди членов группы. Можно полагать, что распределённое социальное обучение подчиняется закономерности кумулятивного эффекта, и частота встреч с носителями целостного стереотипа увеличивает скорость его распространения в популяции. Таким образом, адаптивные возможности популяций могут быть расширены достаточно экономичным путём: животные могут не владеть «культурой», но они и не должны быть «оборудованы» сложными поведенческими стереотипами на все случаи жизни, достаточно лишь обладать отдельными «заготовками» и способностью к самым простым формам социального обучения. Можно полагать в итоге, что генетическая предрасположенность — лучший «учитель» для животных, по крайней мере, для многих из них.

ЗНАЧЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИМБИОТИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Савинов А. Б.

Нижегородский государственный университет
Нижний Новгород, Россия: sabcor@mail.ru

Эволюционная роль симбиоза (симбиогенеза) была показана ещё в классических работах выдающихся биологов XIX—XX веков (Фаминцын, 1907; Мережковский, 1909; Козо-Полянский, 1924; Margulis, 1981). Сейчас положения о важной роли симбиоза в формировании и историческом развитии царств эукариот не только подтверждены, но и развиты благодаря современным исследованиям (Margulis, Sagan, 2002; Проворов, 2001, 2009; Проворов, Долгих, 2006; Савинов, 2005, 2006, 2009, 2012; Savinov, 2011; Botnariuc, 2005; Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009; Peacock, 2011). Согласно накопленным данным, жизнедеятельность и эволюция всех многоклеточных и огромного большинства одноклеточных организмов происходит только на основе интеграции с другими живыми существами (преимущественно прокариотической организации) с образованием симбиотических систем с эмерджентными свойствами (Проворов, 2001, 2009; Савинов, 2005, 2006, 2012; Savinov, 2011; Rosenberg et al., 2009). Данная интеграция осуществляется путём симбиоза, то есть отношений, традиционно трактуемых как мутуализм, паразитизм, комменсализм, складывающихся между видом-хозяином и его сожителями — видами-симбионтами. А эволюция этих отношений представляет собой симбиогенез — один из основных факторов филогенеза всех живых существ (Козо-Полянский, 1924; Margulis, 1981; Margulis, Sagan, 2002; Хахина, 1983; Каратыгин, 1993; Проворов, 2001; Проворов, Долгих, 2006; Botnariuc, 2005; Peacock, 2011). В симбиотических системах происходят сложные процессы самоуправления, основанные на прямых и обратных связях между членами симбиоза (Кеннеди, 1978; Проворов, 2001). В связи с этим рационально использовать кибернетические положения об организации, функционировании и эволюции самоуправляемых систем, к

которым относятся биосистемы организменного и надорганизменного уровней (Савинов, 2006).

Анализ представлений о симбиотических системах (Савинов, 2012) показывает, что параллельно доминирующей парадигме, использующей асимбиотические понятия «особь», «популяция» и «вид» в качестве категорий классической биологии, развивается симбиотический подход к системам организменного и надорганизменного уровней как сложным системам, формирующимся и эволюционирующим на основе интеграции хозяина и его симбионтов. Для описания симбиотических систем организменного уровня предложены и используются «идеологически близкие» категории: консорция (Козо-Полянский, 1924), суперорганизм (Wilson, Sober, 1989), компликабионт (Беэр, 2004), холобионт (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008), аутоценоз (Савинов, 2005). Симбиотические системы популяционного уровня автором предложено характеризовать категорией *демоценоз*, а видового уровня — категорией *специоценоз* (Савинов, 2005, 2006, 2012).

«Консорция» была исторически первой категорией, с помощью которой ещё в 20-х годах прошлого века Б. М. Козо-Полянский (1924) попытался охарактеризовать симбиотические системы организменного уровня и показать их всеобщность в живой природе. К сожалению, тогда и позднее его инициатива не была поддержана, и понятие «консорция» стали использовать в другом смысле. Такому отношению к симбиотическим системам способствовало то, что генетике, развивавшейся в начале XX века, требовались относительно простые модели типа «генотип — фенотип», без усложнения, в частности, элементами симбиоза. Это в дальнейшем отразилось на синтетической теории эволюции (СТЭ), зарождавшейся на основе синтеза:

1) необоснованно редуцированной теории Дарвина (Савинов, 2011), в частности, «очищенной от Ламарка» (Стегний, 2009), от оригинальной концепции пангенезиса (Бляхер, 1971);

2) генетических моделей, «рафинированных» от симбиоза, что упрощало исследования.

В результате, сторонники СТЭ уже с середины XX века стали рассматривать значение взаимных отношений между организмами в эволюции (Камшилов, 1961) в отрыве от явлений симбиогенеза.

В начале прошлого века был введён термин «суперорганизм» (Wheeler, 1911), который сейчас широко используется, в частности, в отношении человека. Показано, что человек-«суперорганизм», благодаря бактериям-симбионтам (в основном кишечным) обладает дополнительным геномом — метагеномом, включающим миллионы микробных генов, оказывающих существенное влияние на метаболизм и физиологические параметры в онтогенезе и в эволюционном развитии «хозяина» (Hooper, Gordon, 2001; Gill et al., 2006; Goodacre, 2007; Fujimura et al., 2010; Sleator, 2010). Метагеномика, развиваемая благодаря такому подходу, исследует состав и функционирование генов в пределах интегральных генно-метаболических сетей микробного сообщества (микробиома) в симбиотических «суперорганизмах» (Gill et al., 2006; Шестаков, 2010).

Паразитолог С. А. Беэр (2004), рассматривая систему «эндопаразит-хозяин» в качестве надорганизменной конструкции, предложил назвать её «компликатобионтом». С. А. Беэр (2004) полагает, что эволюция компликатобионтов трудно объяснима с позиций дарвиновской теории эволюции, выходит за рамки того круга объектов, для которых Дарвин создавал свою теорию, поэтому эволюция компликатобионтов может быть объяснена с позиций эволюции сложных («синтетических») биологических систем, однако здесь понятийный аппарат еще надо разрабатывать. Однако С. А. Беэр (2004) полагает формирование «компликатобионта» редким эволюционным явлением.

Напротив, согласно концепции автора (Савинов, 2005—2012; Savinov, 2011), единицей организменного уровня среди многоклеточных и огромного большинства одноклеточных эукариот реально является не особь (индивидуум), а аутоценоз (от *auto* — сам, *cenos* — сообщество), то есть интегральное объединение особи-хозяина с его симбионтами про- и эукариотической организации. Принципиально отличаясь от консорции, аутоценоз представляет собой типичный симбиоз, характеризующийся:

1) совокупностью общих для хозяина и симбионтов, коэволюционно сформированных и скоординированных метаболических процессов;

2) взаимной генной (сигнальной) регуляцией и нередко взаимными изменениями организации генов и геномов;

3) коэволюцией в направлении усиления функционально-структурной интегрированности и взаимозависимости партнёров (Проворов, Долгих, 2006).

А с позиций системно-кибернетического подхода аутоценоз — это самоуправляемая система «хозяин-симбионты» (Савинов, 2005, 2006). Организация, функционирование и эволюция этой системы осуществляются по кибернетическим принципам (Савинов, 2006), на основе прямых (от симбионтов к хозяину) и обратных (от хозяина к симбионтам) информационных связей. При этом блок симбионтов аутоценоза является дополнительным управляющим блоком среди управляющих подсистем хозяина (генетической, нервной и других) (Савинов, 2006). Воздействия симбионтов обуславливают эмерджентные фенотипические и генотипические изменения у хозяина: в метаболизме, поведении и эволюции таксона, к которому он принадлежит (Сопрунов, 1987; Каратыгин, 1993; Юрлова и др., 2000; Беэр, 2005; Савинов, 2005; Проворов, Долгих, 2006; Михеев, 2011; Михеев, Зыкова, 2011; Moore, 1984; Wernegreen et al., 2003; Dziallas et al., 2012).

Категории «аутоценоз», «демоценоз» и «специоценоз» (Савинов, 2005–2012; Savinov, 2011) были предложены на основе принципа обязательности явлений симбиоза и симбиогенеза в живой природе (Козо-Полянский, 1924; Савинов, 2005, 2007). В соответствии с этим принципом и симбиотическим подходом, развиваемым автором, земную жизнь в царствах эукариот, реально представляют не «стерильные» (т. е. лишённые симбионтов — мутуалистов, паразитов, комменсалов) «особи», а аутоценозы (симбиотические системы «хозяин-симбионты»), не «популяции», а демоценозы — системы аутоценозов, не «виды», а специоценозы — системы демоценозов. В демоценозе происходит естественный отбор аутоценозов, а не отдельных особей. Демоценоз, а не популяция реально является элементарной эволюционной единицей. Введённые автором категории «аутоценоз», «демоценоз» и «специоценоз» позволяют учитывать у систем организменного и популяционно-видового уровня эмерджентные свойства, то есть качественно и количественно иные признаки вещественно-энергетического и информационного взаимодействия с окружающей средой (Савинов, 2011, 2012), которыми не обладают разобщённые организмы (вне симбиоза). В частности, звеньями трофических цепей и сетей реально

являются ауто- и демоценозы, но не «особи» и «популяции». Эмерджентные свойства симбиотических систем обуславливаются формированием в них на генетическом и фенотипическом уровнях особых симбиогенных образований (Савинов, 2009, 2012): аутогенома (функциональной системы, включающей гены хозяина и гены всех других членов симбиоза) и аутофенома (структурно-функциональной системы, образованной фенотипом хозяина и фенотипами всех других членов симбиоза).

Этим представлениям отчасти близки положения концепции «холобионта» и «хологеномной теории эволюции» (Rosenberg, Zilber-Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009). Согласно этим представлениям суперорганизм, т. е. холобионт (holobiont) включает организм хозяина и его симбиотических микроорганизмов и обладает хологеномом (hologenome), т. е. совокупностью генов организма-хозяина и симбионтов-прокариот. При этом холобионт считается единицей естественного отбора. Однако в «хологеномной теории эволюции» симбиотический подход суживается в нескольких аспектах.

Во-первых, «холобионт» не рассматривается как самоуправляемая система, в результате чего упускаются из вида прямые и обратные связи между симбионтами и хозяином.

Во-вторых, понятие холобионт является исключительно суперорганизменным понятием и не касается популяционно-видового уровня: в хологеномной теории не рассматриваются симбиосистемы рангов демо- и специоценозов.

В-третьих, в указанной теории не затрагивается роль симбионтов в продукционно-энергетических процессах.

В-четвёртых, понятие «хологеном», в отличие от понятия «аутогеном», не рассматривается как функциональная система генов хозяина и генов всех других членов симбиоза, а учитывает только гены хозяина и гены его бактерий-симбионтов (метагеном).

Симбиотический подход меняет методологию изучения эволюции систем популяционно-видового уровня. Ведь в СТЭ симбиогенез обычно не рассматривается в качестве важного эволюционного фактора и потому методологически искусственно изолированная от экто- и эндосимбионтов популяция как группировка особей одного вида, образующая самостоятельную генетическую систему (Яблоков, Юсуфов, 2004), представлена эле-

ментарной эволюционной единицей. Однако в этом случае не учитывается явление горизонтального переноса генов от ряда симбионтов хозяину (и наоборот) (Davis, Wurdack 2004; Mower et al., 2004; Keeling, Palmer, 2008; Шестаков, 2009) и появление новых (эмерджентных) свойств системы «хозяин-симбионты» на фенотипическом уровне (Савинов, 2012). Соответственно, не принимается во внимание, что реально естественному отбору подвергаются не просто особи популяций, а симбиотические системы — аутоценозы (холобионты). Поэтому с позиций симбиотического подхода в качестве элементарной эволюционной единицы должна рассматриваться не популяция, а демоценоз как система аутоценозов (Савинов, 2009): ведь в пределах экосистем эволюционируют не просто популяции, а симбиотические системы популяционного уровня — демоценозы (Савинов, 2005). Наряду с этим представляется, что в эволюционной биологии симбиотический подход будет сосуществовать с классическими представлениями об эволюции популяций и видов, особенно в тех случаях, когда «методологическая редукция» (как обоснованный прием исследователей) в отношении симбионтов у организмов-хозяев будет достаточно корректной при решении тех или иных эволюционных вопросов.

К ВОПРОСУ О ВЗАИМОСВЯЗИ И ВЗАИМНОМ ВЛИЯНИИ ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ И ГЛОБАЛЬНОГО ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

Чупов В. С.

Ботанический институт РАН

Санкт-Петербург, Россия: nika-egida@mail.ru

К концу XX века идеи эволюционного развития проникли во все области человеческой мысли и практической деятельности. Это явление получило название глобального эволюционизма. Одно из ведущих мест в разработке и распространении идей эволюционизма принадлежит биологии и биологии, несомненно, ответственны за разработку, правильное понимание и применение идей эволюционизма в обществе.

Это хорошо понимали основоположники дарвинизма. Осознав, что прямолинейное применение идеи борьбы за существование не совме-

стимо с существованием и развитием человеческого общества, его этики и морали, и Дарвин и Уоллес постарались вывести последние этапы эволюции вида *Homo sapiens* из-под влияния естественного отбора. Правда, в соответствии с духом и идеями своего времени, они возложили ответственность за становление социальных, моральных и этических качеств представителей этого вида не на природу — естественное течение событий, а на Творца.

Диссонанс между представлениями о способах, которыми достигается прогресс в развитии человечества и морально-этическими положениями человечества, находящегося на этой достигнутой ступени прогресса продолжал ощущаться и позднее. Более того, некоторые положения социологии, экономики, политики, имеющие основания в теории селектогенеза, дали начало теориям фашизма, расизма и прочим. А такие столпы эволюционного учения и генетики как Дж. Хаксли (1953), Ф. Добржанский (1955), Б. Л. Астауров (1971), считали необходимым подчеркнуть, что человечество, сформировавшееся на почве *struggle for life* найдёт в себе силы и желание превратиться из «волка», в отношении к своему ближнему в *Homo sapiens et humanus* (Астауров, 1971). Иными словами, большинство авторов-эволюционистов признавали, что на основании борьбы за существование в качестве основного «двигателя» эволюции и прогресса трудно ожидать появления высших человеческих качеств — этики, морали, высоких искусств и т. д. А именно эта идея как наиболее простая и правдоподобная получила широкое распространение, проникнув из биологии в экономику, социологию, психологию и в общественное миропонимание.

При этом надо отметить, что уже в «Происхождении человека...» Ч. Дарвин выдвинул идею группового отбора, дающую все основания для поиска основ морали на основе теории естественного отбора. Подробно это направление поиска отражено в работе В. П. Эфроимсона «Родословная альтруизма», а последние достижения на этом пути отражены, например, в лекциях А. В. Маркова «Эволюция кооперации и альтруизма: от бактерий до человека» на <http://macroevolution.narod.ru/paperlist.htm> и в достаточно большом количестве других работ.

Все они исходят из мальтузианских представлений о численной избыточности организмов, недостатке средств существования, и борьбе

за жизнь, в которой в ряду поколений выживают наиболее приспособленные. Большая приспособленность возникает в результате неопределённой изменчивости (в последнее время допускается и более или менее направленное мутирование). Отбор наиболее приспособленных и является механизмом прогрессивной эволюции. Логически это вполне приемлемая формула и, в принципе, она признана, наверное, 80 или даже большим процентом биологов. Несомненно, она справедлива для ряда внутривидовых, микроэволюционных процессов. Но вряд ли она исчерпывающе объясняет все стороны и особенности прогрессивного эволюционного развития. Можно думать, что прогрессивное развитие на макроэволюционном уровне, скорее всего, обеспечивается внутриорганизменными факторами, которые ещё только предстоит выявить и изучить. Основанием к этому для нас служит как логический анализ постулатов селекционизма (Чупов, 2011), так и исследования по макроэволюции покрытосеменных растений (Чупов, 2013). Анализ процесса развития в общей форме приводит к выводу, что развитие есть процесс освоения пространства возможностей (Чупов, 2007). И пространство это оказывается достаточно широким. Отбор может очерчивать определённые, достаточно широкие области, внутри которых осуществляется широкий комбинативный процесс. Отражением этого положения является нейтралистская концепция эволюции, а в социологии, например, одновременное существование самых различных типов обществ, вполне устойчивых и развивающихся своим собственным путём, даже при направленных и сильных внешних влияниях.

Ещё одним важным дополнением теории развития, и биологической эволюции, в частности, должно стать понимание не рефлексивного во многих случаях характера процесса развития, а отражение в нём принципа «опережающего отражения действительности» П. К. Анохина. Он широко представлен в процессах онтогенеза. В теории эволюции он выражен явлением преадаптации. Но не только им. Мы можем отождествить с ним и явление «криптаффинного перехода», когда эволюционной сальтации предшествует подготовительный период, затрагивающий генотип, но не фенотип организма (Чупов, 2013).

Комбинируя представления о процессе развития как об освоении пространства возможностей, дополняя его представлениями нейтральной эволюции и принципом опережающего отражения действительно-

сти, мы можем искать основания для развития высших качеств не только человека, но биологической формы движения материи вообще, то есть и у животных, не в теории борьбы за существование, а в общем характере развития материи, где эти качества возникают как одни из возможных, наряду с качествами и отрицательного характера. Но степень их проявления зависит от полной структуры окружающего мира. Видимо, в экстремальных как отрицательных, так и положительных условиях существования большее развитие получают отрицательные качества. В некотором промежутке будут предпочтительно развиваться те качества, которые человечество считает положительными.

Таким образом, можно полагать, что прогрессивное развитие может осуществляться при низком давлении отбора просто как процесс освоения пространства возможностей, а определённое преобладание позитивных процессов над негативными может быть следствием разрушающих действий последних на сам субстрат развития.

Как мы говорили выше, некоторые наблюдаемые особенности процесса эволюции могут трактоваться как проявление в нём принципа опережающего отражения действительности. В процессе эволюции человеческого общества этот принцип может проявляться посредством интеллектуальной деятельности. И в этом плане формирование не государственной, но общественной идеологии, которая через демократические процедуры могла бы оказывать влияние на деятельность государства, в современной России кажется совершенно необходимой. И в этом отношении совершенствование эволюционной теории как основы глобального эволюционизма и общественного мировоззрения, кажется весьма необходимым. Нам кажется, что она может совершенствоваться именно в направлении обращения большего внимания на исследование внутриорганизменных механизмов эволюционного процесса. При этом значение в эволюции таких факторов, как отбор, *struggle for life*, видимо, должно будет снижаться. Важной задачей будет установление витальных соотношений всех факторов эволюционного процесса.

А. А. Любищев, анализируя причины недостаточности аналитических подходов к процессам эволюции, как биологов, так и математиков, пишет: «Очевидно, биологические проблемы настолько сложны, что в них завязают даже умы, привыкшие к исключительной строгости

мышления». Поэтому важно привлечь к исследованию процессов эволюционного развития специалистов из других областей знания, где субстрат исследования содержит меньшее количество элементов или они более явно выделяются. Мы уже писали об этом (Чупов, 2011), и здесь повторим ещё раз: в своё время идеи селекционизма пришли в биологию из первичной социологии конца XVIII — начала XIX вв. Правомерно снова сделать экскурс в эту область и посмотреть, действительно ли в человеческом обществе прогресс связан с деятельностью победителей. Выглядят ли победителями такие фигуры, как Пушкин и Лермонтов, Есенин и Маяковский, Попов и Менделеев и т. д. и т. д. Кажется наоборот: наука, религия, прогресс всегда требовали специальной защиты и автономизации. Они существовали под прикрытием храмов, монастырей, позднее — академий и университетов, при дворах царей и вельмож, при поддержке патентного права и венчурного финансирования. Поэтому при анализе необходимо разделить понятие жизненного успеха — аналога победы в борьбе за существование, и вклада в прогрессивное развитие общества.

Было бы интересно привлечь к рассмотрению этих вопросов социологов, историков, философов и получить статистически достоверный ответ.

При частичной поддержке РФФИ, грант 12-04-01470, программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа», подпрограмма «Динамика и развитие генофондов».

Государственный Дарвиновский музей
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М.В.Ломоносова

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ: материалы II Международной конференции

11–14 марта 2014
Москва

Печать офсетная 300 экз.
Составитель: Рубцов А. С.
Редакторы: Трегуб Н. И., Кабанова Т. С.
Компьютерная вёрстка: Цветков В. Э.

Государственный Дарвиновский музей
работает ежедневно с 10:00 до 18:00,
кроме понедельника,
последней пятницы каждого месяца и 1 января
Выставочный комплекс по четвергам работает с 13:00 до 21:00

Адрес: 117292, г. Москва, ул. Вавилова, 57
Тел.: (499) 783-22-53 (автоответчик)
(499) 132-10-47 (экскурсионное бюро)
E-mail: info@darwin.museum.ru
www.darwin.museum.ru
www.facebook.com/darwinmuseum
vk.com/darwinmuseum
darwinmuseum.livejournal.com