Э.А.ГИЛЁВА

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

·НАУКА·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

Э.А. ГИЛЕВА

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

Ответственный редактор
академик В.Н. БОЛЬШАКОВ

МОСКВА "НАУКА"
1990

УДК 575.8+576.316

Хромосомная изменчивость и эволюция. Э.А.Гилева. — М.: Наука, 1989. 141 с. — ISBN 5-02-004712-0

Книга посвящена эволюционным аспектам хромосомной изменчивости. В ней содержится критический обзор современных представлений о хромосомном видообразовании. Рассмотрена эволюционная судьба внутри- и межпопуляционных систем изменчивости кариотипов, а также соотношение между преобразованиями морфологических признаков и трансформацией хромосомных наборов на ранних стадиях эволюционного процесса. Обсуждаются проблемы, связанные с оцениванием скоростей хромосомной и морфологической эволюции, а также многочисленные данные, свидетельствующие об их изменчивости..

Для эволюционистов, цитогенетиков, зоологов.

Табл. 9. Ил. 4. Библиогр. 408 назв.

Рецензенты:

Н.В. Глотов, Н.Г. Смирнов

Г $\frac{1907000000-295}{042(02)-90}$ 544-90, I полугодие

© Издательство "Наука", 1990

ISBN 5-02-004712-0

ПРЕДИСЛОВИЕ

Из этой книги читатель не получит полного представления о достижениях эволюционной цитогенетики; их исчерпывающее описание потребовало бы многотомного издания и большого коллектива авторов. Выбор обсуждаемых здесь цитогенетических и эволюционных проблем определяется конкретными научными интересами автора, сформировавшимися под влиянием трех известных ученых. Н.В. Лучник показал нам красоту и сложность организации хромосомы, С.С.Шварц убедил нас в необходимости и плодотворности для биолога постоянного контакта с природными популяциями, Н.В.Тимофеев-Ресовский, один из самых блестящих учеников и последователей С.С. Четверикова, ввел нас в мир эволюционной мысли. Их роль в научной судьбе биологов моего поколения трудно переоценить. Испытав воздействие столь ярких, но существенно разных по стилю научного мышления исследователей, невольно рискуешь впасть в эклектизм; автор стремилась избежать подобной опасности. Пусть читатель судит, в какой мере это удалось.

Автор благодарит Н.Г. Смирнова, А.В. Бородина и П.А.Косинцева за профессиональные консультации и увлекательные беседы на палеонтологические темы, значительно стимулировавшие работу, выражает искреннюю признательность О.А. Жигальскому и Н.И.Кряжимской, оказавшим неоценимую помощь в применении биометрических методов, приносит искреннюю благодарность С.Е.Раменскому за консультации и содействие в библиографическом поиске и С.Э. Хопуновой, взявшей на себя труд по техническому оформлению рукописи, а также признательна В.Н.Большакову за постоянную помощь и поддержку.

ВВЕДЕНИЕ

Эволюционная идея в биологии родилась и развивалась прежде всего на основе наблюдений за формой вымерших и ныне живущих организмов. В первой половине XX в. прогресс эволюционной теории был в значительной мере обусловлен открытием общих закономерностей наследственности и наследственной изменчивости. Заключив союз с генетикой, дарвинизм занял доминирующее положение в эволюционной биологии. Казалось, что синтетическая теория эволюции (неодарвинизм), по крайней мере в общих чертах, полностью объяснила эволюционный процесс. Эта теория обладает огромной экспликативной силой по отношению к большинству эволюционных явлений, но сталкивается с серьезными трудностями при объяснении дискретности видов и высших таксонов, возникновения новых типов строения, а также причин существования длительных филогенетических трендов. Поэтому наряду с дарвинизмом не прекращается развитие эволюционной мысли и в других направлениях. В наши дни революционизирующее влияние на эволюционное мышление оказывает в первую очередь бурный рост знаний относительно организации и функционирования геномов живых организмов как на молекулярном, так и на хромосомном и надхромосомном уровнях.

Среди недарвиновских эволюционных концепций, получивших новый импульс к развитию со стороны молекулярной биологии и цитогенетики, следует прежде всего назвать автогенетические и сальтационистские доктрины. Они не являются взаимоисключающими, так как первые касаются движущих сил эволюционных изменений, а вторые — способов осуществления этих изменений; поэтому элементы обеих концепций могут органически сочетаться в мировоззрении того или иного исследователя. Такое сочетание было характерно для взглядов Берга (1977), Соболева (1924), Шиндевольфа (Schindewolf, 1950).

Общей чертой различных автогенетических гипотез является признание главной движущей силой эволюции внутренних, автономных от среды свойств организма, детерминирующих направление эволюционного процесса. Материальная основа этих имманентных свойств живого долгое время не поддавалась рациональному объяснению, что и было, по-видимому, основной причиной неприятия автогенетического постулата большинством биологов. Его конкретизация стала возможной на основе современных представлений об организации генетического материала. В этой связи нужно прежде всего упомянуть физико-химический детерминизм Моно (Monod, 1977) и Эйгена (1973), указывавших, что возникновение жизни и особенности

ее эволюции с неизбежностью предопределены свойствами атомов, слагающих биологические макромолекулы, и самих макромолекул. Дальнейшим развитием этих идей стала концепция эгоистической ДНК, согласно которой значительная часть геномной ДНК эукариот (30—70%) представлена нуклеотидными последовательностями, не являющимися необходимыми для несущих их организмов, но способными к сохранению и размножению внутри генома в силу своих имманентных свойств (Doolittle, Sapienza, 1980: Orgel, Crick, 1980).

Особенности цитоархитектоники генома (т.е. его надхромосомной организации) также заставляют предполагать наличие автогенетического компонента в эволюции. Прежде всего сам хромосомный набор следует рассматривать как целостную систему, эволюционная трансформация которой подчиняется ряду ограничений, определяемых внутрисистемными свойствами. Результатом этих ограничений и являются, вероятно, ортогенетические тренды в эволюции хромосомных наборов многих групп живых организмов, использованные Уайтом для подтверждения его принципа кариотипической ортоселекции (White, 1973). Поскольку в основе морфологической эволюции лежат, судя по всему, изменения регуляторной части генома (Britten, Davidson, 1971), а функционирование регуляторных последовательностей зависит от их взаиморасположения в клеточном ядре (Davidson, Britten, 1973), можно ожидать, что хромосомные перестройки, фиксирующиеся в ходе эволюционного процесса, оказывают влияние на морфологические характеристики организмов и, может быть, продуцируют фенотипические эволюционные тренды. Один из возможных подходов к проверке этой гипотезы реализуется в гл.IV.

Популярность сальтационистских представлений заметно выросла в последние годы, что в значительной степени связано с прогрессом цитогенетики и молекулярной генетики. Гипотеза "прерывистых равновесий" была предложена палеонтологами (Eldredge, Gould, 1972), но в качестве одного из механизмов быстрых эволюционных изменений в ней рассматривается хромосомное видообразование, которому посвящена гл.III. Кроме того, недавно были обнаружены внутригеномные процессы, могущие служить базисом для системных макромутаций, эволюционная роль которых обсуждалась де Фризом и Гольдшмидтом, — в первую очередь транспозиции подвижных генетических элементов (Kidwell et al., 1977; Герасимова, 1985). Весьма вероятно, что эгоистические последовательности ДНК, заняв в результате перемещений ключевые регуляторные позиции в геноме или/и накопившись в количествах, превышающих пороговые, способны скачкообразно и существенно изменять фенотип и приспособленность их носителей. Транспозиции подвижных генетических элементов в некоторых случаях резко повышают частоту спонтанных хромосомных перестроек, что может ускорять хромосомную эволюцию и (если концепция хромосомного видообразования верна) интенсифицировать видообразовательный процесс. Проблема изменчивости эволюционных скоростей является темой гл.V.

Необходимо подчеркнуть, что исследование хромосомной эволю-

ции сталкивается с серьезной трудностью — отсутствием палеоцитогенетического материала. Поскольку хромосомы не фоссилизируются, эволюция хромосомных наборов реконструируется исключительно на основе кариотипов ныне живущих организмов с привлечением сведений о филогенетических отношениях между ними, полученных на основе морфологических характеристик. Отсюда ясно, насколько важно изучение соотношения между преобразованиями кариотипов и морфологических структур на разных уровнях таксономической интеграции. В работе уделено основное внимание цитогенетической дифференциации на внутривидовом и внутриродовом уровнях при рассмотрении эволюционных аспектов хромосомной изменчивости в первую очередь на примере млекопитающих с привлечением некоторых данных по двукрылым и прямокрылым насекомым и в меньшей степени по другим группам позвоночных и беспозвоночных животных и растений. Такой выбор объектов неслучаен: Mammalia, Diptera и Orthoptera представляют собой наилучшим образом исследованные в цитогенетическом отношении группы организмов. Кроме того, плодотворный эволюционный анализ осуществим лишь в том случае, если хромосомная изменчивость обсуждается в связи с морфологическими, репродуктивными и популяционными характеристиками. Млекопитающие, у которых эти характеристики изучены наиболее полно, представляют специальный интерес для анализа подобного рода. Выбор объектов определяет сферу возможной экстраполяции результатов предстоящего анализа: ясно, что она будет ограничена организмами с перекрестным оплодотворением, так как у животных и растений с другими способами размножения эволюционные закономерности могут оказаться существенно иными.

Следует сделать несколько замечаний по структуре книги и использованию таксономических сведений.

Обычно в книгах, посвященных эволюции хромосомных наборов, довольно подробно описываются цитогенетические механизмы, лежащие в ее основе. Поскольку исчерпывающую информацию такого рода можно найти в соответствующих руководствах и сводках (см., напр.: Darlington, 1956; Суонсон и др., 1969; White, 1973), читателям, недостаточно знакомым с цитогенетикой, предлагается лишь краткий словарь, приведенный в конце книги, используемых цитогенетических терминов.

В качестве основного таксономического руководства для Mammalia была использована сводка В.Е. Соколова (1973, 1977, 1979), однако в некоторых случаях сохранялась номенклатура форм, данная авторами цитируемых работ.

Глава I

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРОМОСОМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Прежде чем обсуждать общие тенденции внутривидовой хромосомной изменчивости, следует остановиться на содержании несомненно близких понятий "хромосомная изменчивость" и "хромосомная эволюция".

Рассуждая о хромосомной эволюции, необходимо помнить, что организация эукариотической хромосомы не подвергалась существенным изменениям в течение фанерозоя. Об этом свидетельствует единство субмикроскопического строения и типов спонтанных структурных перестроек хромосом у всех ныне живущих эукариот, а также принципиальное сходство молекулярной организации генома даже у чрезвычайно удаленных в систематическом отношении организмов. На первый взгляд кажется, что утверждению об эволюционной стабильности эукариотической хромосомы противоречат специфические цитогенетические особенности, наблюдаемые у некоторых групп эукариот. Однако эти особенности обычно носят более или менее частный характер и (что еще важнее), как правило, не являются уникальными: они могут наблюдаться у филогенетически весьма удаленных организмов. Примерами такого рода могут служить: резкое увеличение количества генетического материала за счет полиплоидизации или иных механизмов у высших растений и низших позвоночных (Оно, 1973; White, 1973); независимая гетероморфизация половых хромосом у многих эукариот (Гилева, 1981); препятствующая появлению G-исчерченности высокая конденсированность хроматина у высших растений и амфибий и, возможно, у прямокрылых насекомых (Anderson et al., 1982; Cardoso, 1987). Такие конвергенции проще всего могут быть объяснены тем, что в ходе эволюционного процесса у многоклеточных животных и растений происходила в основном реализация широких структурно-функциональных возможностей, изначально присущих эукариотической хромосоме, при сохранении общего плана ее строения и функционирования.

Эволюционной трансформации подвергалась главным образом не организация хромосомы, а организация кариотипа. Фактически под хромосомной эволюцией понимаются процессы, связанные с преобразованием взаимного расположения отдельных участков генома и ведущие на цитологическом уровне к изменению числа хромосом и их формы, а также процессы, вызывающие изменения абсолютного и относительного количества эухроматина и гетерохроматина и модифицирующие число и локализацию ядрышковых организаторов. (Вопрос о том, может ли характер дифференциального окрашивания хро-

мосом изменяться без перемещения хроматина, остается пока открытым.) Таким образом, понятие "хромосомная эволюция" используется как синоним понятия "эволюция хромосомных наборов", причем эволюционными считаются лишь те изменения, которые сопровождают видообразование и возникновение высших таксонов. Внутривидовая вариабельность перечисленных цитогенетических характеристик обозначается термином "хромосомная изменчивость", но этот термин достаточно часто (особенно в англоязычной литературе) применяется и по отношению к межвидовым различиям кариотипов, что связано отчасти с существованием форм, имеющих сомнительный таксономический статус, — видов in statu nascendi, "полувидов" и т.д. Другими словами, объемы понятий "хромосомная эволюция" и "хромосомная изменчивость" частично совпадают, отражая тем самым отсутствие четких границ между цитогенетическими преобразованиями генома на разных уровнях таксономической интеграции.

Внутривидовая хромосомная изменчивость подразделяется на два класса феноменов: внутрипопуляционный полиморфизм и географическую (межпопуляционную) изменчивость. Хромосомный полиморфизм традиционно определялся как присутствие в популяции двух или более альтернативных типов одной или нескольких хромосом с частотами, превышающими частоту спонтанных мутаций. Такое определение приведено во втором издании классического труда М.Д.Д. Уайта "Цитология животных и эволюция" (White, 1954). Однако в последующие годы термин "хромосомный полиморфизм" все чаще применялся как в связи с географической изменчивостью хромосомных наборов, так и по отношению к внутрипопуляционной хромосомной изменчивости неальтернативного типа.

По-видимому, расширение понятия "хромосомный полиморфизм" за счет включения в него неальтернативной изменчивости кариотипов уже необратимо; не случайно в третьем издании "Цитологии животных и эволюции" Уайт предлагает следующую формулировку: "Под цитологически и хромосомно полиморфными популяциями или видами мы понимаем такие, которые в норме постоянно содержат несколько разных типов особей, кариотипы которых различаются видимым образом, исключая, естественно, хромосомные разницы между полами" (White, 1973, с.232). Однако и здесь Уайт, как и ранее, противопоставляет внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм и географическую изменчивость кариотипов, предлагая различать "цитологически полиморфные виды, у которых все или многие демы содержат несколько разных кариотипов, и цитологически политипические, которые состоят из двух или более хромосомных рас, различающихся по кариотипам" (с.232)

Вопрос терминологии в данном случае не является чисто формальным. Применяя один и тот же термин для обозначения разных явлений, легко утерять представление о существенных различиях между ними. Такая опасность существует и по отношению к внутри- и межпопуляционной хромосомной изменчивости, тем более что оба феномена возникают на основе одного и того же элементарного эволюционного материала — спонтанных хромосом-

ных мутаций. Не надо, однако, забывать, что факторы, обеспечивающие становление и поддержание систем внутрипопуляционного полиморфизма и географической изменчивости, могут существенно различаться. Так, благодаря различиям в масштабах внутри- и межпопуляционных градиентов ландшафтно-экологических условий, может значительно меняться относительное значение селективных и неселективных факторов поддержания хромосомного разнообразия внутри популяций и между ними. В контексте настоящей работы особенно важно, что, как будет показано далее, эволюционная судьба внутрипопуляционного полиморфизма и географической изменчивости хромосомных наборов различна.

Внутривидовая изменчивость хромосомных наборов наблюдается практически во всех достаточно хорошо изученных в цитологическом отношении группах организмов. Истинная частота ее встречаемости, по всей вероятности, остается неизвестной, будучи, скорее всего, заниженной, поскольку большая часть кариотипов изучена лишь с помощью методов, обладающих низкой разрешающей способностью. М.Д.Д. Уайт (White, 1978) выделил шесть следующих уровней цитогенетического анализа (с.17).

1. Альфа-кариология. Определяются лишь число и примерные размеры хромосом. На этом уровне изучено подавляющее большинство простейших, грибов и водорослей.

2. Бета-кариология. Определяются число хромосом и их форма, т.е. положение центромеры. Большая часть сравнительно-цитогенетических данных относится к этому типу.

3. Гамма-кариология. Исследуется характер дифференциальной исчерченности хромосом, в основном с применением *C*-, *G*-, *R*- и *Q*-метода.

4. Дельта-кариология. Определяется локализация сателлитной ДНК, ядрышковых организаторов и локусов 5S рибосомной РНК.

5. Эпсилон-кариология. На основе анализа хромосом типа ламповых щеток картируется расположение главных петель и других маркеров.

6. Дзета-кариология. На основе анализа хромосом картируются тысячи дисков и других маркеров.

Поскольку бета-кариологический уровень преобладает в сравнительной цитогенетике, многие системы внутривидовой изменчивости, проявляющейся исключительно на гамма-, дельта-, эпсилон- и дзета- уровне, должны оставаться незарегистрированными. Следует также отметить, что внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм может быть не выявлен, если видовой кариотип, как это нередко случается, описывается на основании изучения лишь 1—2 особей. Вывод о цитогенетическом мономорфизме той или иной популяции следует считать обоснованным только после кариотипирования нескольких десятков особей из этой популяции. Ясно, что для выявления географической изменчивости хромосомных наборов необходимо провести исследования более чем в одной популяции рассматриваемого вида, однако в большинстве случаев цитогенетическому анализу подвергаются представители

одной популяции. Так, из 1200 изученных видов рыб только у 300 хромосомные наборы были исследованы не менее чем в двух местностях (Васильев, 1985). У млекопитающих, как мы увидим, лишь для четверти изученных в цитогенетическом отношении видов имеется информация по двум и более популяциям.

Недостаточная разрешающая способность рутинных методов цитогенетического анализа, малый объем выборок из природных популяций и отсутствие межпопуляционных сравнений должны существенно занижать оценки частот обеих форм хромосомной изменчивости в подавляющем большинстве таксонов растений и животных. Имея это в виду, рассмотрим частоты внутрипопуляционного полиморфизма и географической изменчивости хромосомных наборов в некоторых группах организмов.

Среди растений хромосомная изменчивость распространена очень широко; хотя их кариотипы исследованы в основном на бета-уровне, только за счет В-хромосом не менее 10% видов высших растений имеют системы внутри- и межпопуляционной изменчивости (Darlington, 1956). В роде Drosophila инверсионный полиморфизм, обнаруживаемый с помощью дзета-кариологических методов, наблюдается более чем у 33% видов (Dobzhansky, 1970). По мнению Васильева (1985), у рыб, для которых проведены преимущественно бета-кариологические исследования, частота хромосомного полиморфизма составляет около 1%; частота географической изменчивости, оцененная по его сводке, равна 5,7%. В настоящее время было бы преждевременным давать сколько-нибудь точную оценку интенсивности хромосомной изменчивости у амфибий. В последней сводке по цитотаксономии земноводных (Morescalchi, 1979) практически все виды, о которых идет речь, рассматриваются как цитогенетически мономорфные. Однако в конце 70-х и в 80-е годы для изучения кариотипов амфибий начали широко использовать методы дифференциального окрашивания (в первую очередь *С*-метод), что привело к обнаружению внутрипопуляционной и географической изменчивости у многих видов Anura и Urodela (Kezer, Sessions, 1979; Birstein, Mazin, 1982; Green, 1986; Kuro-o et al., 1987). Почти каждый месяц приносит все новые и новые сообщения об изменчивости хромосомных наборов амфибий, поэтому можно предполагать, что цитогенетическая организация генома в этом классе позвоночных изменчива не менее, чем у других Vertebrata. Хотя хромосомы рептилий изучены в основном на бета-уровне, у них выявлено немало случаев внутривидовой дифференциации кариотипов, особенно в последние годы, но даже по данным, приведенным в сводке девятилетней давности (Peccinini-Seale, 1981), внутрипопуляционный полиморфизм хромосомных наборов у Reptilia встречается с частотой, равной 2%, а частота географической изменчивости кариотипов достигает 28%. Применение методов дифференциальной окраски по отношению к кариотипам птиц также заставляет пересмотреть прежние представления о цитогенетическом консерватизме Aves. Немало систем внутривидовой изменчивости за счет перицентрических инверсий и гетерохроматина было обнаружено в последнее время у представителей Passeriformes (Chris-

tidjs, 1986), но этих данных пока недостаточно для получения репрезентативной оценки частот внутри- и межпопуляционной изменчивости хромосомных наборов у птиц.

Частоты внутрипопуляционного полиморфизма и географической изменчивости кариотипов у млекопитающих также могут быть оценены лишь приблизительно и, скорее всего, будут занижены, поскольку, хотя сейчас имеются сведения о кариотипах более чем половины всех видов Mammalia, в большинстве случаев исследования были проведены только с помощью рутинной окраски хромосом и на небольшом числе особей, происходящих обычно из одной популяции. Среди методов дифференциального окрашивания хромосом наиболее важны в связи с рассматриваемой проблемой *C*- и *Q*-метод, выявляющие структурный гетерохроматин. Их применение позволило обнаружить изменчивость кариотипов, не различающихся или различающихся с трудом при рутинной окраске. В качестве примеров следует прежде всего привести открытие гетероморфизма *C*-положительных околоцентромерных блоков гетерохроматина в хромосомах человека (Craig-Holmes, Shaw, 1971). Внутрипопуляционная изменчивость размеров *C*-гетерохроматиновых сегментов хромосом была обнаружена у домовой мыши (Forejt, 1973), домашней свиньи (Christensen, Smedegard, 1978), европейского и белогрудого ежей (Mandahl, 1976), многих видов китообразных (Arnason, 1974), капуцина Cebus apella (Freitas, Seuanez, 1982).

Вместе с тем использование методов дифференциальной окраски позволило подтвердить, что основными типами хромосомных перестроек, участвующих в эволюции кариотипов и формировании систем внутривидовой изменчивости у млекопитающих, являются транслокации типа робертсоновских и тандемных слияний и диссоциаций, перицентрические инверсии и диминуции или добавки гетерохроматиновых плеч, т.е. перестройки, регистрируемые, как правило, и при рутинной окраске. Хотя рутинная окраска хромосом не позволяет обнаружить парацентрические и часть перицентрических инверсий, изменчивость диплоидного числа (*2n*) и числа хромосомных плеч (*NF*) можно использовать в первом приближении как характеристику внутривидовой вариабельности хромосомных наборов, имея в виду, что оценка ее частоты будет, по всей вероятности, несколько занижена.

Для вычисления частот внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма и географической хромосомной изменчивости был прежде всего использован составленный Е.Ю. Иваницкой список цитогенетических характеристик 2050 видов и подвидов млекопитающих, который приведен в сводке В.Н. Орлова и Н.Ш. Булатовой (1983). Взяв его за основу, мы уточнили по оригинальным работам характер изменчивости хромосомных наборов в тех таксонах, для которых были обнаружены различия *2n* и *NF*, а также учли случаи варьирования характера *C*-окрашивания. Список Иваницкой был дополнен информацией еще по 250 таксонам, появившейся в основном в 1981—1987 гг. Частота внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма, вычисленная для 2300 видов и подвидов

млекопитающих, оказалась равной 10,9%, частота географической изменчивости кариотипов, оцененная для 617 видов, у которых были изучены хромосомные наборы из двух и более популяций, составляет 34,1%. Хотя, как уже говорилось, эти оценки могут быть занижены, уже сейчас можно заключить, что межпопуляционная хромосомная изменчивость наблюдается у млекопитающих заметно чаще, чем внутрипопуляционная.

Таким образом, внутривидовая изменчивость цитогенетической организации генома довольно широко распространена во многих группах эукариот, встречаясь в некоторых случаях более чем у трети видов, входящих в состав того или иного таксона. В то же время следует подчеркнуть, что даже при использовании самых чувствительных методов исследования вариабельность хромосомных наборов удается обнаружить далеко не у всех растений и животных в отличие от генной изменчивости, которая присуща всем видам живых организмов. Как будет показано далее, ограниченное распространение систем внутривидовой изменчивости хромосомных наборов можно (хотя бы частично) объяснить специфической эволюционной судьбой этих систем.

Эволюционный потенциал внутривидовой хромосомной изменчивости реализуется по меньшей мере двумя путями. Во-первых, некоторые из микроэволюционных цитогенетических феноменов являются основой макроэволюции хромосомных наборов. Во-вторых, многие системы хромосомной изменчивости, по всей вероятности, выступают в качестве одного из факторов видообразования, участвуя в формировании репродуктивной изоляции и/или модифицируя фенотипические характеристики носителей разных структурных вариантов хромосом. Рассмотрению этих эволюционных аспектов внутривидового хромосомного разнообразия и будут посвящены последующие разделы книги.

Глава II

ВНУТРИВИДОВАЯ ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК ОСНОВА ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ КАРИОТИПОВ

В современной эволюционистике стало признаком хорошего тона отвергать значение микроэволюционных процессов в макроэволюционной трансформации живых организмов. Такой подход в большей мере оправдан по отношению к морфологическим структурам, чем к хромосомным наборам. Весьма вероятно, что филогенетические преобразования морфологических признаков достаточно часто обусловлены мутациями с сильным фенотипическим эффектом или эпигеномными событиями в отличие от внутривидовой морфологической из-

менчивости, преимущественно базирующейся на точковых мутациях со слабым эффектом. В то же время микро- и макроэволюционные цитогенетические процессы протекают на основе структурных преобразований генома примерно одинакового масштаба. Даже столь существенное изменение генома, как полиплоидизация, результатом которой нередко является репродуктивная изоляция форм с разной плоидностью, у некоторых растений и низших позвоночных приводит лишь к возникновению систем хромосомной изменчивости в рамках одного вида.

Имеется еще одно обстоятельство, заставляющее с осторожностью относиться к противопоставлению эволюционно-цитогенетических явлений, наблюдаемых на внутривидовом и надвидовом уровнях. Дело в том, что эволюционной фиксации новых хромосомных вариантов с неизбежностью должен предшествовать период их сосуществования в популяции с предковыми формами соответствующих хромосом, т.е. стадия внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма, являющегося одним из наиболее популярных примеров микроэволюционных феноменов. (Разумеется, аналогичные ситуации имеют место и в ходе фиксации новых генных вариантов как с большими, так и с малыми фенотипическими эффектами; реальность таких ситуаций должна служить предостережением тем исследователям, которые склонны безоговорочно отрицать роль внутривидовых генетических вариаций в макроэволюции.) Обычно выделяют два типа полиморфизма: переходный, или транзиторный, для которого характерно направленное изменение частот альтернативных вариантов во времени, заканчивающееся фиксацией одного из вариантов, и стабильный полиморфизм, при котором частоты альтернативных вариантов сохраняют статистическое постоянство в течение многих поколений.

На первый взгляд очевидной представляется эволюционная важность лишь переходного полиморфизма, приводящего к фиксации нового хромосомного варианта. Как будет показано, стабильный полиморфизм также заслуживает внимания с этой точки зрения. К сожалению, при изучении хромосомного полиморфизма в природе трудно решить, к какому типу он относится, т.е. определить, устойчивы ли во времени частоты альтернативных хромосомных вариантов, — для этого необходимы наблюдения в течение длительного времени, точнее, в течение многих поколений; такие наблюдения реальны лишь для организмов с малой продолжительностью поколения, поэтому неудивительно, что они немногочисленны. Стабильный характер инверсионного полиморфизма в одних популяциях и изменение частоты инверсионных хромосом в других были показаны для Drosophila funebris Дубининым и Тиняковым в цикле работ 1940—1947 гг. (Дубинин, Глембоцкий, 1967) и для D.pseudoobscura Добжанским (Dobzhansky, 1970). Устойчивость во времени систем В-хромосом была продемонстрирована для некоторых растений (Jones, 1975) и для двух популяций копытного лемминга (Гилева и др., 1980). Хотя, как правило, тип хромосомного полиморфизма в каждом конкретном случае остается неизвестным, при обсуждении соотношения

полиморфизма и эволюции хромосомных наборов в первом приближении этим обстоятельством можно пренебречь, так как теоретически не только переходный, но и стабильный полиморфизм способны служить базисом для хромосомной эволюции. В этой связи необходимо кратко остановиться на механизмах, от которых зависит существование разных типов полиморфизма.

Проблема контролирующих переходный полиморфизм факторов фактически неотделима от вопроса об эволюционных силах, определяющих распространение вновь возникающих хромосомных мутаций, который будет рассмотрен в следующей главе. Механизмы поддержания в популяциях стабильного хромосомного полиморфизма являются предметом оживленных дискуссий, в которых высказываются прямо противоположные, но в равной степени мотивированные суждения. Теоретически его существование можно объяснить как действием отбора, так и неселективными процессами (Левонтин, 1978; Кимура, 1985). Если сторонники первой точки зрения объясняют стабильность полиморфизма различиями в приспособленности структурных гетерозигот и гомозигот и разными типами отбора (в первую очередь балансирующего и частотно-зависимого), то, по мнению их оппонентов, селективно нейтральные или почти нейтральные хромосомные варианты могут длительное время поддерживаться в состоянии устойчивого равновесия в популяциях большого эффективного размера, а в малых демах имеют шансы на фиксацию в результате генетического дрейфа. Недостаточность информации относительно популяционно-биологических характеристик реальных видов (эффективного размера и степени структурированности популяций, интенсивности потока генов между демами и т.д.), а также относительно приспособленности гомо- и гетерокариотипов в подавляющем большинстве случаев не позволяет сделать выбор между селекционистской и нейтралистской моделями при рассмотрении конкретных систем хромосомного полиморфизма. В рамках селекционистской модели Майнард-Смит (Maynard-Smith, 1966) показал, что в гетерогенной среде под действием дизруптивного отбора на основе стабильного генетического полиморфизма может возникнуть репродуктивная изоляция между гомозиготными морфами. Его аргументация применима и к хромосомному полиморфизму; появившиеся таким способом формы будут цитогенетически мономорфными. Возникновение нового кариотипа на базе систем стабильного полиморфизма возможно не только путем дивергентного расщепления на две гомозиготные кариоморфы, но и в результате элиминации одного из структурных вариантов и фиксации другого (например, под действием отбора, вызванного изменением экологической обстановки). Любой из этих способов хромосомной мономорфизации способен привести к формированию либо нового видоспецифического кариотипа, либо системы географической хромосомной изменчивости в зависимости от того, сопровождается или нет процесс фиксации нового хромосомного варианта видообразованием. В свою очередь, некоторые цитотипы, входящие в состав систем географической изменчивости, приобретают статус видоспецифических хромосомных

наборов, если соответствующие им популяции достигают видового ранга.

Хотя рассмотренная схема соотношения микро- и макроэволюционных цитогенетических процессов хорошо согласуется с современными представлениями о движущих силах и механизмах эволюционных преобразований, она, несомненно, страдает умозрительностью. Ее прямая проверка, как и любой другой эволюционной схемы, по-видимому, не возможна. Попытаемся все же оценить экспликативную силу этой схемы, применив ее для объяснения некоторых эволюционно-цитогенетических закономерностей, характерных в первую очередь для млекопитающих.

Если эволюционная трансформация хромосомных наборов базируется на внутривидовых системах изменчивости кариотипов, следует ожидать, что в каждой (или почти в каждой) группе организмов одни и те же типы хромосомных перестроек ответственны и за формирование внутривидовых систем изменчивости, и за эволюцию хромосомных наборов. Однако ситуация оказалась более сложной. Действительно, во многих группах наблюдается соответствие типов перестроек, фиксируемых в ходе эволюционного процесса и лежащих в основе внутривидовой вариабельности. Так, в роде Drosophila в обоих случаях резко преобладают парацентрические инверсии, а у североамериканского прямокрылого насекомого Trimerotropis — перицентрические инверсии (White, 1978). Немало аналогичных примеров можно привести и для млекопитающих. В роде Sorex и меж-, и внутривидовое разнообразие хромосомных наборов являются результатом тандемных и робертсоновских транслокаций (Иваницкая, 1985). У ежей рода Erinaceus и межвидовые различия кариотипов, и их внутривидовая вариабельность связаны с изменениями количества гетерохроматина (Mandahl, 1976). В роде американских белоногих хомячков Peromyscus эволюция кариотипов шла исключительно за счет перицентрических инверсий и гетерохроматиновых добавок или диминуций, и эти же цитогенетические механизмы обусловили внутри- и межпопуляционную изменчивость их хромосомных наборов (Stangl, Baker, 1984). У американских полевых хомячков Reithrodontomys основным способом эволюционных преобразований кариотипа были добавки и диминуции гетерохроматина; в то же время у нескольких видов этого рода наблюдается полиморфизм по количеству гетерохроматина (Hood et al., 1984).

Вместе с тем известно немало групп, в которых эволюционной фиксации подвергаются хромосомные перестройки не тех типов, которые преобладают в системах внутривидовой изменчивости. В этой связи нужно прежде всего назвать род цветковых растений Clarkia (семейство Onagraceae), весьма подробно изученный в цитогенетическом отношении, многие виды которого отличаются друг от друга транслокациями и парацентрическими инверсиями, в то время как внутривидовая изменчивость обусловлена только транслокациями и В-хромосомами (Lewis, Raven, 1958). По Уайту (White, 1978), в филогении австралийских прямокрылых насекомых подсемейства Morabinae (около 250 видов) наблюдается 39 слияний и 22 диссоциации

хромосом, но ни одна перестройка такого типа не существует в полиморфном состоянии в природных популяциях этих насекомых. У американских гоферов рода Thomomys чрезвычайно интенсивная внутривидовая дифференциация кариотипов идет за счет изменений количества гетерохроматина, а их межвидовая дивергенция осуществляется путем иных перестроек, связанных в основном с перемещением хроматина (Patton, Sherwood, 1982). Из 34 перестроек, имевших место в хромосомной филогении понгид и человека (Dutrillaux, Couturier, 1986), только одна была связана с гетерохроматиновой добавкой; в то же время у человека и шимпанзе обнаружен внутрипопуляционный полиморфизм лишь по количеству гетерохроматина (Craig-Holmes, Shaw, 1971; Marks, 1985).

Итак, между характером хромосомных перестроек, вовлеченных в меж- внутрипопуляционную изменчивость, и перестроек, преобладающих в хромосомной филогении той или иной группы, далеко не всегда наблюдается однозначное соответствие, что противоречит тезису о ведущей роли внутривидовой изменчивости хромосомных наборов как поставщика материала для цитогенетической эволюции. Ясно, что проблема наличия или отсутствия причинной связи между хромосомной изменчивостью и хромосомной эволюцией требует специального анализа. Он был начат с исследования соотношений между скоростями хромосомной эволюции и частотой изменчивости кариотипов в наиболее крупных отрядах млекопитающих.

Скорости хромосомной эволюции в десяти отрядах млекопитающих были определены Бушем с соавт. (Bush et al., 1977), использовавшими следующую формулу:

$$r = \sum_{i=1}^{N} (c_i - d_i) / n_i / \sum_{i=1}^{N} t_i,$$

где r — скорость изменений гаплоидного числа хромосом или числа хромосомных плеч в гаплоидном наборе за 1 млн лет; N — число изученных в цитогенетическом отношении родов отряда; c_i и d_i — самое высокое (c_i) и самое низкое (d_i) в роде i гаплоидное число хромосом, или число хромосомных плеч на гаплоидный набор; n_i— число изученных в цитогенетическом отношении видов рода i; t_i — геологический возраст рода i.

В табл. 1 приведены полученные Бушем с соавт. величины, а также определенные нами по сводке Иваницкой и информации 1981—1987гг. частоты внутрипопуляционного полиморфизма и географической изменчивости кариотипов для тех же отрядов. Мы включили после некоторых колебаний в табл. 1 отряд Cetaceae, поскольку границы популяций у китообразных практически трудно определимы и, следовательно, географическая изменчивость кариотипов вряд ли может быть оценена адекватно. Частота внутрипопуляционного полиморфизма в этом отряде оказалась чрезвычайно высокой благодаря тому, что у многих видов обнаружен гетероморфизм размеров *C*-гетерохроматиновых блоков (Arnason, 1974); между тем при вычис-

Таблица 1

Скорости хромосомной эволюции и частоты встречаемости внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма и географической изменчивости хромосомных наборов у млекопитающих

Отряд	Число изменений кариотипа за 1 млн лет		Частота полиморфизма	Частота географической изменчивости
	Число хромосом	Число хромосомных плеч		
Marsupialia	0,052	0,124	0,033	0,100
Insectivora	0,074	0,113	0,068	0,484
Chiroptera	0,028	0,031	0,020	0,228
Primates	0,333	0,413	0,117	0,263
Lagomorpha	0,230	0,403	0,024	0,143
Rodentia	0,178	0,253	0,204	0,477
Cetaceae	0,000	0,025	0,281	0,000
Carnivora	0,042	0,036	0,026	0,096
Perissodactyla (Equidae)	0,609	0,786	0,111	0,167
Artiodactyla	0,364	0,197	0,076	0,366

лении скоростей хромосомной эволюции различия между видами по этому признаку не были учтены. Поэтому были определены коэффициенты ранговой корреляции между скоростями эволюционных изменений гаплоидного числа хромосом и числа хромосомных плеч с частотами обеих форм хромосомной изменчивости в двух вариантах — с включением китообразных и без них. В первом случае коэффициенты ранговой корреляции Кендалла составляли 0,200 для изменений числа хромосом и частоты полиморфизма и 0,333 для изменений числа хромосом и частоты географической изменчивости кариотипов, а в случае эволюционных изменений числа хромосомных плеч, характеризующего форму хромосом, соответствующие величины были равны 0,200 и 0,244. Все величины коэффициентов ранговой корреляции не отличались достоверно от 0. Если же Cetaceae исключались из рассмотрения (что представляется более корректным), картина принципиально не менялась, так как корреляция и в этом случае оказалась незначимой (значения коэффициентов ранговой корреляции колебались от 0,056 до 0,500).

Таким образом, корреляция между скоростями хромосомной эволюции и частотами внутривидовой изменчивости в разных отрядах млекопитающих не была обнаружена. Однако она могла остаться невыявленной из-за того, что на темпы эволюции кариотипов, помимо частоты хромосомной изменчивости, оказывают влияние и другие факторы (например, популяционно-экологические), смещающие эффекты которых различны в разных отрядах. Поэтому следовало оценить корреляцию между скоростями эволюции кариотипов и частотами меж- и внутрипопуляционной хромосомной изменчивости у млекопитающих одного отряда, так как можно предполагать, что в

Таблица 2

Скорости хромосомной эволюции и частоты встречаемости внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма и географической изменчивости хромосомных наборов у грызунов*

Группа	Число изменений кариотипа за 1 млн лет		Частота полиморфизма	Частота географической изменчивости
	Число хромосом	Число хромосомных плеч		
Sciuridae	0,027	0,033	0,051	0,222
Pteromyidae	0,000	2,000	0,000	0,000
Geomyidae	0,450	0,607	0,196	1,000
Heteromyidae	0,214	0,598	0,145	0,647
Cricetinae	0,473	0,601	0,148	0,349
Microtinae	1,810	1,530	0,152	0,689
Gerbillinae	0,366	0,241	0,184	0,471
Muridae	0,916	0,680	0,125	0,629
Dipodidae	0,000	0,000	0,000	0,000
Hystricomorpha	0,604	0,419	0,085	0,450

*Таблица составлена на основании данных по следующим родам грызунов: Sciurus, Tamiasciurus, Tamias, Otospermophilus, Ammospermophilus, Citellus, Marmota, Cynomys, Pteromys, Glaucomys, Petaurista, Geomys, Thomomys, Perognathus, Dipodomys, Liomys, Oryzomys, Reithrodontomys, Peromyscus, Baiomys, Onychomys, Akodon, Phyllotis, Sigmodon, Neotoma, Calomyscus, Phodopus, Cricetulus, Allocricetulus, Mesocricetus, Holochilus, Ellobius, Alticola, Clethrionomys, Eothenomys, Dicrostonyx, Lemmus, Arvicola, Microtus, Lasiopodomys, Chionomys, Phenacomys, Gerbillus, Tatera, Meriones, Apodemus, Grammomys, Arvicanthis, Pelomys, Lemniscomys, Thallomys, Rattus, Aethomys, Pseudomys, Mus, Lophuromys, Notomys, Acomys, Nesokia, Saccostomus, Allactaga, Pygerethmus, Dipus, Jaculus, Hystrix, Cavia, Cuniculus, Ctenomys, Dasyprocta, Proechimys.

этом случае действие смещающих факторов, о которых шла речь, будет более единообразным. Такие оценки были получены для отряда грызунов на основании данных, приведенных в табл. 2.

Для 70 родов грызунов были вычислены скорости хромосомной эволюции по формуле Буша с соавт. с использованием данных, приведенных в сводке Иваницкой с дополнениями. Геологический возраст родов (время первого появления в ископаемых остатках) устанавливался по Ромеру (Romer, 1966) и Каталогу млекопитающих СССР (1981)[1]. Роды были сгруппированны в девять семейств и подсемейств (напомним, что некоторые систематики придают Cricetinae, Microtinae и Gerbillinae ранг семейств) и подотряд Hystricomorpha. Коэффициенты ранговой корреляции между скоростями изменений числа и формы хромосом и частотами внутривидовой изменчивости

[1]Эти же источники использовались для получения информации относительно кариотипов и геологического возраста родов грызунов и в дальнейшем (если нет специальных оговорок).

кариотипов, как и в первом случае, не отличались достоверно от 0, варьируя от 0,225 до 0,545.

Итак, у млекопитающих темпы хромосомной эволюции не обнаруживают связи с интенсивностью внутривидовой дифференциации. На первый взгляд этот факт кажется обескураживающим, так как есть серьезные основания предполагать, что внутривидовая хромосомная изменчивость представляет собой резерв, снабжающий материалом эволюционный процесс. Можно, однако, предложить по меньшей мере два (не исключающих друг друга) варианта объяснения по поводу отсутствия корреляции между скоростями цитогенетической макроэволюции и интенсивностью микроэволюционных преобразований хромосомных наборов. В основе первого из них лежит предположение о том, что все или почти все системы внутривидовой изменчивости кариотипов служат материалом для хромосомной эволюции. Приняв эту гипотезу, вспомним, что усредненные оценки интенсивности хромосомной эволюции были получены для длительных промежутков геологического времени — средняя продолжительность существования рода у млекопитающих составляет, по Бушу с соавт., 6,5 млн лет. Следовательно, наблюдаемые у рецентных видов кариотипические различия, по которым реконструируется эволюционная история рода, могут быть итогом событий, имевших место в любой отрезок времени на протяжении всей истории существования рода, в том числе и в отдаленном прошлом. Нет никаких гарантий в том, что характерные для современных отрядов млекопитающих частоты внутрипопуляционного полиморфизма и географической изменчивости, которые являются, скорее всего, результатом сравнительно недавней (происходившей, по-видимому, как это будет показано, в течение не более чем последних 0,5—0,7 млн лет) дифференциации, сохраняли свои абсолютные и относительные значения неизменными в течение 6,5 млн лет. Вполне вероятно, что именно в тот период, когда появилась большая часть современных кариотипов Mammalia, частоты хромосомной изменчивости, на основе которой происходило их формирование, были пропорциональны скоростям эволюционных преобразований хромосомных наборов. В последующих главах будет продемонстрировано, что и скорости хромосомной эволюции, и темпы внутривидовой дифференциации кариотипов у млекопитающих подвержены значительным колебаниям во времени.

Другой вариант эволюционного сценария, приводящий к диспропорции между скоростями хромосомной эволюции и интенсивностью внутривидовой диверсификации кариотипов, совместим как с постоянством, так и с колебаниями частоты систем хромосомной изменчивости в геологическом времени. Согласно этому сценарию, интересующая нас диспропорция объясняется либо высокой избыточностью, либо, напротив, дефицитом запаса хромосомной изменчивости по отношению к потребностям эволюционно-цитогенетического процесса. Избыточность возможна, если для эволюционных преобразований достаточно малой доли даже того запаса изменчивости, который имеется в таксонах с самой низкой интен-

сивностью внутри- и межпопуляционной цитогенетической дифференциации. Дефицит может возникнуть потому, что систем хромосомного полиморфизма и межпопуляционной изменчивости мало, или потому, что не все имеющиеся в наличии системы изменчивости (например, системы сбалансированного полиморфизма) пригодны в качестве материала для хромосомной эволюции. В такой ситуации роль поставщика недостающего эволюционного материала могут выполнять, например, процессы массового возникновения гомологичных хромосомных мутаций в результате "транспозиционных взрывов" (Герасимова и др., 1984).

Однозначный выбор между предлагаемыми эволюционными сценариями вряд ли возможен, прежде всего потому что для исследования доступен лишь один (современный) срез внутривидовой хромосомной диверсификации. В частности, маловероятно, что на этом срезе удастся обнаружить столь недолговечные явления, какими, по всей видимости, являются транспозиционные взрывы. Имея в распоряжении один такой срез, трудно оценить и скорости возникновения, и элиминации систем хромосомной изменчивости: между тем, если они достаточно велики, потребности эволюционного процесса в материале будут удовлетворены даже при невысоком в каждый момент времени уровне внутривидового цитогенетического разнообразия. Попытаемся составить представление об этих скоростях хотя бы косвенным образом.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ СУДЬБА ВНУТРИВИДОВЫХ СИСТЕМ ХРОМОСОМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Какова продолжительность существования систем хромосомного полиморфизма и географической изменчивости кариотипов? Вряд ли удастся оценить ее в единицах абсолютного времени, однако определенную информацию о процессах появления и исчезновения таких систем можно получить, анализируя связь этих процессов с видообразованием. Речь пока не идет о причинной связи; акт видообразования выступает здесь скорее как временная веха, позволяющая рассмотреть хромосомную эволюцию и эволюционную судьбу внутривидовых систем хромосомной изменчивости в единой, хотя и условной, шкале времени.

Что происходит с системами внутривидовой изменчивости кариотипов при видообразовании? Имеет ли место их трансмиссия от предкового вида к видам-потомкам, или они исчезают в результате мономорфизации популяций по одному из альтернативных вариантов кариотипа? Чтобы ответить на этот вопрос, нужно проверить, наблюдаются ли идентичные системы хромосомной изменчивости у близких видов. Анализ частоты таких совпадений показал, что судьба внутрипопуляционных полиморфных систем и систем географической изменчивости складывается различным образом. Судя по всему, системы географической изменчивости сохраняются в немодифицированном виде крайне редко; нам известен лишь один случай —

у трех видов лесных полевок (Clethrionomys rufocanus, C.glareolus и C.rutilus) хорошо документирована однотипная географическая изменчивость формы гетерохроматиновой Y-хромосомы, которая представлена акроцентрическим и метацентрическим вариантами (Воронцов и др., 1978; Быкова и др., 1980). Крайне маловероятно, чтобы у трех хороших видов идентичные системы изменчивости возникли конвергентно, тем более что по предварительным сообщениям сходная вариабельность формы Y-хромосомы наблюдается еще у двух близких к Clethrionomys видов, полевки Смита и полевки Андерсона (Aimi, 1980), родовая принадлежность которых пока неясна (скорее всего, они должны быть выделены из рода Clethrionomys).

Трансмиссия систем внутривидового хромосомного полиморфизма от анцестрального вида к происходящим от него формам видового ранга наблюдается несколько чаще. Она известна для инверсий у дрозофилы, в частности у видов группы paulistorum (Dobzhansky, 1970) и неоднократно обнаруживались у млекопитающих, правда с оговорками относительно типа хромосомных перестроек, вовлеченных в полиморфизм. В подавляющем большинстве случаев эти перестройки связаны с изменением количества структурного гетерохроматина. Так, у двух видов американских лесных хомяков Neotoma (N.lepida и N.micropus) наблюдается изменчивость по количеству гетерохроматина в коротком плече одной и той же аутосомы (Mascarello, Hsu, 1976). Вариабельность размеров С-позитивных блоков гетерохроматина отмечена в нескольких гомеологичных хромосомах ежей Erinaceus europaeus и E.roumanicus (Mandahl, 1976), а также у трех видов китов-полосатиков рода Balaenoptera (Arnason, 1974). Три близких вида тушканчиковых мышей Notomys alexis, N.fuscus и N.cervinus демонстрируют однотипную изменчивость длины гетерохроматинового плеча X-хромосомы (Baverstock et al., 1977).

Довольно часто при видовой дифференциации сохраняются системы В-хромосом, которые, как правило, полностью или (реже) частично состоят из гетерохроматина. Именно так обстоит дело у сумчатых Echymipera calabu и E.rufescens, американских полевых хомячков Reithrodontomys megalotis и R.montanus, мышей Apodemus flavicollis и A.peninsulae, крыс Rattus rattus, R.tunney и R.fuscipes, а также австралийских банановых крыс Melomys cervinipes и M.littoralis (Volobujev, 1981). Особенно часто идентичный полиморфизм по В-хромосомам наблюдается у близких видов цветковых растений. В этой связи можно назвать виды, принадлежащие к родам Campanula, Centaurea, Chrysanthemum, Achillea, Aster, Solidago, Plantago, Primula, Poa, Secale, Allium и т.д. (Jones, 1975). Нередки подобные ситуации и у насекомых, в первую очередь жесткокрылых (Calligrapha, Diabrotica) и прямокрылых (Circollettix, Trimerotropis; Jones, 1975). У некоторых прямокрылых обнаружен и другой вид изменчивости содержания гетерохроматина в геноме, сохраняющийся при видообразовании, — полиморфизм по добавочным сегментам хромосом. Полиморфизм такого типа по хромосоме M_6 отмечен, например, у трех видов Chorthippus (Camacho et al., 1984).

У млекопитающих известны еще два случая существования гомологичных систем хромосомного полиморфизма у близких видов, которые на первый взгляд противоречат тезису об особой роли гетерохроматина в сохранении систем внутривидовой изменчивости при возникновении новых видов. Первый из них описан для Peromyscus maniculatus и P.sitkensis (Stangl, Baker, 1984), у которых имеет место внутрипопуляционный полиморфизм не только по добавке гетерохроматина, но и по двум перицентрическим инверсиям в одних и тех же хромосомах. Однако существуют обоснованные сомнения по поводу видовой самостоятельности sitkensis (Pengilly et al., 1983).

Второй пример относится к полиморфизму по форме хромосомы 13 у Rattus norvegicus и R.rattus, которая представлена у обоих видов акроцентрическим и субтелоцентрическим вариантами. Иосида (Yosida, 1973) предполагал, что эта изменчивость обусловлена перицентрической инверсией, имевшей место у черной крысы, которая является предком серой крысы, сохранившей инверсионный полиморфизм по хромосоме 13, однако Гамперл (Gamperl, 1980) показала, что по крайней мере у серой крысы причиной гетероморфизма хромосомы 13 послужило появление короткого гетерохроматинового плеча.

Итак, рубеж видообразования преодолевают некоторые системы внутрипопуляционного полиморфизма по количеству гетерохроматина, но не системы географической хромосомной изменчивости и полиморфизма по иным хромосомным перестройкам. Трансмиссия систем географической изменчивости от вида к виду представляется маловероятной и в свете современных теоретических представлений о способах видообразования; она была бы возможной лишь при становлении новых видов на больших территориях, включающих сразу несколько популяций анцестрального вида. По-видимому, такой способ видообразования редок, и обычно новые виды происходят не более чем от одной популяции.

Казалось бы, при достаточной численности предковой популяции внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм должен иметь значительные шансы на сохранение у вновь возникающего вида, но было показано, что это справедливо лишь по отношению к некоторым системам изменчивости гетерохроматина. Такая ситуация легче всего объяснима на основе неодарвинистских представлений об участии отбора в поддержании систем стабильного хромосомного полиморфизма. Исходя из этих представлений, при видообразовании следует ожидать элиминации в первую очередь тех полиморфных систем, которые имели адаптивное значение в экологической нише предкового вида, но утеряли его при переходе в новую нишу, обычно сопровождающем видообразование. Элиминация может осуществляться как за счет генетического дрейфа (если приспособленности гомо- и гетерокариотипов примерно одинаковы), так и под действием отбора против одного из хромосомных вариантов. Такой ход событий представляется более вероятным в основном в случае полиморфизма по эухроматиновым участкам генома, которые

содержат структурные гены с существенным фенотипическим эффектом. По отношению к селективной значимости различий в количестве гетерохроматина естественно предположить, что по крайней мере в некоторых случаях она отсутствует или настолько универсальна, что не снижается заметным образом при переходе в новую экологическую нишу. Это предположение хорошо согласуется с высокой толерантностью живых организмов к большим колебаниям в содержании и локализации гетерохроматина к геноме, а также с многочисленными данными о неспецифической роли диспергированного по всему геному гетерохроматина в регуляции ряда клеточных функций (Прокофьева-Бельговская, 1986).

Основываясь на анализе эволюционной судьбы систем внутривидовой изменчивости кариотипов, последовательность событий, происходящих во время эволюционной трансформации хромосомных наборов, можно представить следующим образом.

В подавляющем большинстве случаев виды возникают как цитогенетически мономорфные; затем внутри многих из них формируются системы хромосомного полиморфизма, судьба которых различна. Часть из них элиминируется с возвратом к исходному кариотипу. В других случаях гомозиготизация популяций по вновь возникшему хромосомному варианту приводит первоначально к формированию систем географической хромосомной изменчивости, часть из которых в ходе аллопатрического видообразования служит базисом для возникновения новых видоспецифических кариотипов. И наконец, некоторые системы хромосомного полиморфизма в ходе дивергентного или филетического видообразования сразу дают начало новым хромосомным наборам в результате фиксации возникающих de novo структурных вариантов хромосом; в этом случае стадия географической хромосомной изменчивости продолжается недолго, лишь в течение того промежутка времени, который необходим для распространения нового цитотипа по всему ареалу вида in statu nascendi. В результате нового видообразовательного акта восстанавливается цитогенетический мономорфизм, и эволюционный цикл повторяется снова.

Если эта эволюционная схема верна, следует ожидать, что у недавно возникших видов изменчивость хромосомных наборов будет обнаруживаться реже, чем у видов, имеющих больший геологический возраст, иными словами, что между возрастом вида и вероятностью существования у него систем хромосомной изменчивости наблюдается прямая зависимость. Это предсказание можно проверить, сопоставляя возраст и наличие или отсутствие хромосомной изменчивости у видов одного рода. Для такого сопоставления имеет смысл использовать лишь роды, содержащие достаточно много видов известного возраста, хорошо изученных в цитогенетическом отношении. В нашем распоряжении имелась подобная информация лишь для рода серых полевок Microtus. Время первого появления видов в ископаемых остатках указано в сводке Громова и Полякова (1977), Каталоге млекопитающих СССР (1981) и в обзоре Агаджаняна и Яценко (1984). Информация о наличии хромосомной изменчивости была

Таблица 3

Частота встречаемости хромосомной изменчивости у видов серых полевок, имеющих разный геологический возраст (внутри- и межпопуляционная изменчивость рассмотрены суммарно)

Время появления вида	Число видов Microtus, у которых хромосомная изменчивость	
	имеется	отсутствует
Плейстоцен		
ранний	8	1
средний	4	4
поздний	1	7

извлечена из сводки Орлова и Булатовой (1983) и Малыгина (1983), а также работы Громова и Полякова (1977). Были рассмотрены следующие виды серых полевок: M.(Neodon) juldaschi, M.(Pitymys) subterrraneus, M.(P.) majori, M.(P.) ibericus (syn. duodecimrostratus), M.(P.)savii, M.(P.) pinetorum, M.(Stenocranius) gregalis, M.(S.) miurus, M.(Sumeriomys) socialis, M.(S.) guentheri, M.(Blandiformys) afghanus, M.(Microtus) fortis, M.(M.) oeconomus, M.(M.) agrestis, M.(M.) pennsylvanicus, M.(M.) arvalis, M.(M.) rossiaemeridionalis, M.(M.) transcaspicus, M.(M.) kirgisorum, M.(M.) mongolicus, M.(M.) montebelli, M.(M.) hyperboreus, M.(M.) middendorffii и M.(M.) chrotorrhinus.

Результаты анализа приведены в табл. 3, из которой видно, что по мере увеличения возраста вида частот встречаемости хромосомной изменчивости у полевок рода Microtus возрастает (различия между видами с разным геологическим возрастом достоверны, $\chi^2 = 9{,}92$, $p < 0{,}01$).

Таким образом, ситуация в роде Microtus соответствует нашей гипотезе относительно последовательности событий на микроэволюционной стадии преобразования хромосомных наборов. Разумеется, говорить об универсальной применимости этой схемы пока нет оснований — нужна ее проверка на других родах животных и растений. Здесь лишь будет уместным заметить, что результаты анализа распространенности внутривидовой хромосомной изменчивости у серых полевок противоречат довольно популярным представлениям о повышенной пластичности и вариабельности хромосомных наборов более молодых в эволюционном отношении форм — согласно этим представлениям следовало бы ожидать отрицательной корреляции между возрастом таксона и степенью внутритаксонного хромосомного разнообразия, как на микро-, так и на макроэволюционном уровне. Однако, как показал пример серых полевок, между этими показателями существует положительная связь. Разумно предположить, что системы внутривидовой хромосомной изменчивости появляются примерно с одинаковой вероятностью в течение всего периода существования вида, и многие из них сохраняются в неизменной

или модифицированной форме до его исчезновения, что и приводит к повышению доли изменчивых в цитогенетическом отношении видов среди более древних форм.

Предлагаемая нами модель эволюционной судьбы систем внутривидовой хромосомной изменчивости может быть проверена еще одним способом. Если акт видоообразования является рубежом, который не преодолевается большинством систем хромосомной изменчивости, и, следовательно, они не аккумулируются в роде по мере его эволюционного развития, следует ожидать, что доля цитогенетических изменчивых видов одного рода не зависит от его возраста, разумеется, при условии, что между возрастом рода и продолжительностью существования входящих в его состав современных видов нет жесткой зависимости. Отсутствие такой зависимости представляется вполне вероятным, по крайней мере для Mammalia, в связи с общей тенденцией к уменьшению срока существования видов млекопитающих в плейстоцене, характерной для представителей разных семейств и отрядов (Kurtén, 1960a). Наличие связи между возрастом рода и долей входящих в его состав цитогенетически изменчивых видов было проверено на примере 27 родов грызунов из семейства Cricetidae (Oryzomys, Peromyscus, Baiomys, Onychomys, Akodon, Phyllotis, Sigmodon, Neotoma, Calomyscus, Phodopus, Cricetulus, Allocricetulus, Mesocricetus, Holochilus, Ellobius, Alticola, Clethrionomys, Eothenomys, Dicrostonyx, Lemmus, Arvicola, Microtus, Chionomys, Phenacomys, Gerbillus, Tatera, Meriones) и 15 родов семейства Muridae (Apodemus, Grammomys, Arvicanthis, Pelomys, Lemniscomys, Thallomys, Rattus, Aethomys, Pseudomys, Mus, Lophuromys, Notomys, Acomys, Nesokia, Saccostomus). Возраст родов хомяковых колебался от 0,1 (поздний плейстоцен) до 4,5 млн лет (ранний плейстоцен); родов мышиных — от 0,4 (средний плейстоцен) до 8 млн лет (поздний миоцен). Доля цитогенетически изменчивых видов в роде варьировала от 0 до 0,66 у Cricetidae и от 0 до 1,00 у Muridae. С помощью коэффициента Спирмена была оценена ранговая корреляция между этими показателями.

Для хомяковых R_S оказался равным 0,217, для мышиных — 0,100 и в обоих случаях не отличался достоверно от 0, т.е. статистическая связь между интенсивностью внутривидовой цитогенетической дифференциации в роде и его возрастом отсутствует, что еще раз подтверждает предложенную схему преобразований хромосомных наборов на ранних стадиях эволюционного процесса.

Возвращаясь к возможным объяснениям диспропорции между скоростями хромосомной эволюции и интенсивностью микроэволюционных цитогенетических преобразований, нужно признать, что избыточность хромосомной изменчивости по отношению к потребностям эволюционного процесса в качестве причины этой диспропорции представляется маловероятной, так как подавляющая часть систем полиморфизма и географической изменчивости хромосомных наборов элиминируется при видообразовании, а не аккумулируется в филетической линии. Быть может, исключением являются лишь некоторые случаи вариабельности гетерохроматина, однако в большин-

стве случаев наблюдаемые закономерности требуют иных объяснений. Эти закономерности не противоречат двум из обсуждавшихся в предыдущем разделе возможностям. Первая из них заключается в том, что корреляция между интенсивностями микро- и макроэволюционных цитогенетических процессов отсутствует лишь у современных форм, в то время как в прошлом в период формирования рецентных кариотипов частоты систем хромосомной изменчивости были пропорциональны скоростям эволюции хромосомных наборов. Другое возможное объяснение диспропорции между темпами хромосомной макроэволюции и внутривидовой диверсификации кариотипов (не исключающее, впрочем, первого) состоит в признании существенной эволюционной роли "транспозиционных взрывов", которые в отличие от относительно устойчивых и существующих продолжительное время систем хромосомной изменчивости кратковременны и потому мало доступны для регистрации, но способны приводить к резкому повышению концентрации в популяциях гомологичных хромосомных мутаций, которые могут быть использованы в качестве эволюционного материала.

Если обсуждаемые феномены действительно играют существенную роль в макроэволюции хромосомных наборов, то следует ожидать высокой неравномерности темпов хромосомной эволюции. Хотя проблеме эволюционных скоростей посвящена специальная глава, логика изложения требует, чтобы один из аспектов этой проблемы был рассмотрен здесь, поскольку он связан с использованным в настоящем разделе подходом к анализу эволюционных преобразований кариотипов. Речь идет об исследовании характера связи между уровнем межвидовой хромосомной дивергенции внутри рода, геологическим возрастом рода и числом видов в роде. Если события, ведущие к появлению новых видоспецифических кариотипов, распределены во времени равномерно, т.е. происходят с одинаковой вероятностью в любой период существования рода, следует ожидать, что имеет место положительная корреляция между первыми двумя из трех перечисленнных параметров. Отсутствие связи следует рассматривать как свидетельство в пользу неравномерности темпов хромосомной эволюции. Наличие такой связи было проверено путем оценивания ранговой корреляции между геологическим возрастом родов и уровнем их цитогенетической диверсификации для грызунов и моллюсков. В этом разделе работы была использована информация по тем же родам грызунов (64 рода), которые перечислены в примечании табл. 3, за исключением родов Tamiasciurus, Thallomys, Dipus, Jaculus, Cuniculus и Dasyprocta, для которых отсутствовали данные по изменчивости одного из цитогенетических показателей. Оценкой уровня внутриродовой дифференциации у грызунов служила суммированная разность наибольшего и наименьшего в роде гаплоидного числа хромосом и числа аутосомных плеч на гаплоидный набор. Все сведения относительно 80 родов моллюсков были извлечены из работы Чемберса (Chambers, 1987). Для грызунов минимальный возраст рода был равен 0,1 млн лет, максимальный — 25 млн лет. Возраст родов моллюсков колебался от 0,01 до 280 млн лет. Несмотря

на большие различия в оцениваемых промежутках времени, как у грызунов, так и у моллюсков интенсивность межвидовой дифференциации кариотипов не обнаружила статистической связи с возрастом родов: R_S равны 0,162 и 0,121 соответственно и не отличаются достоверно от 0.

Результаты анализа корреляций позволяют заключить, что у Rodentia и Mollusca процессы эволюционной трансформации кариотипов протекают с переменной скоростью. Естественно предположить, что периоды ускоренных эволюционных преобразований кариотипов совпадают с периодами активного видообразования. В таком случае следует ожидать положительной корреляции между уровнем межвидовой хромосомной диверсификации внутри рода и числом видов в роде. Действительно, у грызунов и моллюсков наблюдается высокодостоверная корреляция между этими показателями. Для 68 родов грызунов, число видов в которых колебалось от 2 до 97, R_S оказался равным 0,619 ($p < 0{,}001$); нужно подчеркнуть, что были рассмотрены лишь те роды, в которых известны кариотипы не менее чем половины всех имеющихся видов (минимум двух). В случае моллюсков мы располагали только данными Чемберса, который приводит лишь число кариотипированных видов в роде (оно колебалось от 2 до 19), что делает результаты анализа менее убедительными; однако и здесь была обнаружена достоверная положительная корреляция между внутривидовой хромосомной дивергенцией и числом видов в роде ($R_S = 0{,}273$; $p < 0{,}01$).

Таким образом, в разных группах животных имеет место параллелизм между эволюционными преобразованиями хромосомных наборов и видообразованием. Вряд ли такой параллелизм случаен; напротив, совокупность обсуждавшихся фактов позволяет высказать гипотезу о том, что связь между этими феноменами носит причинный характер. Напомним факты, о которых идет речь: наличие видоспецифических кариотипов у подавляющего большинства видов растений и животных (у 90—98%, по: White, 1978); уникальное значение видообразования как барьера на пути трансмиссии внутривидовой хромосомной изменчивости от одного вида к другому; положительная корреляция между интенсивностью межвидовой диверсификации хромосомных наборов и интенсивностью видообразования при независимости уровня хромосомной дивергенции от геологического возраста рода. Гипотеза о существовании причинной связи между хромосомной эволюцией и видообразованием будет рассмотрена в следующей главе.

Глава III

ХРОМОСОМЫ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Вклад эволюционной цитогенетики в теорию видообразования заключается прежде всего в стимуляции дискуссий о способах видообразования, оживившихся в последнее время. В этих дискуссиях используются результаты не только альфа- и бета-, но и гамма-кариологических исследований 70—80-х годов, а также новейшие данные относительно популяционной структуры и демографических процессов в природных популяциях животных и растений, которые рассматриваются с привлечением обширного арсенала методов теоретической популяционной генетики. В центре этих дискуссий находилась и находится концепция хромосомного видообразования, связанная прежде всего с именем классика эволюционной цитогенетики М.Д.Д. Уайта (White et al., 1967; White, 1968, 1978). Историческая справедливость требует также упомянуть о "гипотезе триады" Б. Уоллеса (Wallace, 1953), объяснявшего видообразование у дрозофилы взаимодействием инверсий, и о сальтационной модели Х. Льюиса (Lewis, 1962), подробно изучавшего внутри- и межвидовую диверсификацию хромосомных наборов у растений рода Clarkia и сформулировавшего гипотезу о ведущей роли транслокаций хромосом в формировании репродуктивной изоляции, которая во многом предвосхитила представления Уайта. Все же только после того как концепция хромосомного видообразования была представлена в наиболее общем и доказательном виде в трудах Уайта, она привлекла внимание широких кругов эволюционистов, в том числе эволюционистов палеонтологической ориентации, которые использовали ее для объяснения механизмов быстрого видообразования в рамках модели прерывистых равновесий (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977). Позже первоначальная концепция Уайта подверглась модификациям, связанным с конкретными эволюционно-цитогенетическими и популяционными особенностями групп организмов — прямокрылых насекомых (Shaw, 1981), ящериц (King, 1981; Hall, 1983), некоторых млекопитающих (Baker, Bickham, 1986). Как мы увидим, эти модификации отчасти возвращают концепцию хромосомного видообразования к более традиционным представлениям об относительной роли генетических и цитогенетических факторов и пространственной изоляции в видообразовательном процессе.

В первоначальной редакции гипотеза хромосомного видообразования выглядела следующим образом. Первичным фактором репродуктивной изоляции между зарождающимися видами являются хромосомные перестройки, часто одна перестройка, резко снижающая приспособленность ее гетерозиготных носителей. Генетическая и морфологическая дифференциация возникающих таким образом видов происходит вслед за хромосомной, но не предшествует ей. Распространение и фиксация вновь возникающих хромосомных мутаций должны быть затруднены пониженной приспособленностью структурных гетерозигот, но становятся возможными благодаря

тому, что происходят внутри частично изолированных малых демов, расположенных парапатрически. Факторами, способствующими фиксации перестроек, являются инбридинг, генетический дрейф, мейотический драйв и в случае повышенной приспособленности гомозигот по перестройкам естественный отбор. Между демами, в которых фиксированы разные хромосомные варианты, возникает репродуктивная изоляция благодаря пониженной приспособленности гетерозиготных по хромосомным перестройкам гибридных особей, появляющихся в результате междемных скрещиваний. Причиной их пониженной приспособленности является формирование гамет с хромосомным дисбалансом вследствие нарушений мейотической сегрегации у структурных гетерозигот.

Хотя Уайт предпочел назвать свою модель стасипатрической, фактически процесс, подобный описанному, может происходить в одной подразделенной популяции и представляет собой симпатрическое видообразование. Очевидно, что модель Уайта исходит прежде всего из теоретических представлений популяционной генетики и кажется логически безупречной. Тем не менее она требует верификации. Рассмотрим, в какой мере теоретические представления Уайта и его последователей соответствуют эмпирическим данным относительно изолирующего эффекта хромосомных перестроек и структурно-демографических характеристик природных популяций.

ИЗОЛИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ ПО ХРОМОСОМНЫМ ПЕРЕСТРОЙКАМ

Всесторонее освещение проблем, касающихся приспособленности гетерозигот по хромосомным перестройкам, потребовало бы специальной и обширной сводки. Сложность и противоречивость имеющейся по этому поводу фактической информации ясна из замечательной книги Р. Левонтина (1978). Здесь нужно лишь напомнить, что приспособленность складывается из ряда компонентов, в первую очередь плодовитости, жизнеспособности и скорости полового созревания, и отрицательный эффект структурной гетерозиготности по отношению к одному из них может быть компенсирован позитивными изменениями других компонент. Между тем в большинстве случаев оценивается лишь один компонент приспособленности гетерозиготных особей — чаще всего плодовитость, как, например, у млекопитающих, и это обстоятельство надо иметь в виду при обсуждении возможного эволюционного значения репродуктивной способности гибридов между разнохромосомными формами в той или иной конкретной группе организмов.

Известно, что гетерозиготность по многим хромосомным перестройкам (в первую очередь перицентрическим и парацентрическим инверсиям и реципрокным транслокациям) ведет к появлению хромосом со структурными аномалиями и к нарушениям сегрегации хромосом в мейозе, в результате чего формируется много гамет с хромосомным дисбалансом, т.е. с избыточным или недостающим генетическим материалом. Казалось бы, эти феномены должны авто-

матически приводить к значительному понижению плодовитости структурных гетерозигот, но так дело обстоит не всегда. Прежде всего в ряде групп живых организмов известны механизмы, предотвращающие участие несбалансированных гамет в оплодотворении. В мейозе у самок дрозофилы, гетерозиготных по парацентрическим инверсиям, дефектные хромосомы гораздо чаще попадают в полярные тельца, чем в яйцеклетку, которая получает сбалансированный набор хромосом (White, 1973). В ряде случаев в период между окончанием мейоза и оплодотворением осуществляется гаметический отбор, частично или полностью элиминирующий дефектные гаметы. Такой механизм весьма вероятен по отношению к транслокациям и инверсиям у людей, являющихся их гетерозиготными носителями, но не теряющих плодовитости (Hamerton, 1971; Kaiser, 1984). Существование подобного механизма было убедительно показано для баранов, гетерозиготных по робертсоновским транслокациям (Long, 1977).

Наконец, известны типы хромосомных мутаций, которые далеко не всегда несовместимы с нормальной мейотической сегрегацией у гетерозигот, прежде всего робертсоновские транслокации и изменения количества гетерохроматина. Ненарушенное расхождение робертсоновских тривалентов в анафазе 1 было обнаружено у ящерицы Sceloporus grammicus (Porter, Sites, 1985), обыкновенной бурозубки Sorex araneus (Searle, 1986a), хлопкового хомяка Sigmodon hispidus (Elder, Pathak, 1980), крупного рогатого скота (Longue, Harvey, 1978). Даже большие различия в количестве гетерохроматина у гетероморфных гомологов обычно не приводят к аномалиям мейоза (см., напр.: Baverstock et al., 1982). В случае перицентрических инверсий существуют специфические механизмы, препятствующие возникновению несбалансированных гамет, например благодаря подавлению кроссинговера в инвертированных участках. Такое явление, названное синаптической адаптацией, было обнаружено у оленьих хомячков Peromyscus maniculatus и P. sitkensis (Greenbaum et al., 1986). По-видимому, именно благодаря этому механизму у P. boylii множественная гетерозиготность по перицентрическим инверсиям не ведет к редукции плодовитости (Davis et al., 1986).

Читатель может возразить, что приведенные данные не имеют прямого отношения к обсуждаемой проблеме, так как они в основном получены для структурных гетерозигот из систем внутрипопуляционного полиморфизма, само существование которых в соответствии с балансовой теорией возможно именно благодаря селективному преимуществу гетерозигот. Однако балансовая теория не является единственным возможным объяснением стабильности полиморфизма; кроме того, известны случаи полной плодовитости гибридов между разнохромосомными расами и даже видами. Наиболее поразительны интактность мейоза и полная плодовитость у межвидовых и межподвидовых гибридов Lemur fulvus, гетерозиготных по пяти-шести робертсоновским транслокациям (Moses et al., 1979; Rumpler, Dutrillaux, 1980). Полностью плодовиты гибриды между двумя хромосомными расами летучей мыши Uroderma bilobatum,

различающимися тремя хромосомными перестройками (терминальной транслокацией, тандемным слиянием и центрическим слиянием; Baker, 1981). Нормально протекает мейоз у межпопуляционных гибридов памирской полевки Microtus juldaschi, гетерозиготных по трем-четырем перицентрическим инверсиям (Гилева и др., 1982). В экспериментальных скрещиваниях было показано, что фертильность этих гибридов не ниже, чем у родительских форм (Покровский и др., 1982).

Наконец, известно немало случаев нормальной плодовитости гетерозиготных носителей вновь возникших спонтанных хромосомных мутаций, еще не распространившихся в популяции. Ненарушенная фертильность гетерозиготных по перицентрическим инверсиям особей наблюдалась у серой крысы Rattus norvegicus (Yosida, 1980) и китайского хомячка Cricetulus griseus (Sonta, 1979), а также у гетерозиготных по единичным робертсоновским слияниям лабораторных мышей (Baranov, 1980), собак (Larsen et al., 1979), овец (Bruere, Chapman, 1974) и быков (Stranzinger et al., 1981). Уникальная толерантность к делециям и частичным моносомиям и трисомиям была обнаружена у золотистого хомячка Mesocricetus auratus из лабораторной колонии в Харуэлле. Даже гомозиготные по двум делециям животные сохраняли высокую плодовитость (Savage et al., 1980). У гетерозиготных по перицентрическим инверсиям людей даже в пределах одной семьи могут наблюдаться как стерильные, так и вполне плодовитые индивидуумы (Teyssier, Moreau, 1983; Neri et al., 1983).

Напомним снова, что понижение фертильности гетерозигот может быть компенсировано повышением выживаемости или скорости полового созревания их потомков или их самих, в результате чего их приспособленность приблизится к приспособленности гомозигот или даже превысит ее. По-видимому, такая ситуация имеет место у гофера Geomys bursarius (Baker et al., 1983), южноамериканского хомячка Akodon molinae (Bianchi et al., 1979) и песца (Christensen, Pedersen, 1982). Жизнеспособность гибридов между разнохромосомными формами обыкновенной слепушонки Ellobius talpinus, различающимися десятью робертсоновскими перестройками, превышала жизнеспособность родительской формы с анцестральным кариотипом на 26—44%, что должно хотя бы частично компенсировать понижение плодовитости гибридов (Ляпунова, Якименко, 1985).

Вместе с тем существуют не менее (а может быть, и более) многочисленные данные относительно пониженной приспособленности гетерозигот по структурным перестройкам. В первую очередь следует упомянуть многочисленные случаи бесплодия у людей, несущих спонтанные хромосомные мутации типа делеций, парацентрических и перицентрических инверсий, реципрокных транслокаций, реже — робертсоновских слияний (Therman, 1980). Гетерозиготность по спонтанным хромосомным перестройкам сопровождалась полным или частичным бесплодием у лабораторной мыши с перицентрической инверсией (Davisson et al., 1981), у мышей с некоторыми

вариантами робертсоновских слияний (Дыбан, Баранов, 1978), свиней с реципрокными транслокациями (Popescu, Boscher, 1982; Mäkinen, Remes, 1986), коровы с дицентрической транслокацией (Ellsworth et al., 1979) и т.д. Если речь идет о пониженной приспособленности гибридов между разнохромосомными формами, то подтверждающими концепцию хромосомного видообразования можно считать лишь те случаи, когда родительские гомокариотипы различаются по генетическому бэкграунду не больше, чем это характерно в среднем для особей из одной природной популяции. В противном случае изменение плодовитости и жизнеспособности гибридов может быть результатом генного, а не хромосомного дисбаланса или взаимодействия между генетическими и структурно-хромосомными факторами. Имея это в виду, рассмотрим некоторые наиболее известные случаи нарушений мейотической сегрегации, появления хромосомно несбалансированных гамет и понижения фертильности у гибридов, которые обычно приводятся в качестве доказательств в пользу концепции хромосомного видообразования.

Наиболее полно исследован случай Mus musculus, во многих популяциях которой обнаружены множественные робертсоновские перестройки, изменяющие диплоидное число хромосом от типичного для вида $2n = 40$ до 38—22. Такие популяции особенно многочисленны в Швейцарских Альпах и Северной Италии, но имеются и на Британских островах и Сицилии, в Испании, ФРГ, Греции, Югославии и Индии (Capanna, 1982). Межпопуляционная гибридизация мышей с разным числом робертсоновских метацентриков приводит к появлению гибридов, которые имеют пониженную плодовитость (вплоть до полной стерильности). У гетерозиготных по робертсоновским перестройкам мышей были обнаружены в значительных количествах анеуплоидные гаметы, которые, по всей вероятности, и являются по крайней мере одной из причин бесплодия гибридов между разнохромосомными популяциями (Capanna, 1980; Gropp et al., 1982). Все же и в этом случае нет полной уверенности, что в основе репродуктивной изоляции лежат цитогенетические, а не генетические факторы — об этом свидетельствуют результаты лабораторного анализа причин пониженной фертильности мышей, гетерозиготных по робертсоновским метацентрикам (Cattanach, Moseley, 1973), показавшего зависимость плодовитости от генетического бэкграунда у животных с одинаковыми хромосомными наборами. В этих экспериментах робертсоновский метацентрик из природной популяции вводился в геном лабораторных мышей разных инбредных линий; при скрещивании мышей из природных популяций также можно ожидать существенной генетической гетерогенности скрещиваемых форм. Хотя принято считать, что североитальянские робертсоновские популяции домовой мыши существуют недавно (порядка нескольких тысяч лет; Capanna, 1982) и, следовательно, вряд ли достигли высокой степени межпопуляционной генетической дифференциации, есть палеонтологическая и молекулярно-биологическая информация, которая позволяет считать, что появление разнохромосомных рас домовой мыши следует отнести к гораздо

более раннему периоду времени (подробно этот вопрос рассматривается в гл. V), и, следовательно, генетические различия между ними могут быть достаточно велики для того, чтобы оказать существенное влияние на плодовитость межпопуляционных гибридов. О значительном вкладе генетических факторов в формирование репродуктивной изоляции между мышами с разным количеством робертсоновских метацентриков свидетельствуют и серьезные нарушения сперматогенеза, связанные прежде всего с его задержкой на постмейотических стадиях и ведущие к полустерильности или полной стерильности самцов, гетерозиготных лишь по двум центрическим слияниям (Gropp et al., 1982; Redi et al., 1985).

Среди млекопитающих большой интерес представляет также робертсоновский веер, обнаруженный у обыкновенной слепушонки в долине рек Сурхоб и Вахш. Там на участке протяженностью около 150 км диплоидное число хромосом у Ellobius talpinus колеблется от 31 до 54 (Lyapunova et al., 1980). У гибридов между разнохросомными формами наблюдается понижение плодовитости, пропорциональное числу гетероморфных пар хромосом. Возможно, часть хромосомных морф из этого веера имеет гибридное происхождение, но появление по крайней мере некоторых из них путем хромосомного видообразования до последнего времени почти не вызывало сомнений. Однако изучение синаптонемного комплекса в мейозе у гибридных особей, гетерозиготных по 10 робертсоновским транслокациям, дало неожиданные результаты. В поздней зиготене за счет негомологичной конъюгации коротких плеч акроцентриков у гибридов наблюдалось образование цепочечных мультивалентов. К концу пахитены цепи распадались на триваленты, характер сегрегации которых неизвестен, так что формирование анеуплоидных гамет у обыкновенной слепушонки пока остается неподтвержденным. Вместе с тем показано, что во многих сперматоцитах мейоз останавливался на стадии поздней профазы 1 благодаря действию генетических механизмов (Bogdanov et al., 1986). Таким образом, у слепушонки также весьма вероятен вклад генетических факторов в репродуктивную изоляцию разнохромосомных форм, тем более что репродуктивный успех при их скрещивании примерно в 1,5 раза ниже, чем при размножении этих форм "в себе" (Ляпунова, Якименко, 1985), и, следовательно, их генные пулы уже достаточно отличаются друг от друга.

По-видимому, взаимодействие между генетическими и цитогенетическими факторами, снижающими плодовитость особей, гетерозиготных по хромосомным перестройкам, представляет собой широко распространенное явление. Именно различиями в генетическом бэкграунде можно объяснить противоречивость данных о влиянии робертсоновского слияния 1/29 на фертильность гетерозиготных по этой перестройке коров и быков. Некоторые исследователи наблюдали существенное понижение их плодовитости (см., напр.: Dyrendahl, Gustavsson, 1979; Pinheiro, Ferrari, 1979), но по данным других авторов, нарушения мейотической сегрегации были редки (King et al., 1981). Влияние генетического бэкграунда на сегрегацию тривалента,

возникшего в результате тандемного слияния, было продемонстрировано для межвидовых гибридов от скрещивания австралийских кузнечиков Trimerotropis suffusa и T. cyaneipennis (John et al., 1983). Детальные исследования, проведенные на Caledia captiva — представителе австралийских прямокрылых семейства Acrididae, — показали, что нарушения мейоза у гибридов между хромосомными расами, различающимися по серии перицентрических инверсий, объясняются не только цитогенетическими, но и генными различиями родительских форм (Shaw, Wilkinson, 1980; Coates, Shaw, 1985). Результаты этих исследований позволили Шоу сформировать гипотезу рекомбинационного повреждения (breakdown) гибридов, которая отводит хромосомным перестройкам иную роль в формировании репродуктивной изоляции, чем концепция хромосомного видообразования в ее классическом варианте. Согласно гипотезе Шоу, гибриды F_1 между разнохромосомными формами имеют ненарушенную плодовитость, но жизнеспособность их потомков резко снижена в результате изменения характера рекомбинации в мейотическом делении, предшествующем формированию гамет. Как было показано в экспериментах на C. captiva, в бивалентах, образуемых гетероморфными хромосомами, наблюдается значительно измененная по сравнению с родительскими формами локализации хиазм, что, по мнению Шоу, должно вести к разрушению коадаптированных генных комплексов и нарушению онтогенеза у потомков (Shaw, 1981). Несомненно, эта гипотеза заслуживает тщательной проверки на других объектах.

Можно предполагать, что относительный вклад цитогенетического фактора в репродуктивную изоляцию по сравнению с генным возрастает по мере увеличения числа хромосомных перестроек, по которым различаются рассматриваемые формы. У гибридов, гетерозиготных по множественным робертсоновским слияниям, в метафазе 1 наблюдаются цепочечные или кольцевые мультиваленты, нерегулярная сегрегация которых приводит к образованию большого числа анеуплоидных гамет. Как уже упоминалось, такая картина мейоза обнаружена у обыкновенной слепушонки; ее наблюдали также у домовых мышей (Gropp et al., 1982), песчанки Gerbillus pyramidum и колючей мыши Acomys cahirinus (Wahrman, Goitein, 1972). На примере обыкновенной слепушонки было показано, что по мере возрастания числа хромосомных различий уровень стерильности гибридов возрастает. Особи, гетерозиготные по одной робертсоновской транслокации, обнаруживали снижение плодовитости лишь на 2—3%, а плодовитость гетерозигот по 10 центрическим слияниям была уменьшена примерно наполовину (Ляпунова, Якименко, 1985).

По всей вероятности, наиболее реальным способом хромосомного видообразования "в чистом виде", т.е. формирования репродуктивной изоляции с минимальным участием генетических факторов или вообще без него, было бы одновременное появление, распространение и фиксация множественных хромосомных перестроек. В этом случае репродуктивная изоляция могла бы возникнуть настолько быстро, что на заметную генетическую дифференциацию разнохромосомных форм не хватило бы времени. Последовательная фикса-

ция такого же количества хромосомных перестроек должна занять гораздо больше эволюционного времени и, скорее всего, будет сопровождаться достаточно существенным изменением генетической структуры популяции или дема. Серьезных доказательств в пользу такого "взрывного" способа видообразования практически нет, за исключением некоторых примеров одновременного появления нескольких спонтанных хромосомных мутаций у прямокрылых насекомых (King, 1982). Остается неизвестным, специфично ли это явление лишь для Orthoptera или оно имеет место и в других группах организмов. И что более важно, кажется крайне маловероятным существование механизмов, которые могли бы обеспечить распространение и фиксацию в популяции группы хромосомных мутаций со столь сильным изолирующим эффектом, какого следует ожидать в данной ситуации.

Заканчивая обсуждение проблемы изолирующего эффекта хромосомных перестроек, следует заключить, что гетерозиготность по структурным мутациям хромосом во многих случаях понижает плодовитость животных (особенно при наличии нескольких мутаций), однако известно немало примеров, когда такой эффект не обнаруживается. Хотя чаще всего полная приспособленность структурных гетерозигот остается неизвестной, так как исследуется лишь один из ее компонентов (обычно плодовитость), есть основания считать, что повышение жизнеспособности может компенсировать падение фертильности, если последнее имеет место. Следовательно, в реальных природных ситуациях приспособленность гетерозиготных носителей хромосомных мутаций должна варьировать в широких пределах — от заметно пониженной до более высокой, чем у гомозигот, причем доля хромосомных мутаций с нейтральным или слабовредным в гетерозиготном состоянии эффектом может быть весьма велика. Исходя из этих выводов рассмотрим факторы, определяющие возможность фиксации хромосомных перестроек в популяциях.

ФАКТОРЫ ФИКСАЦИИ ХРОМОСОМНЫХ МУТАЦИЙ

Наибольшая трудность, с которой сталкивается концепция хромосомного видообразования, — необходимость объяснить, каким образом распространяется и фиксируется в популяциях вновь возникающая хромосомная мутация, если она обладает изолирующим эффектом, т.е. заметно понижает приспособленность ее гетерозиготных носителей.

Теоретическая популяционная генетика решает эту проблему исходя прежде всего из классических работ Райта (Wright, 1941, 1948). Большим числом исследователей на аналитических и имитационных моделях показано, что факторами, повышающими вероятность фиксации хромосомных перестроек с вредным эффектом в гетерозиготном состоянии, является малый размер популяций, повышающий эффективность случайного генетического дрейфа, инбридинг, мейотический драйв и, по-видимому в меньшей степени, селективное преи-

мущество гомозигот по перестройке (Bengtsson, Bodmer, 1976; Lande, 1979; Hedrick, 1981; Walsch, 1982; Hedrick, Levin, 1984; Chesser, Baker, 1986). В качественной форме те же идеи развивали в 70-е годы Уилсон, Буш и их соавторы (Wilson et al., 1975; Bush et al., 1977), которые объясняли высокую скорость хромосомной эволюции и хорошее соответствие между темпами эволюции хромосомных наборов и видообразованием у млекопитающих особенностями популяционной структуры и демографических процессов. Предполагалось, что их популяции, как правило, состоят из небольших демов с высоким уровнем инбридинга, генные потоки между которыми малы.

Рассмотрим вкратце; насколько эти теоретические представления соответствуют процессам, протекающим в природных популяциях.

Популяционная структура и динамика

В этом разделе речь пойдет прежде всего о млекопитающих, поскольку именно их популяционные характеристики часто служат предметом обсуждения в дискуссиях вокруг хромосомного видообразования.

Хотя популяционная организация Mammalia является предметом пристального внимания зоологов, нет ни одного надежного определения эффективного размера популяции какого-либо вида млекопитающих; возможно, как предполагает Бенгтссон (Bengtsson, 1980), это связано с неадекватностью самого понятия эффективного размера по отношению к природным популяциям. Поэтому невозможно сопоставить теоретические и реальные оценки размеров размножающейся части популяции с тем, чтобы установить, насколько вероятна фиксация вредных в гетерозиготном состоянии хромосомных перестроек у Mammalia за счет генетического дрейфа, роль которого может быть существенной лишь в малых популяциях, или демах. Нужно подчеркнуть, что в подавляющем большинстве работ, проведенных в природных популяциях в 70—80-е годы, было показано, что генные потоки между демами (поселениями, размножающимися группами) млекопитающих гораздо интенсивнее, а уровень инбридинга внутри них заметно ниже, чем это предполагалось ранее. Такие данные были получены для павианов (Packer, 1976), лошадей (Klingel, 1975), белоногих хомячков Peromyscus (Foltz, 1981), черношапочного сурка (Schwartz, Armitage, 1980), луговых собачек Cynomys (Foltz, Hoogland, 1983) летучей мыши Phyllostomus (McCracken, Bradbury, 1977), кролика (Daly, 1981), а также для гекконов комплекса Gehyra variegata-punctata, у которых наблюдается интенсивное хромосомное формообразование (Moritz, 1986).

Стали известны экологические механизмы, уменьшающие вероятность родственных скрещиваний внутри социальных группировок млекопитающих и тем самым снижающие уровнь инбридинга. Такие механизмы обнаружены у рукокрылых, приматов, хищных и копытных. Краткий обзор наиболее свежих данных имеется в работе Бергера и Каннингхема (Berger, Cunningham, 1987), посвященной избеганию инбридинга у диких лошадей; подробная, но более ранняя

обзорная работа на эту тему принадлежит Гринвуду (Greenwood, 1980). В качестве возможного фактора, облегчающего хромосомное видообразование и хромосомную эволюцию, нередко рассматривают циклические колебания численности популяций, приводящие к периодическому резкому снижению плотности особей с последующей реколонизацией опустевших или малонаселенных участков. Предполагается, что в период снижения численности аборигенных животных или в результате заселения участка малой группой основателей, происходящих из одного дема и имеющих высокий коэффициент родства, вероятность гомозиготизации хромосомных вариантов, обладающих вредным действием в гетерозиготном состоянии, может значительно повыситься.(King1981; Hedrick, Levin, 1984; Templeton, 1980). Такой тип расселения показан для некоторых полевок рода Microtus (Hilborn, 1975; Beacham, 1979), макака-резус (Cheverad et al., 1978), калифорнийского дятла Melanerpes formicivorus (Koenig, Pitelka, 1979). Правда, нет никаких оснований считать, что тип расселения этих животных оказывает влияние на скорость эволюции их кариотипов: если у Microtus действительно темпы хромосомной эволюции и видообразования велики, то макаки относятся к высококонсервативной в цитогенетическом отношении группе животных.

Исходя из представлений о существенной роли инбридинга в фиксации хромосомных мутаций следует ожидать, что хромосомное видообразование наиболее вероятно у организмов, размножающихся с помощью самооплодотворения, например у некоторых простейших, плоских червей, растений. У этих организмов в качестве основателя дема может выступать одна особь, что резко повышает вероятность гомозиготизации мутаций, носителем которых она является. Есть основания считать, что некоторые неовиды в роде Clarkia возникли именно таким образом (Lewis, Raven, 1958). Возможно, что в результате хромосомного видообразования возникли автогамные виды в других родах растений(Gilia, Vicia, Mimilus, Stephanomeria), характеризующихся преимущественно перекрестным опылением (Грант, 1984).

Удачной моделью для оценки связи между эколого-популяционными особенностями и интенсивностью хромосомного формообразования являются лемминги двух родов (Lemmus и Dicrostonyx), для которых характерно значительное сходство как популяционной организации, так и ряда других биологических характеристик, традиционно считающихся существенными для скоростей видообразования и хромосомной эволюции.

Оба рода имеют почти идентичные циркумполярные ареалы, обитая в основном в арктической и субарктической тундре, и обнаруживают высокую приспособленность к условиям Севера. Распределение леммингов в тундре мозаично, и относительно сухие местообитания копытных леммингов часто отделены лишь несколькими метрами от более влажных мест обитания настоящих леммингов. Биотопы леммингов обоих родов удивительно сходны на огромных территориях Старого и Нового Света (Fuller et al., 1975). Более того, палеонтологические данные показывают, что начиная с раннего плейстоцена Lemmus и Dicrostonyx были типичными членами одного и

того же фаунистического комплекса тундростепей (Kowalski, 1980). У леммингов обоих родов наблюдается идентичная популяционная циклика. Цикл имеет довольно постоянный период (3—4 года) и включает фазу низкой численности, фазу постепенного подъема и пик численности. Эта динамика часто синхронна у Lemmus и Dicrostonyx, обитающих в одной местности (Fuller et al., 1975; Чернявский, Ткачев, 1982). Внутри их микродемов, особенно во время фаз низкой численности и подъема, по-видимому, неизбежен сильный инбридинг (Stenseth, 1978; Maynard-Smith, Stenseth, 1978). Хотя уровень инбридинга у леммингов не был изучен количественно, сходство популяционной структуры у Lemmus и Dicrostonyx показывает, что он должен быть сходным у представителей этих родов.

Если перечисленные характеристики действительно существенны для хромосомной эволюции, нужно ожидать, что уровень хромосомной дивергенции и видового разнообразия внутри сравниваемых родов окажется примерно одинаковым. Однако дело обстоит прямо противоположным образом. В роде Dicrostonyx насчитывается более 20 цитотипов с $2n$, равным от 28 до 86, многие из которых обнаруживают репродуктивную изоляцию друг от друга (R. Rausch, V. Rausch, 1972; Чернявский, Козловский, 1980; Gileva, 1983). В то же время у настоящих леммингов (Lemmus) по всему ареалу $2n = NF = 50$, за исключением L.sibiricus chrysogaster с Чукотки, имеющего при том же диплоидном числе $NF = 52—54$ и дающего бесплодных гибридов при скрещивании с остальными формами рода Lemmus (рис.1, 2). Все формы с $NF = 50$ скрещиваются друг с другом с очень слабым понижением плодовитости гибридов, даже если их видовой статус общепринят, как, например, у норвежского лемминга (Гилева и др., 1984).

И все же есть группы животных, характеризующихся интенсивной цитогенетической дифференциацией, часто вкупе с репродуктивной изоляцией, для которых хромосомное видообразование весьма вероятно. Речь идет о животных с малой подвижностью, которая часто влечет за собой внутридемную инбредность и междемную изоляцию. Среди них нужно прежде всего упомянуть излюбленный объект Уайта — австралийских прямокрылых подсемейства Morabinae — бескрылых насекомых, обитающих в основном на травянистых растениях. В комплексе Didymuria violescens, например, насчитывается десять хромосомных рас, распределенных парапатрически; в группе Vandiemenella viatica — семь таких рас.

Среди роющих и малоподвижных форм грызунов немало групп, демонстрирующих интенсивную диверсификацию кариотипов, которой в некоторых случаях сопутствует репродуктивная изоляция. Так обстоит дело у гоферов родов Geomys (Hart, 1978), Thomomys (Thaeler, 1968; Patton, 1972) и Pappogeomys (Berry, Baker, 1972), у слепышей Spalax ehrenbergii (Nevo, 1985) и S. leucodon (Savic, Soldatovic, 1979), у южноамериканских грызунов туко-туко Ctenomys (Reig, Kiblisky, 1968) и уже неоднократно упомянутой обыкновенной слепушонки (Lyapunova et al., 1980). Правда, Пэттон и Шервуд в своем кратком образе, посвященном хромосомной эволюции у грызунов (Patton,

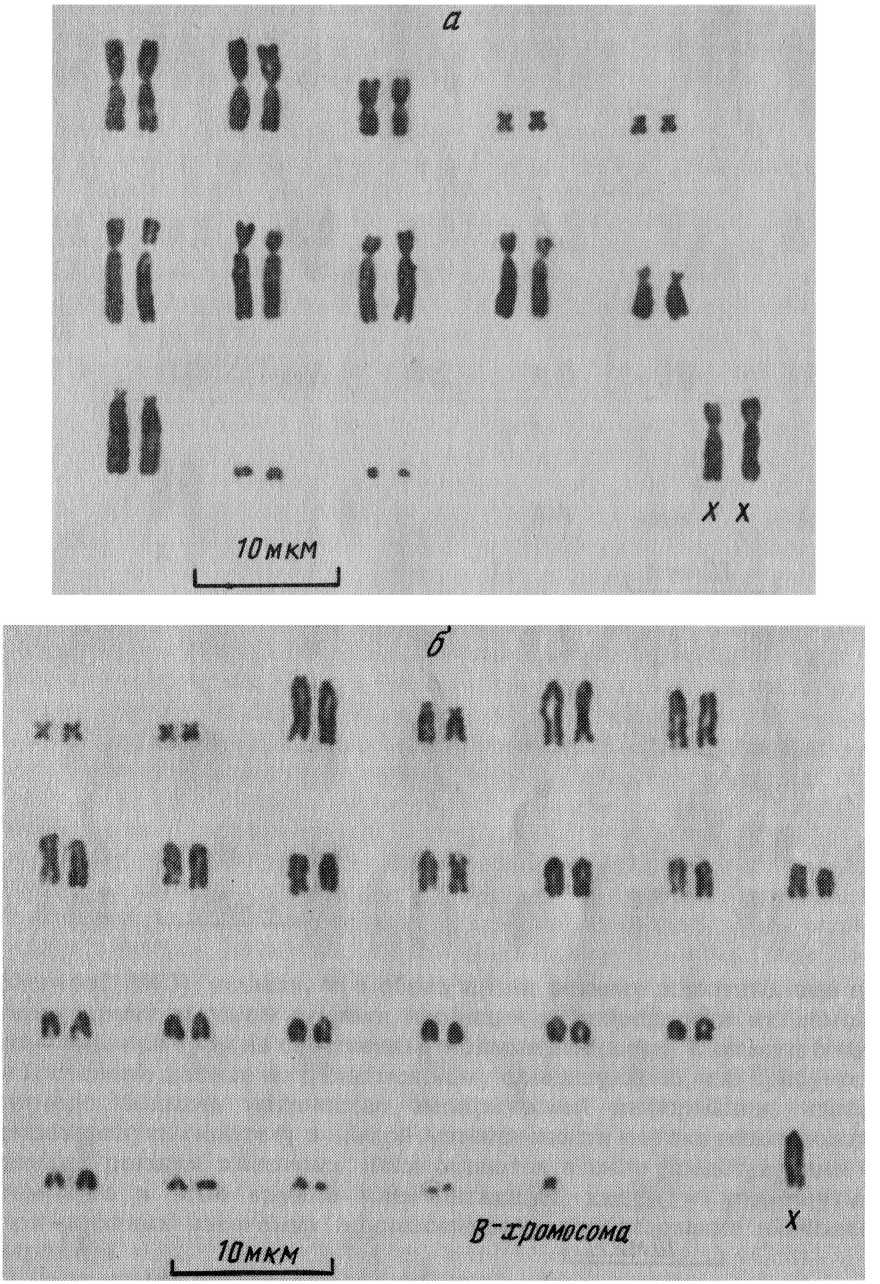
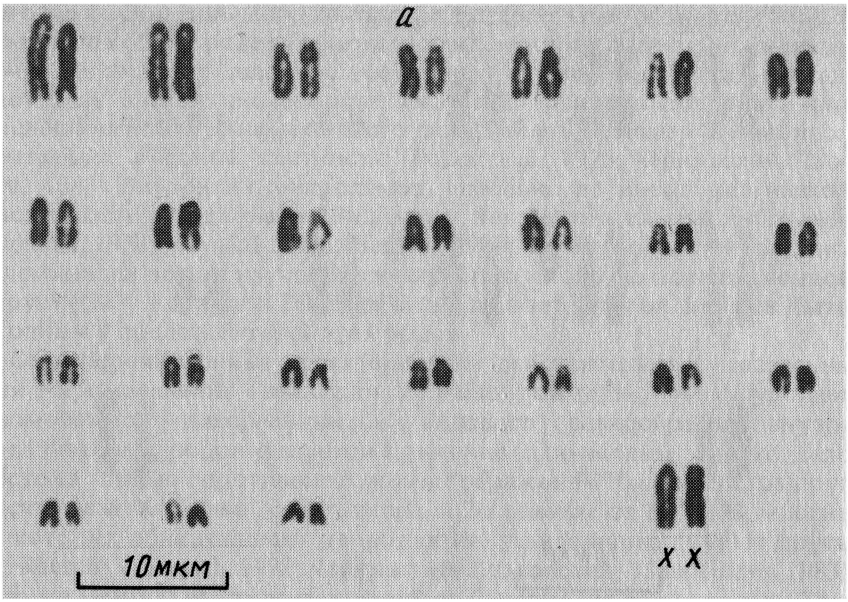


Рис. 1. Хромосомные наборы самок копытного лемминга
а – Dicrostonyx torquatus vinogradovi (о-в Врангеля);
б — D.t. chionopaes с гетерохромосомным комплексом XO (Чукотка, окрестности города Певек)



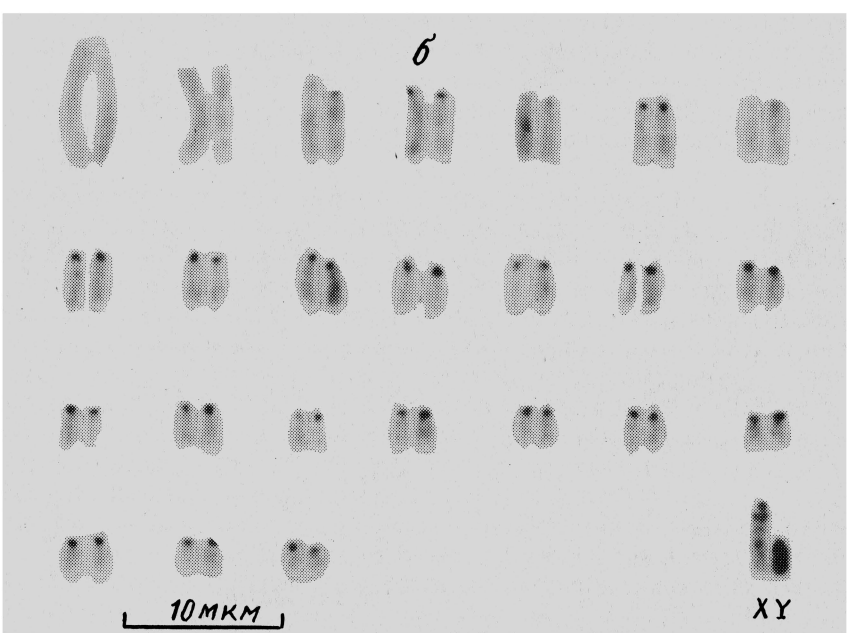
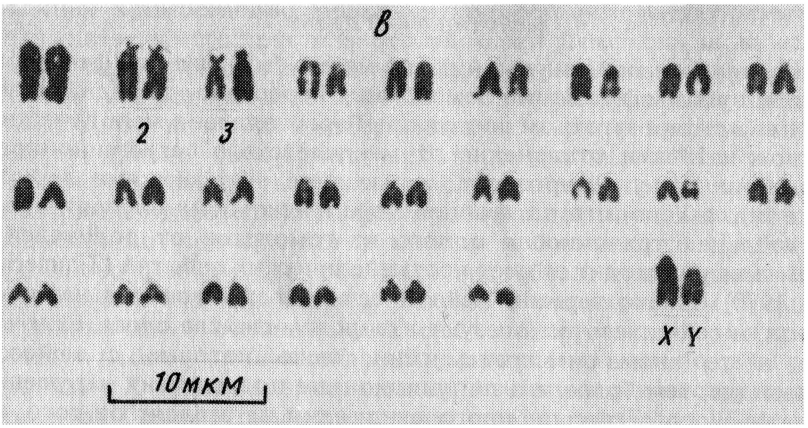
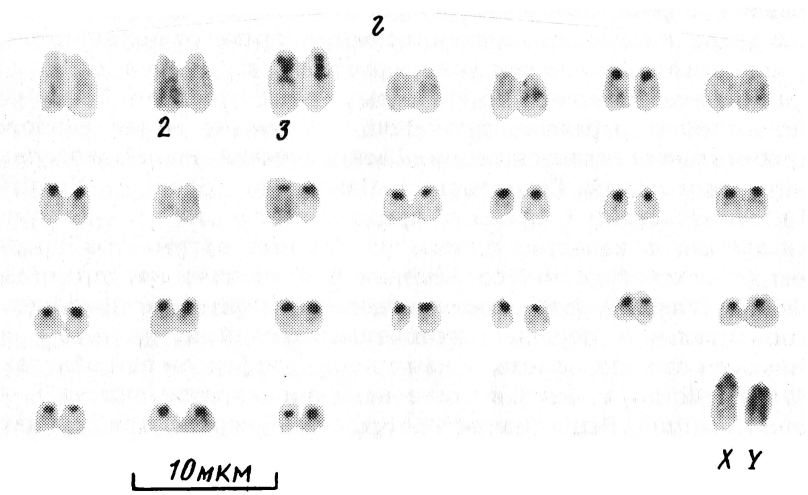


Рис. 2. Хромосомные наборы настоящих леммингов
а — самка Lemmus sibiricus sibiricus (обычная окраска); **б** — самец L.s. sibiricus (С-окраска); **в** — самец L.s. chrysogaster (обычная окраска); **г** — самец L.s.chrysogaster (С-окраска)





Sherwood, 1983), указали, что образ жизни роющих животных еще не гарантирует высокой степени изоляции и инбредности их демов, ссылаясь при этом на собственные прямые данные по Thomomys bottae и косвенные данные по палестинскому слепышу. Ясно, что требуется гораздо большее количество эмпирической информации, чтобы опровергнуть гипотезу о низкой интенсивности потока генов между демами роющих животных. Пока остаются в силе представления о том, что в этой группе млекопитающих, как и у упомянутых прямокрылых насекомых, хромосомное видообразование наиболее вероятно.

Из краткого обзора, приведенного в настоящем разделе, следует, что малый размер демов и инбридинг — два из тех факторов, которые должны способствовать фиксации хромосомных перестроек с изолирующим эффектом — далеко не всегда наблюдаются в группах животных, обнаруживающих высокие темпы хромосомного формообразования.

Теоретически мейотический драйв может быть мощным фактором, способствующим фиксации хромосомных перестроек с вредными эффектами в гетерозиготном состоянии. Первоначально мейотическим драйвом называли отклонение от менделевского сегрегационного отношения 1:1 у гетерозигот, вызываемое нарушениями мейоза. Позже стало ясно, что по крайней мере в некоторых случаях предпочтительная трансмиссия одного из гомологов от родителей к потомкам происходит за счет постмейотических событий (Zimmering et al., 1970). Однако термин "мейотический драйв" вошел в научный обиход, и сейчас его используют в широком смысле слова, включая сюда и те аномалии трансмиссии, связь которых с мейозом неочевидна, тем более что популяционные последствия нарушений менделевского сегрегационного отношения не зависят от того, на каком этапе гаметогенеза происходят события, ответственные за эти нарушения. В русскоязычной литературе вместо термина "мейотический драйв" иногда пользуются термином "презиготический отбор", а в англоязычной литературе термином "segregation distortion" (нарушение сегрегации). По-видимому, этот последний вариант наиболее точно отражает суть дела, но тем не менее наиболее употребительным остается термин "мейотический драйв", введенный 30 лет тому назад Сэндлером и Новицким (Sandler, Novitski, 1957).Мейотический драйв представляет собой феномен, используемый в качестве одного из главных аргументов против "селекционистской догмы" современными критиками неодарвинизма (см., напр.: Jongeling, 1985). В самом деле, этот феномен приводит к предпочтительной передаче потомкам аллелей и хромосом вне зависимости от того, полезным или вредным эффектом они обладают. Наиболее демонстративной в этом отношении является система T—t у домовой мыши. Рецессивные t-мутации передаются самцами потомству с частотами, значительно превышающими менделевские 50% (в некоторых случаях до 100%), несмотря на то что в гомозиготном состоянии многие из них летальны. В результате в природных популяциях постоянно поддерживается высокая частота t-гаплотипов вплоть до 50% и более (Демин, Мазин, 1984). Широко известны системы мейотического драйва половых хромосом, обусловливающие резкие и несомненно вредные для популяции сдвиги в соотношении полов — sc^4/sc^8 и "sex ratio" у дрозофилы и MD у переносчика желтой лихорадки комара Aedes aegypti (Zimmering et al., 1970).

Нужно подчеркнуть, что в мейотический драйв вовлекаются, как правило, гомологичные хромосомы, различающиеся структурными мутациями, хотя в некоторых случаях перестройки затрагивают малые сегменты хромосом и с трудом обнаруживаются при микроскопировании. Хотя цитогенетический механизм мейотического драйва не выяснен до конца даже в наиболее детально изученных системах, можно утверждать, что структурная гетерозиготность является благоприятной основой для драйва, и поэтому его роль в

эволюции хромосомных наборов и хромосомном видообразовании заслуживает самого пристального внимания. Даже если вновь возникающая перестройка оказывает сильное отрицательное влияние на фенотип и плодовитость гомо- и/или гетерокариотипов, мейотический драйв способен поддерживать ее частоту в популяции на высоком уровне, быть может, вплоть до фиксации. Тем не менее эволюционная важность мейотического драйва на сегодняшний день остается неподтвержденной фактическими данными. Уайт, который неоднократно подчеркивал важность мейотического драйва как вероятного фактора хромосомного видообразования, привел лишь один пример его возможного участия в эволюционном процессе. Гибридные самки, отловленные в зоне контакта между двумя хромосомными расами Vandiemenella viatica, различающимися по двум перестройкам в X-хромосоме, передавали потомкам один из структурных вариантов X-хромосомы в 2 раза чаще, чем другой (White, 1978).

Некоторые исследователи считают, что системы драйва слишком редки в природе, чтобы иметь эволюционное значение (см., напр.: Snyder, 1983). Однако есть серьезные основания полагать, что частота встречаемости этих систем сильно недооценивается в силу ряда объективных трудностей, связанных с их идентификацией.

Во-первых, те случаи, когда поддерживаемый драйвом хромосомный элемент уже достиг фиксации, практически необнаружимы.

Во-вторых, для того чтобы первоначально зарегистрировать нарушение сегрегации, необходим заметный маркер. Такие маркеры существуют для системы T—t у домовой мыши (бесхвостость, ген которой тесно сцеплен с T-локусом и наследуется вместе с ним), системы SD у дрозофилы (цвет глаз), системы драйва половых хромосом (резкие сдвиги соотношения полов).

В-третьих, нужно подчеркнуть, что практически все случаи однозначно доказанного мейотического драйва относятся к хорошо изученным генетическим и/или лабораторным моделям. Едва ли это можно объяснить случайностью. Дело в том, что существенным условием для выявления нарушений сегрегационных отношений являются экспериментальные скрещивания. Для подавляющего большинства видов животных и растений это условие невыполнимо. Между тем возможность широкомасштабных лабораторных скрещиваний может иметь ключевое значение для обнаружения мейотического драйва, особенно если отклонение от менделевского соотношения невелико. Таким образом, многие случаи мейотического драйва, особенно умеренного, вероятнее всего, не попадают в поле зрения исследователей. Между тем анализ популяционно-генетических моделей показал, что даже относительно слабый драйв может иметь серьезные популяционные и эволюционные последствия (Hedrick, 1981; Walsch, 1982). Так, Уолш продемонстрировал, что слабый драйв (коэффициент мейотического драйва $D < 0,2$, т.е сегрегационное отношение у гетерозигот меньше 0,6) должен ускорять процесс фиксации хромосомных мутаций, понижающих приспособленность гетерозиготных носителей, в десятки—тысячи раз (в зависимости от давления отбора и эффективного размера популяции). Обнаружение

драйва такой силы затруднительно, однако нам удалось показать его существование в системе половых хромосом у двух подвидов копытного лемминга Dicrostonyx torquatus. Сегрегационное отношение Y-хромосомы равно здесь 0,54—0,59, но у D. torquatus был предварительно обнаружен хороший маркер — самки с мужским кариотипом XY, доля которых возрастает благодаря драйву Y-хромосомы у самцов. Кроме того, в нашем распоряжении оказался обширный материал по экспериментальным скрещиваниям леммингов, в которых было получено около 3500 детенышей (Gileva, 1987). Есть серьезные основания предполагать наличие умеренного мейотического драйва у человека. Об этом свидетельствует повышенная по сравнению с ожидаемой при сегрегации 1:1 частота некоторых генетических болезней, а также часто наблюдаемый избыток мальчиков при рождении (Харрисон и др., 1979). Предпочтительная трансмиссия метацентриков у землероек Sorex araneus, гетерозиготных по робертсоновским перестройкам (Searle, 1986b), также может быть результатом мейотического драйва.

Таким образом, несмотря на явную недостаточность эмпирических данных, мейотический драйв следует рассматривать как потенциально важный фактор хромосомного видообразования. Его значение особенно существенно в связи с тем, что, как было показано, приспособленность гетерозигот по хромосомным перестройкам колеблется в весьма широком диапазоне, а генные потоки между демами у многих видов достаточно велики, чтобы резко понизить эффективность генетического дрейфа. Преимущество мейотического драйва заключается в том, что, как продемонстрировал теоретический анализ Уолша (Walsch, 1982), он может ускорять фиксацию хромосомных мутаций не только в малых демах, но и в популяциях большого размера и достаточно эффективен по отношению как к нейтральным и слабовредным мутациям, так и к перестройкам, существенно снижающим приспособленность структурных гетерозигот.

Приспособленность гомозигот по хромосомным перестройкам

Селективное преимущество гомозигот по вновь возникающим хромосомным мутациям считается одним из наиболее вероятных факторов, способствующих фиксации этих мутаций. A priori легко представить, что эволюционное будущее имеют в первую очередь те мутации, которые после их гомозиготизации существенно повышают уровень адаптированности вида к условиям среды. Эти представления сложились в значительной степени под влиянием воззрений Гольдшмидта, который утверждал, что перегруппировка хромосомных сегментов оказывает принципиальное влияние на ход индивидуального развития и морфологические и физиологические признаки организма и служит основным поставщиком генетического материала для видообразования и эволюции (Goldschmidt, 1940, 1961). Сходные по сути идеи (хотя и в смягченном виде) позже высказывали многие исследователи, в том числе и те, которые критиковали Гольдшмидта или умалчивали об его приоритете (Lewis, Raven, 1958; Lewis,

1962; White, 1968; Wilson et al., 1975; Bush et al., 1977; Bickham, Baker, 1979). Связь между цитогенетической реорганизацией генома и морфологическими признаками организма будет подробно рассматриваться в следующей главе; здесь следует остановиться лишь на проблеме приспособленности структурных гомозигот. Хотя Грант (Grant, 1956) в свое время пришел к выводу, что при наличии стабильного хромосомного полиморфизма альтернативные гомозиготы обычно имеют одинаковую приспособленность, известны случаи, когда одна из структурных гомозигот значительно превосходит другую по общей приспособленности или отдельным ее компонентам. Так, у Drosophila pseudoobscura инверсионные гомозиготы ST/ST имеют значительно более высокую приспособленность, чем гомозиготы CH/CH (Dobzhansky, 1970). Существенные различия по выживаемости между инверсионными гомозиготами обнаружены у Moraba scurra (Lewontin, White, 1960). У южноамериканского хомячка Akodon molinae описан полиморфизм по робертсоновскому слиянию, сопровождающийся резким понижением плодовитости гомозигот по акроцентрикам: их индекс плодовитости составляет лишь 0,58% от плодовитости гомозигот по робертсоновскому метацентрику (Bianchi et al., 1979). Правда, авторы предполагают, что эти различия компенсируются повышенной выживаемостью гомозигот первого типа.

Все эти данные свидетельствуют о возможности различий по приспособленности между типами хромосомных гомозигот, но не позволяют однозначно установить, какой из хромосомных вариантов возник de novo. Между тем нас интересует эволюционное будущее и селективная ценность вновь возникающих хромосомных перестроек. Их можно оценить, используя спонтанные или индуцированные мутации, возникающие в природных популяциях и размноженные в экспериментальной колонии или появившиеся в лабораторной колонии. Две такие мутации в лабораторной линии серой крысы описаны Т. Иосидой. Плодовитость гомозигот по перицентрической инверсии в хромосоме 1 была такой же, как у животных со стандартным кариотипом (в обоих случаях средний размер помета был равен 7,4; Yosida, 1980b). Размер помета у крыс, гомозиготных по вновь возникшей транслокации 1/12, составлял в среднем 9,2 детеныша. Различия между плодовитостью гомозигот по транслокации и животных со стандартным кариотипом недостоверны (Yosida, 1980a), что может быть отнесено за счет малого объема материала (в общей сложности получено 27 пометов).

По-видимому, можно считать с большой долей уверенности, что в робертсоновском веере обыкновенной слепушонки предковой является форма с $2n = 54$, поскольку на подавляющей части ареала этого надвида диплоидное число хромосом равно 52—54. У эволюционно более молодого цитотипа с $2n = 34$ численность помета такова же, как у 54-хромосомной формы, но жизнеспособность (доля животных, достигших двухмесячного возраста), на 26—44% выше, чем у гомозигот предкового типа (Ляпунова, Якименко, 1985). Ситуация у обыкновенной слепушонки согласуется с предсказанием Уайта, который предполагал, что селективное преимущество гомозигот по пере-

стройкам должно реализоваться скорее за счет повышения жизнеспособности, чем роста плодовитости (White, 1978).

Иную ситуацию описал Льюис для нового вида Clarkia lingulata, возникшего, по его мнению, в результате гомозиготизации двух транслокаций, которая привела к формированию барьера стерильности по отношению к родительскому виду C. biloba. Оказалось, что C. lingulata адаптирована к условиям среды почти во всех отношениях хуже, чем C. biloba (Lewis, 1973).

Таким образом, в настоящее время нельзя решить сколько-нибудь однозначно, насколько часто имеет место повышенная приспособленность гомозигот по хромосомным мутациям и насколько велико их селективное преимущество, если оно существует. Последняя проблема весьма важна, так как теоретически показано, что селективное преимущество гомозигот по перестройке может сыграть существенную роль в фиксации перестроек с вредным эффектом в гетерогизотном состоянии только в том случае, если оно очень велико (Hedrick, 1981). Уолш подтвердил, что приспособленность гомозигот по перестройке имеет гораздо меньшее значение при становлении репродуктивной изоляции, чем размер популяции и мейотический драйв (Walsch, 1982).

* * *

Концепция хромосомного видообразования оказала несомненное стимулирующее влияние на эволюционно-цитогенетические и популяционно-генетические исследования; однако именно результаты этих исследований привели к пересмотру ее первоначального варианта. Из приведенных данных ясно, что быстрое формирование репродуктивной изоляции без участия генетических факторов на основе единичной хромосомной мутации, резко понижающей приспособленность гетерозиготных носителей, крайне маловероятно. Маловероятно (в отсутствии физических преград) и повсеместное существование малых изолированных демов, которые скорее представляют собой необходимое для функционирования популяционно-генетических моделей упрощение, нежели реальные биохорологические единицы. Поэтому в последние годы появились модифицированные модели хромосомного видообразования, в которых в качестве изолирующего фактора выступает последовательная серия хромосомных мутаций, каждая из серий обладает слабым влиянием на приспособленность гетерозигот и вследствие этого может фиксироваться за счет генетического дрейфа даже в относительно больших популяциях (напомним, что, по Кимуре (1985), генетический дрейф может определять судьбу мутаций не только нейтральных, но и слабовредных, если выполняется условие $|s| < 1/(2N_e)$, где s — коэффициент отбора против мутации; N_e — эффективный размер популяции). Одну из таких моделей предложили недавно Бейкер и Бикхем (Baker, Bickham, 1986), назвав ее "видообразование посредством монобрахиальных центрических слияний". Как видно из названия, речь идет о видообразовании за счет робертсоновских

транслокаций. Гетерозиготность по одной такой транслокации ведет к слабому снижению приспособленности, и она может фиксироваться в популяции достаточно большого размера за счет генетического дрейфа. В географически изолированных популяциях накапливаются центрические слияния акроцентриков в разных сочетаниях, поэтому двуплечие хромосомы из разных популяций обнаруживает лишь монобрахиальную гомологию (гомологию по одному плечу). При вторичном контакте дивергировавших таким образом популяций появляются гибриды, в мейозе у которых монобрахиальные гомологи образуют мультиваленты с нерегулярной сегрегацией, что приводит к полному или частичному бесплодию вследствие анеуплодии гамет. В связи с этой моделью интересны два обстоятельства. Во-первых, авторы подчеркивают ее аллопатрический характер в отличие от симпатрической по сути концепции Уайта. Во-вторых, ясно, что процесс последовательной аккумуляции серии хромосомных перестроек гораздо длительнее, чем период времени, необходимый для фиксации одной перестройки; ясно также, что чем дольше продолжается цитогенетическая дифференциация двух аллопатрических популяций, тем сильнее дивергируют за то же время их генные пулы и тем больше будет вклад генетических факторов в формирование барьера стерильности между этими популяциями.

Вторая из перспективных современных моделей участия хромосом в видообразовании — уже упомянутая модель рекомбинационного повреждения гибридов Шоу — также предполагает аллопатрию и значительный вклад генных факторов в процесс становления репродуктивной изоляции. Другими словами, в настоящее время происходит возврат к более традиционным для эволюционистики представлениям о роли географической изоляции и генетической дифференциации популяций, связанным, в частности, с именем Э. Майра.

Итак, участие хромосомной дифференциации в видообразовании, скорее всего, осуществляется следующим образом. В географически изолированных популяциях достаточно большого размера последовательно фиксируются хромосомные перестройки, селективно нейтральные или слабо понижающие приспособленность гетерозиготных носителей. В их фиксации существенную роль играют генетический дрейф и мейотический драйв. Параллельно происходит генетическая дивергенция популяций. Межпопуляционная дифференциация геномов на хромосомном и генном уровнях приводит к возникновению репродуктивной изоляции.

Разумеется, возможны серьезные отклонения от этой схемы (особенно у форм с ограниченной подвижностью), но вся совокупность приведенных в настоящем разделе данных заставляет думать, что именно такая модель эволюционных событий наиболее часто реализуется у организмов с перекрестным оплодотворением. У животных и растений с другими способами размножения роль хромосомных перестроек в видообразовании может быть во многом иной, но ее рассмотрение не входит в нашу задачу.

Завершая анализ проблемы хромосомного видообразования, нужно признать, что она еще далека от разрешения. Остается неясным

ключевой момент: возможно ли в условиях симпатрии становление репродуктивной изоляции лишь за счет хромосомных перестроек, без участия генетических факторов? Ни в одном из обсуждавшихся предполагаемых случаев хромосомного видообразования вклад генных различий в формирование барьера нескрещиваемости между разнохромосомными формами не может быть исключен. С другой стороны, вполне возможно, что периоды, когда цитотипы уже репродуктивно изолированы за счет хромосомных разниц, но еще не дивергировали заметным образом в генетическом отношении, действительно существуют, однако они столь непродолжительны, что имеют мало шансов быть зарегистрированными наблюдателем. Впрочем, такова судьба многих, если не всех, эволюционно-биологических концепций: ни одна из них не может претендовать на всеобъемлюще полное и непротиворечивое объяснение эволюционных феноменов.

Глава IV

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ХРОМОСОМНОЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИЕЙ

В предыдущих главах было показано, что между эволюцией хромосомных наборов и интенсивностью видообразования существует параллелизм. В поисках объяснения этого параллелизма вспомним, что виды выделяются на основании двух критериев: репродуктивной обособленности и морфологического своеобразия. Анализ концепции хромосомного видообразования позволил заключить, что взаимосвязь между эволюционной фиксацией хромосомных перестроек и становлением репродуктивной изоляции носит сложный характер; во всяком случае, нельзя утверждать, что преобразования кариотипов необходимы и достаточны для формирования барьера нескрещиваемости между видами. Таким образом, существование связи между эволюционной трансформацией кариотипов и степенью видовой диверсификации вряд ли можно объяснить исходя лишь из изолирующей функции хромосомных перестроек.

На деле для выделения видов гораздо чаще используется морфологический критерий, нежели критерий нескрещиваемости. Поэтому естественно предполагать, что причиной (или по крайней мере одной из причин) параллелизма между межвидовой дифференциацией кариотипов и видообразованием является непосредственное влияние хромосомных перестроек на морфологические характеристики, точнее, на экзофенотипические признаки, которые в основном используются в систематике. О фенотипическом эффекте хромосомных перестроек шла речь в уже упомянутой гипотезе Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940, 1961), объяснявшего видообразование

изменением экспрессии генов в результате их взаимного перемещения внутри генома вследствие хромосомных мутаций. Несмотря на резкую критику со стороны многих генетиков и эволюционистов, концепция Гольдшмидта, хотя и в несколько модифицированном виде, сохраняет актуальность и в наши дни. Интерес к ней заметно возрос в последнее десятилетие в связи с ростом знаний относительно регуляции генной экспрессии. Хотя путь от гена к признаку до сих пор остается во многом загадочным, есть основания предполагать, что пространственная организация хроматина играет существенную роль в контроле за экспрессией генов. Следовательно, можно ожидать, что связь между эволюцией хромосомных наборов и эволюцией экзофенотипа носит причинный характер. Эта гипотеза нуждается в многоплановой верификации на разных уровнях биологической интеграции — от молекулярного до филогенетического. Рассмотрим соотношение между изменениями хромосом и экзофенотипов на уровнях особи, популяции, вида и высших таксонов, используя в основном данные по млекопитающим, поскольку лишь для этой группы организмов достаточно высокий уровень цитогенетической изученности сочетается с обилием информации о внутри- и надвидовой диверсификации морфологических структур.

ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ ХРОМОСОМНЫХ ПЕРЕСТРОЕК НА ОРГАНИЗМЕННОМ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЯХ

Основные типы хромосомных мутаций, лежащих в основе эволюции кариотипов,— это парацентрические и перицентрические инверсии, реципрокные, нереципрокные, центрические (робертсоновские) и тандемные транслокации, а также изменения количества структурного гетерохроматина в геноме. Инверсии и перечисленные типы транслокаций являются сбалансированными перестройками, так как они не изменяют количества хроматина в геноме; по-видимому, сбалансированность является необходимым, но недостаточным условием широкого распространения хромосомных перестроек как в эволюции кариотипов, так и в системах внутрипопуляционного полиморфизма (о недостаточности этого условия свидетельствует, например, относительная редкость у млекопитающих парацентрических инверсий, которые также представляют собой сбалансированные перестройки).

Условие сбалансированности не относится к перестройкам, затрагивающим структурный гетерохроматин, который принципиально отличается от эухроматина по характеру генетической активности и количество которого в геноме может варьировать, не вызывая видимых нарушений фенотипа (Прокофьева-Бельговская, 1986). Мы рассмотрим также эффект несбалансированных перестроек двух типов — делеций и дупликаций, поскольку, как будет видно, определенный класс этих перестроек может иметь серьезное эволюционное значение.

Ниже приводятся данные относительно фенотипа носителей спонтанных хромосомных мутаций, а также гомо- и гетерозигот по структурным вариантам хромосом при наличии внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма.

Делеции и дупликации

Делеции и дупликации эухроматина редко отмечаются в эволюции кариотипов млекопитающих. В качестве немногочисленных примеров можно привести псовых (Wurster-Hill, Gray, 1975) и, возможно, лемуров (Dresser, Hamilton, 1979). Крайне редки и примеры внутрипопуляционного полиморфизма по этим перестройкам. Как уже упоминалось, дупликации и делеции являются несбалансированными хромосомными аберрациями. Как присутствие лишней копии определенного хромосомного сегмента, так и в особенности отсутствие хотя бы одного из двух гомологичных участков оказывают обычно повреждающее действие на жизнеспособность и фертильность и вызывают множественные пороки развития. Этот негативный эффект тем сильнее, чем больше участок хромосомы, вовлеченный в перестройку. У человека и лабораторной мыши дупликации и делеции даже в гетерозиготном состоянии часто становятся причиной гибели эмбрионов (Therkelsen et al., 1973; Дыбан, Баранов, 1987), а в постнатальный период приводят к задержке развития (Russel et al., 1975) и тяжелой патологии и ранней гибели (Chase et al., 1983; Docherty et al., 1983).

В связи с важными в систематическом отношении признаками определенный интерес представляет случай, описанный М. Лайон и Р. Мередит (Lyon, Meredith, 1966): в потомстве лабораторных мышей, гетерозиготных по транслокации T194H, было обнаружено восемь животных с делецией центромерного участка одной из вовлеченных в транслокацию хромосом. У этих мышей наблюдались специфические изменения в строении костей черепа. Однако самки были лишь ограниченно плодовиты, а самцы бесплодны.

Уникальная толерантность к делециям и частичным моносомиям и трисомиям была обнаружена у золотистого хомячка из лабораторной колонии в Харуэлле. Даже гомозиготные по делециям в двух хромосомах животные сохраняли фертильность и нормальный фенотип (Savage et al., 1980). Хотя не все вовлеченные в перестройки участки хромосом были С-положительны, они, как правило, реплицировались в самом конце S-фазы, что дает основание считать их гетерохроматиновыми. Тогда интактность носителей этих перестроек становится понятной — потеря части гетерохроматина может не иметь вредных последствий для организма (Прокофьева-Бельговская, 1986).

Таким образом, у млекопитающих делеции и дупликации, захватывающие относительно большие участки эухроматина, оказывают обычно повреждающее действие на фенотип и эволюционно бесперспективны, так как даже в гетерозиготном состоянии резко снижают приспособленность их носителей. Однако

существует класс делеций и дупликаций, которые могут иметь эволюционное значение. Это малые делеции и дупликации, соответствующие нескольким дискам политенных хромосом двукрылых, которые не могут быть обнаружены в небольших по абсолютным размерам метафазных хромосомах млекопитающих даже при использовании самых чувствительных методов дифференциального окрашивания. У дрозофилы такие перестройки известны, они нарушают жизнеспособность и плодовитость гораздо меньше, чем дупликации и делеции большего размера, и в гетерозиготном состоянии могут действовать как доминантные мутации, меняя проявление отдельных морфологических признаков (микродупликация Bar, микроделеции Notch, Minute, Pale и т.д.). Все же в гомозиготном состоянии микроделеции у дрозофилы, как правило, летальны; гомозиготность по малым дупликациям далеко не всегда приводит к летальному исходу (Суонсон и др., 1969). Не исключено, что хромосомные микродупликации идентичны дупликациям генов, имеющим существенное эволюционное значение (Оно 1973; Dover, 1982), однако эта идентичность останется под вопросом до тех пор, пока не будет окончательно выяснено соотношение между диском (хромомерой) и геном (Бостон, Самнер, 1981).

Инверсии

Инверсии представляют собой один из основных цитогенетических механизмов преобразования генома эукариот. Если в эволюции некоторых групп преобладают парацентрические инверсии (двукрылые насекомые, многие цветковые растения), то в других таксонах доминируют перицентрические инверсии (ряд прямокрылых насекомых, млекопитающие). Так, в филогении приматов насчитывается 390 хромосомных перестроек, из которых 120 представлены перицентрическими и 22 — парацентрическими инверсиями (Dutrillaux et al., 1986). У млекопитающих широко распространен внутрипопуляционный полиморфизм по перицентрическим инверсиям (Орлов, Булатова, 1983).

У человека перицентрические инверсии могут быть связаны с бесплодием и фенотипическими аномалиями, но чаще гетерозиготные носители имеют нормальный фенотип (Kaiser, 1984; Kleczkowska et al., 1987). Нормальный фенотип имела и гетерозиготная по перицентрической инверсии в хромосоме 7 самка гиббона Hylobates moloch (Tantravahi et al., 1975).

Гетерозиготные носители парацентрических инверсий также часто, но не всегда не обнаруживают видимых фенотипических отклонений. У человека описано немало семей, многие члены которых имели в гетерозиготном состоянии парацентрическую инверсию, но аномалии фенотипа наблюдались лишь у одного из них (см.,: Schmid et al., 1986: Roberts et al., 1987).

В большинстве случаев авторы, описывающие носителей инверсий, отмечают отсутствие экзофенотипических нарушений. Однако вполне вероятно, что небольшие отклонения от нормы, не снижающие

заметным образом жизнеспособность и плодовитость, ускользают от внимания исследователей. Это относится прежде всего к количественным признакам, связь которых с кариотипом может быть выявлена лишь при анализе достаточно больших групп особей. Анализ такого рода был проведен для ряда насекомых, собранных в природных популяциях, и для белогорлой зонотрихии Zonotrichia albicollis. У зонотрихий с альтернативными вариантами инверсионной хромосомы наблюдались четкие различия в окраске оперения (Thorneycroft, 1975). У австралийского кузнечика Moraba scurra (White, Andrew, 1960: Whire et al., 1963), мухи Coleopa frigida (Butlin et al., 1982) и мошки Kiefferulus intertinctus (Martin, 1973) наблюдалось однотипное влияние парацентрических и перицентрических инверсий на вес и размеры тела. Во всех этих случаях гетерозиготные особи имели промежуточные размеры или вес по сравнению с двумя типами гомозигот. У Drosophila ananassae (Ebitani, 1971) и D.pseudoobscura (Thomson, 1971) средний вес гетерозиготных по парацентрическим инверсиям личинок и имаго был выше, чем вес гомозигот обоих типов. В случае D.ananassae и C.frigida эти различия коррелировали с различиями в темпах развития. Разницы в средних значениях размерных признаков у гетеро- и гомокариотипов перечисленных видов колебались от 10 до 30%. Эти различия получили название биометрического эффекта — термин впервые использован в такой связи Уайтом с соавт. (White, Andrew, 1960: White et al., 1963).

У млекопитающих биометрический эффект инверсионного полиморфизма почти не изучен. В качестве единственного известного мне примера можно привести лишь проведенное нами совместно с И.А. Васильевой и А.Г. Васильевым (Васильева и др., 1983), исследование размеров и пропорций тела и черепа, а также строение жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба (M^3) у гомо- и гетерозигот по перицентрической инверсии из лабораторной колонии памирской полевки Microtus juldaschi.

В кариотипе памирской полевки (основатели колонии были отловлены на побережье оз. Каракуль) аутосома №5 представлена двумя вариантами: акроцентрическим и субметацентрическим (рис. 3). Были исследованы животные стандартного трехмесячного возраста. Применение трехфакторного дисперсионного анализа позволило оценить отдельно влияние пола и сезона рождения животных и их хромосомной конституции. В лабораторной колонии резко преобладали гомозиготные по субметацентрику животные, поэтому с помощью дисперсионного анализа сравнивались морфологические характеристики лишь гомозигот этого типа (n=299) и гетерозиготных полевок (n=73). Гетерозиготные животные оказались в среднем крупнее гомозигот; достоверные различия (p<0,001—0,05) наблюдались между ними по длине тела и ступни, кондилобазальной длине черепа, длине лицевой части черепа и скуловой ширине, а также по индексу ширины межглазничного промежутка. Однако уровень различий был значительно меньше, чем в аналогичных случаях у насекомых. Так, средняя длина тела у гомозиготных по субметацентрической хромосоме пяти полевок составляла 105,8 мм, а

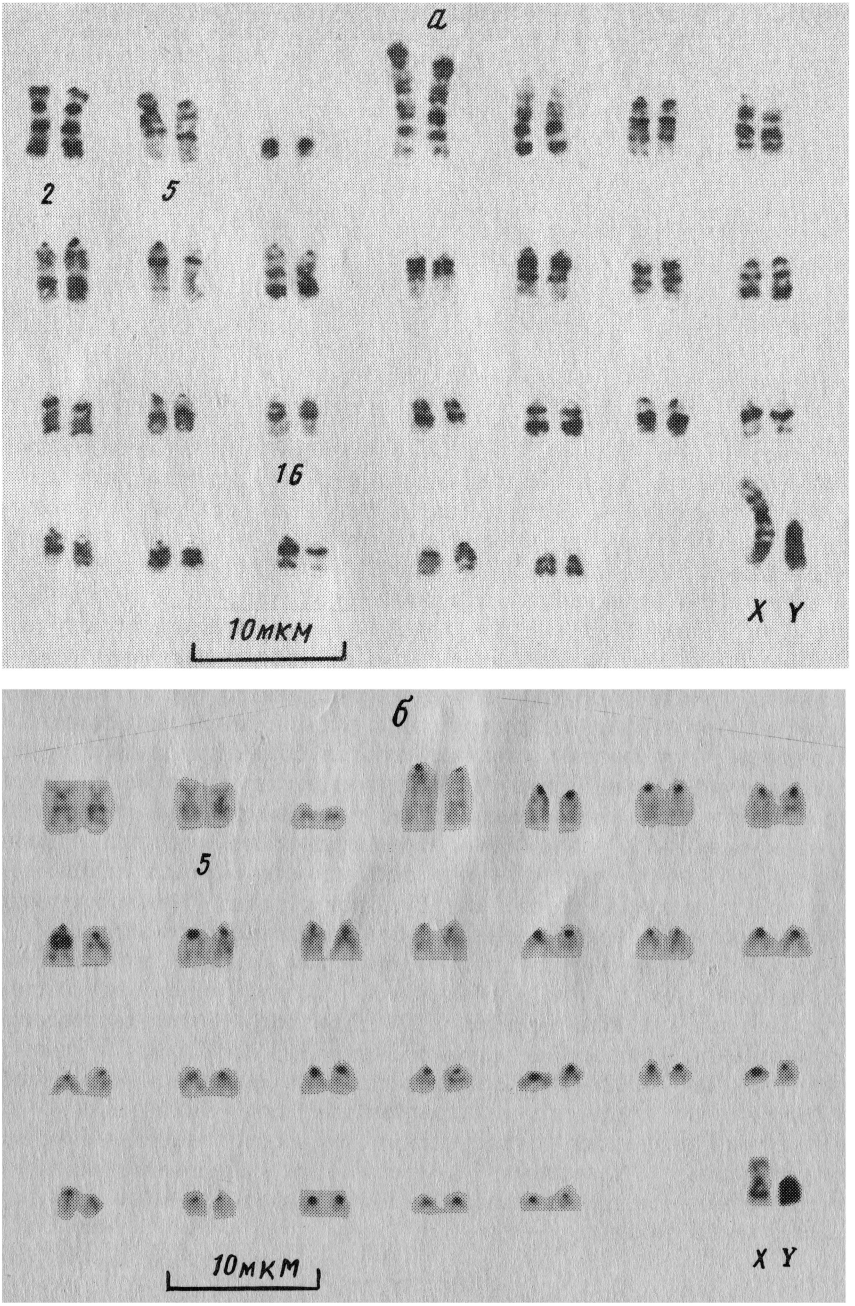


Рис. 3. Хромосомные наборы памирской полевки Microtus juldaschi

а — самец, гетерозиготный по хромосоме 5 (G-окраска); **б** — самец, гомозиготный по субметацентрическому варианту хромосомы 5 (*C*-окраска). Номер 5 присвоен гетероморфной хромосоме в соответствии со стандартным кариотипом для группы

Таблица 4

Распределение морфотипов M^3 по степени складчатости у гомозиготных и гетерозиготных по перицентрической инверсии памирских полевок

Кариотип	Число изученных зубов	Число зубов, принадлежащих к классам складчатости				Средний ранг складчатости
		1	2	3	4	
Гомозиготы	402	31 (7,7)	166 (41,3)	170 (42,3)	35 (8,7)	2,50±0,04
Гетерозиготы	132	16 (12,2)	40 (30,3)	44 (33,3)	32 (24,2)	2,70±0,08

Примечание. В скобках дана доля зубов каждого класса, %.

у гетерозигот — 104,3 мм. Среди кариотипированных трехмесячных животных было лишь девять гомозигот по акроцентрическому варианту хромосомы 5, средняя длина тела которых оказалась равной 103,7 мм. По-видимому, они не отличаются в этом отношении от гетерозиготных и гомозиготных по субметацентрику полевок.

Различия по характеру морфотипической изменчивости M^3 были выражены у памирских полевок с разной хромосомной конституцией несколько более четко. Из табл. 4 видно, что распределение зубов по классам складчатости у гомозигот по субметацентрику и гетерозигот различно (χ^2=26,4, p<0,001) в первую очередь за счет повышения частоты зубов наиболее сложного типа у гетерозиготных животных. В среднем гетерозиготы характеризуются более сложными (более складчатыми) зубами. Возможно, различия в структуре жевательной поверхности M^3 у различающихся по перицентрической инверсии полевок связаны с различиями в размерах тела, которые, в свою очередь, во многом определяются особенностями роста и развития животных, как это предполагают Смирнов с соавт. (1986) по поводу изменчивости строения коренных зубов у копытного лемминга.

Исходя из этого предположения, мы проверили наличие корреляций между кондилобазальной длиной черепа и рангом складчатости правого и левого M^3. Для этого были вычислены коэффициенты ранговой корреляции Кендалла для самцов и самок отдельно. Во всех случаях корреляция оказалась значимой; коэффициенты корреляции варьировали от -0,415 до -0,665. Полученный результат согласуется с тем обстоятельством, что у гетерозиготных животных, имеющих в среднем меньшую кондилобазальную длину, средний ранг складчатости M^3 выше, чем у гомозиготных полевок.

Транслокации

Среди всех типов транслокаций наиболее важную роль в хромосомной эволюции млекопитающих играют робертсоновские, или центрические, транслокации; тандемные транслокации также нередки. Так, у Microtinae среди хромосомных перестроек, фикси-

рованных в ходе эволюции подсемейства, робертсоновские перестройки составляют 27%, а тандемные — 14,2%. Реципрокные и нереципрокные транслокации здесь редки (менее 1%) (Modi, 1987), но в других группах (например, у приматов) их частота заметно выше. Наибольшее количество информации имеется по поводу фенотипических эффектов робертсоновских транслокаций, отрывочные данные — по поводу реципрокных и нереципрокных транслокаций, и практически отсутствуют сведения о влиянии на фенотип тандемных транслокаций.

Обычно исследователи сообщают, что экзофенотип особей с робертсоновскими перестройками не обнаруживает отклонений от нормы. К такому выводу пришли, в частности, авторы обзора по влиянию хромосомного полиморфизма на фенотип человека (Freye, Thomas, 1983).Среди 26 гомо- и гетерозиготных по центрическому слиянию собак у двух была обнаружена паховая грыжа, но причиной заболевания могло быть близкое родство родителей; остальные звери имели нормальный фенотип. Остается спорным существование у собак взаимосвязи между гетерозиготностью по центрическому слиянию и лейкемией и некоторыми другими аномалиями фенотипа (Larsen et al., 1979). Густавсон (Gustavsson, 1969) не нашел различий в размерах тела, окраске, удойности и проценте жира у коров и быков, гетерозиготных по центрическому слиянию 1/29, и животных с нормальным кариотипом. Однако, как отмечает автор, было исследовано небольшое количество животных (43) и к тому же они (особенно быки) подвергались предварительному жесткому отбору. В то же время описана голштинская корова, гетерозиготная по слиянию 1/28, имевшая необычные пропорции тела и аномалии в поведении (Ellsworth et al., 1979). Гропп (Gropp, 1982), обобщая большой материал по робертсоновским транслокациям у лабораторных мышей, отметил сохранение у них нормального фенотипа. Также обстоит дело у лабораторных крыс, несущих реципрокную транслокацию в гетерозиготном состоянии (Yosida, 1980a).

Известны различия в поведении (способность к экстраполяции) между лабораторными мышами с робертсоновскими метацентриками и мышами с нормальным кариотипом (Крушинский и др., 1976). У лабораторных мышей, гетерозиготных по реципрокным транслокациям, также наблюдаются отклонения в поведении — они менее способны к обучению и более агрессивны, чем животные со стандартным кариотипом (Schröder, Bornhausen, 1987).

Единственным известным нам примером существования связи между робертсоновским полиморфизмом и метрическими признаками у диких грызунов является случай Akodon molinae. В лабораторной колонии этого хомячка гомозиготы по акроцентрикам имели достоверно меньший вес тела, чем гетерозиготы и гомозиготные по метацентрику особи (Merani et al., 1982).

Влияние транслокаций разного типа на репродуктивный потенциал гетерозиготных и гомозиготных носителей обсуждались в гл. III, поэтому здесь мы не будем возвращаться к этому вопросу.

Изменения количества структурного гетерохроматина в геноме

Фенотипические эффекты, связанные с вариациями в количестве гетерохроматина, наиболее подробно исследованы у человека. В некоторых случаях обнаружены различия в частотах размерных вариантов С-блоков в хромосомах 1, 9 и 16 у здоровых людей и лиц с серьезными фенотипическими дефектами (Дерягин, 1981), умственной отсталостью (Подугольникова и др., 1984) и нарушениями репродуктивных функций (Цветкова, 1981; Rodriguez, Abrisqueta, 1985), однако другие авторы не находили разниц в количестве гетерохроматина у нормальных и больных людей (см., напр.: Brown et al., 1980). Вместе с тем В.Н. Микельсаар и соавт. (1981) обнаружили достоверные различия в росте между здоровыми людьми, гомо- и гетерозиготными по размеру блока С-гетерохроматина в хромосоме 9. Корреляция между ростом мужчин и длиной гетерохроматинового сегмента q12Y-хромосомы наблюдались в Японии (Yamada, 1985). В то же время подобная корреляция отсутствовала у мексиканских студентов (Armendares et al., 1983). Однако у последних была обнаружена достоверная корреляция между длиной гетерохроматинового сегмента Yq12 и отношением длины верхней части тела к нижней. Возможно, с увеличением количества гетерохроматина (хотя бы отчасти) связан более высокий в среднем рост мужчин XYY по сравнению с мужчинами XY (Jacobs et al., 1964).

Четким фенотипическим эффектом обладают В-хромосомы, чаще всего состоящие из гетерохроматина (Müntzing, 1974; Jones, 1975). Этот эффект изучен в основном у растений и насекомых и проявляется обычно в изменениях показателей роста, развития и плодовитости при вариациях числа В-хромосом. Как правило, увеличение числа В-хромосом ведет к задержке роста и развития и понижению фертильности, в то время как при малом числе В-хромосом в геноме возможен даже некоторый стимулирующий эффект (Müntzing, 1963; Nur, 1966; Harvey, Hewitt, 1979).

Среди млекопитающих с В-хромосомами лишь у лисы была обнаружена связь между поведенческими характеристиками и изменчивостью числа В-хромосом (Беляев, и др., 1979), а также положительная корреляция веса самцов с числом В-хромосом (Ellenton, Basrur, 1982). У западного хомячка Reithrodontomys megalotis Шеллхаммер (Shellhammer, 1969) выявил достоверную корреляцию между числом В-хромосом и одним из 15 изученных экстерьерных и краниометрических показателей (длина рострума). Однако автор считает этот результат случайным, поскольку в других популяциях этого вида такая корреляция отсутствовала.

У копытного лемминга Dicrostonyx torquatus нами была исследована связь между изменчивостью числа В-хромосом и конституцией половых хромосом, с одной стороны, и вариабельностью морфологических признаков — с другой.

Копытный лемминг обладает уникальной системой определения пола, благодаря которой около трети всех самок имеет мужскую конституцию половых хромосом XY (Gileva, Chebotar, 1979). Кроме того, кариотипы D.t.torquatus и D.t.chionopaes содержат малые С-гетерохроматиновые В-хромосомы. Для 1267 трехмесячных животных, родившихся в виварии, была оценена связь между цитогенетическими и морфологическими характеристиками.

У обоих подвидов были исследованы размеры и пропорции черепа, а у D.t.chionopaes еще и экстерьерные показатели. Далее (если нет специальной оговорки) будут обсуждаться лишь достоверные различия. Череп самок XY обоих подвидов оказался в среднем крупнее, чем у самок с двумя X-хромосомами, однако различия составляли лишь 1—2,4% от большего из сравниваемых значений признака. Так, средняя кондилобазальная длина черепа у самок XY D.t.torquatus равна 29,3 мм, а у самок XX этого подвида — 28,7 мм. Те же показатели для D.t.chionopaes составляют 29,6 и 28,8 мм. Поскольку, как и следовало ожидать, размеры черепа копытного лемминга коррелируют с размерами тела (коэффициент корреляции равен 0,71), наблюдается тенденция к увеличению длины тела у самок XY (119,7 мм) по сравнению с самками XX (118,1 мм), однако эти различия статистически недостоверны.

Более четко выражены размерные различия у животных с различным числом В-хромосом. Так, у D.t.chionopaes размеры тела и черепа изменяются по мере возрастания числа В-хромосом следующим образом:

	1—2B	3B	4B	5B	6—8B
Длина тела, в мм	121,0	117,0	117,4	115,9	118,6
Кондилобазальная длина черепа, мм	29,48	29,10	29,10	28,65	29,11

Достоверные различия наблюдаются лишь между животными с одной-двумя В-хромосомами и пятью В-хромосомами. В случае D.t.torquatus кондилобазальная длина черепа в среднем меньше у животных с пятью-семью хромосомами (28,10 мм), чем у зверьков, имеющих ноль-четыре В-хромосомы (28,52 мм).

Таким образом, установлено существование связи между изменчивостью ряда морфологических признаков и хромосомной вариабельностью у копытного лемминга, но было бы преждевременным утверждать, что эта связь носит причинный характер. Причиной наблюдаемых между разнохромосомными животными различий по морфологическим признакам может быть неоднородность сравниваемых групп. Некоторые источники неоднородности были устранены или учтены при сборе и анализе виварного материала — возраст, пол, сезонные вариации в условиях содержания, сезонная биологическая ритмика. Однако некоторые факторы, которые могут оказывать влияние на размеры тела,

остались неучтенными. Это в первую очередь генетическая неоднородность, затем возможные эффекты возраста и физиологического состояния родителей, численности помета, внутрисезонных колебаний условий содержания.

Возможное влияние последних четырех факторов можно элиминировать, если сравнить разнохромосомных животных, принадлежащих к одному помету. Генетические различия при таком подходе будут иметь место, но в значительно меньшей степени, чем при объединении материала по потомству, полученному от разных родителей. С помощью парного критерия t была оценена достоверность различий по длине тела и кондилобазальной длине черепа между трехмесячными самками XX и XY D.t.chionopaes, принадлежащими к одному помету и имеющими одинаковое число B-хромосом. Были получены следующие результаты:

	Самки XY	Самки XX	n	t	p
Средняя длина тела, мм	116,9	112,7	22	2,44	<0,025
Средняя кондилобазальная длина черепа, мм	29,20	28,28	14	2,88	<0,02

Таким образом, повышение однородности сравниваемых групп позволило более четко выявить морфологические разницы между самками с одной и с двумя X-хромосомами. Теперь есть серьезные основания считать, что причиной этих разниц являются именно различия в конституции половых хромосом, так как в противном случае пришлось бы предполагать, что имеется некий фактор, от которого в определенной степени зависят как хромосомная конституция, так и проявление количественных признаков. Исходя из общепринятых представлений об организации и функционировании генома эукариот существование такого фактора следует считать маловероятным. Нужно, однако, уточнить, что, говоря о различиях в конституции половых хромосом, мы имеем в виду не только отсутствие одной дозы X-хроматина у самок XY копытного лемминга по сравнению с самками XX, но и наличие у них по крайней мере одного X-сцепленного генетического фактора, детерминирующего их дифференциацию по женскому типу, несмотря на присутствие в их геноме мужского детерминанта. Нельзя исключить, что именно специфика онтогенеза самок XY, определяемая взаимодействием X-сцепленной мутации и маскулинизирующего фактора, ответственна за увеличение размеров их тела по сравнению с самками с двумя X-хромосомами.

Из-за недостатка материала не представляется возможным проанализировать с помощью парного критерия t связь между размерами тела и черепа и числом B-хромосом у копытного лемминга. Напомним, что достоверные различия по размерным признакам наблюдались между зверьками с минимальным и максимальным числом B-хромосом, а такие животные встречаются в одной семье очень редко. Поэтому нельзя полностью исключить, что наблюдавшиеся у обоих подвидов копытного лемминга морфологические различия носителей большого и малого числа B-

хромосом связаны не с влиянием количества В-гетерохроматина, а с генотипическими разницами между животными, принадлежащими к разным семьям. В этом случае придется предположить, что существует связь между трансмиссией В-хромосом и наследованием генетических факторов, контролирующих исследованные краниологические и экстерьерные признаки. Механизм такой связи представить трудно; в пользу прямого влияния В-хромосом свидетельствует сходный характер зависимости между числом В-хромосом и размерами тела и черепа у зверьков из двух независимых лабораторных колоний. Меньшая выраженность эффекта у D.t.torquatus может быть связана с тем, что у этого подвида В-хромосомы в среднем мельче, и, следовательно, количество добавочного гетерохроматина меньше, чем у D.t.chionopaes. Нужно также напомнить, что у целого ряда растений и насекомых наблюдался фенотипический эффект В-хромосом такого же типа, как у копытного лемминга. Воспроизводимость феномена у столь отдаленных в систематическом отношении организмов, как растения, насекомые и млекопитающие, свидетельствуют в пользу существования причинной связи между изменчивостью количества В-хромосом и ряда морфологических признаков.

О возможных механизмах фенотипического эффекта хромосомных перестроек

Из изложенного следует, что для хромосомных перестроек характерны два основных типа фенотипических эффектов. Несбалансированные перестройки (дупликации, делеции, трисомии), а изредка и сбалансированные (инверсии, транслокации) вызывают сильные нарушения морфогенеза (вплоть до множественных уродств) и плодовитости. Разумно полагать, что перестройки с такими эффектами не имеют эволюционного значения. Сбалансированные хромосомные перестройки и изменения количества гетерохроматина либо, по утверждению авторов многих исследований, не оказывают влияния на фенотип, либо имеют слабое действие, не повреждая заметным образом жизнеспособность и плодовитость их носителей. Следует отметить, что к выводам об отсутствии какого бы то ни было эффекта нужно относиться осторожно: обычно у носителей хромосомных перестроек количественно изучается лишь ничтожная доля фенотипических признаков, остальные же характеристики оцениваются визуально и во многом интуитивно. Выявлению слабых эффектов может препятствовать и небольшой размер выборок, неизбежный при изучении спонтанных мутаций, а в случае млекопитающих и при изучении хромосомного полиморфизма в природных популяциях. Именно в тех случаях, когда удавалось исследовать сотни (а у насекомых тысячи) особей, и были обнаружены связи между хромосомными перестройками и такими характеристиками, как размеры и вес организмов, а также поведенческими характеристиками.

Обращает на себя внимание неспецифический характер

фенотипических эффектов перестроек: они сходны для аберраций разного типа и у весьма отдаленных в систематическом отношении организмов. И инверсии, и транслокации робертсоновского типа, и вариации в количестве гетерохроматина (как А-, так и В-хромосомного) связаны с изменениями размеров тела не только у млекопитающих разных отрядов (грызунов, копытных, хищных и приматов), но и у двукрылых и прямокрылых насекомых, а в случае В-хромосом и у растений. Модификация поведенческих характеристик у носителей различных хромосомных перестроек также наблюдается у представителей нескольких отрядов млекопитающих (грызунов, хищных, копытных).

Интересно, что неспецифические фенотипические эффекты известны и для несбалансированных хромосомных аномалий: у человека и лабораторных животных перестройки, затрагивающие разные хромосомы наряду со специфической патологией, вызывают и неспецифические изменения — задержку роста и развития, умственную отсталость, аберрации поведения.

Следует отметить, что если мощное воздействие на фенотип несбалансированных хромосомных аберраций очевидно, то причинный характер связи между сбалансированными перестройками хромосом и изменчивостью количественных признаков (т.е. биометрический эффект) вызывает у некоторых исследователей сомнения. Они зачастую ограничиваются констатацией морфологических различий между носителями хромосомных перестроек или осторожно называют связь между цитогенетической и фенотипической изменчивостью коррелятивной, допуская существование некоего третьего фактора, являющегося причиной согласованных изменений кариотипа и экзофенотипа и создающего тем самым ложное впечатление наличия причинной связи между этими изменениями. Поскольку кариотип особи зависит только от хромосомных наборов соответствующих родительских гамет, в качестве такого фактора может, скорее всего, выступать неслучайная сегрегация полиморфных хромосом и тех локусов, которые контролируют количественные признаки. Такую возможность нельзя исключить, но трудно предположить, чтобы она постоянно реализовалась у удаленных в систематическом отношении видов и в случае хромосомных перестроек различного типа.

В предыдущем разделе шла речь о том, что определенный вклад в оценки фенотипических различий между группами особей с варьирующим кариотипом может вносить неоднородность групп по каким-либо показателям, оказывающим влияние на фенотипическое разнообразие, особенно если не применены специальные методы организации и анализа материала, направленные на уменьшение его неоднородности. Все же представляется маловероятным, чтобы неоднородность материала могла обусловить сходную зависимость между размерами тела и различными изменениями хромосомных наборов у широкого круга живых организмов от растений до млекопитающих. Неспецифичность и повторяемость этого эффекта являются наиболее убедительным доказательством прямого влияния хромосомной конституции на фенотип.

Генетические механизмы такого влияния можно представить себе лишь в самых общих чертах — в соответствии со степенью конкретизации, достигнутой генетикой количественных признаков. Считается общепринятым, что размеры тела, как и другие количественные признаки, связанные с ростом и развитием, находятся под контролем многих (может быть, десятков и сотен) генов, расположенных в разных хромосомах (Falconer,1981). По-видимому, с формальной точки зрения генетический контроль поведения осуществляется сходным образом (Бродхерст, 1975), и именно поэтому хромосомные перестройки оказывают неспецифическое влияние и на поведенческие характеристики.

Отсюда неспецифические эффекты хромосомных перестроек можно объяснить двояким образом. Прежде всего нельзя полностью исключить, что гены, контролирующие рост и развитие, столь многочисленны, что их затрагивает любая хромосомная перестройка. Однако в свете современных представлений об организации генома такая ситуация кажется маловероятной. Гораздо более реальной представляется другая возможность.

Известно, что экспрессия гена зависит от генетического бэкграунда, т.е. от генома в целом. Одной из важных характеристик генома, имеющих отношение к генной экспрессии, является взаимное расположение генов. Влияние изменения генных порядков и относительной локализации эухроматина и гетерохроматина было показано как на организменном (эффект положения), так и на молекулярном уровне. Поэтому можно ожидать, что все или по крайней мере многие хромосомные перестройки, которые с неизбежностью меняют архитектонику генома, должны в той или иной мере оказывать влияние на формирование экзофенотипа (Jones, 1979; Bostok, 1984; Coates, Smith, 1984; Heslop-Harrison, Bennett, 1984) в ходе онтогенеза.

Нужно напомнить, что размеры тела, которые в первую очередь обнаруживают связь с хромосомной конституцией, являются одной из наиболее интегральных биологических характеристик и теснейшим образом взаимосвязаны с формой организмов (Шмальгаузен, 1935), эколого-физиологическими адаптациями (Шмидт-Ниельсен, 1987), продолжительностью поколений (Simpson, 1944), поведенческими особенностями (Butlin et al., 1982) и т.д., а также представляют собой важнейшую переменную в истории многих эволюционных трендов. Поэтому не исключено, что хромосомные перестройки могут обладать достаточно широким фенотипическим эффектом, не исчерпывающимся влиянием на размеры тела.

Сейчас не представляется возможным оценить, насколько широко распространен неспецифический биометрический эффект хромосомной изменчивости. Пока складывается впечатление, что он имеет место практически у всех изученных в этом отношении видов животных при условии, что исследуются достаточно большие выборки, поскольку различия между особями с разной хромосомной конституцией обычно невелики. Однако известно, что некоторые исследователи склонны считать "неинтересными" те случаи, когда различия между сравниваемыми группами (в данном случае — носи-

телями разных хромосомных вариантов) не обнаруживаются, и оставляют такие данные неопубликованными. Для обоснованного заключения о том, насколько универсален фенотипический эффект хромосомных перестроек, нужно значительно расширить круг изучаемых объектов. Только тогда можно будет с определенной степенью уверенности судить об эволюционном значении таких эффектов. Напомним, что авторами всех цитированных работ исследовались эффекты одной хромосомной перестройки. Они, как правило, невелики — различия между особями с разной хромосомной конституцией измеряются несколькими процентами, редко более чем 10%, от наименьшего значения признака. Эти различия укладываются в пределы обычной внутрипопуляционной вариабельности количественных экзофенотипических признаков, и их значение для эволюционной трансформации фенотипа кажется сомнительным. Нужно, однако, вспомнить в этой связи явление кариотипической ортоселекции (White, 1973) — наблюдаемую во многих филогенетических трендах тенденцию к аккумуляции перестроек одного и того же типа. Примером может служить уже не раз упомянутое преобладание в хромосомной филогении рода Drosophila парацентрических инверсий, а также преимущественная фиксация перицентрических инверсий у Trimerotropic, тандемных и робертсоновских транслокаций у Sorex, робертсоновских слияний у Mus musculus и Ellobius talpinus, изменений количества структурного гетерохроматина у китообразных и т.д. Если однотипные перестройки обладают сходным фенотипическим эффектом, их аккумуляция может вести к значительным сдвигам в экспрессии генома и заметной трансформации морфологических признаков. С другой стороны, если эффекты хромосомных перестроек одного типа будут противоположно направлены, их фиксация приведет к кажущемуся отсутствию взаимосвязи между хромосомной и морфологической изменчивостью. Обе возможности можно проверить, рассмотрев соотношение между этими двумя факторами изменчивости у хромосомных рас, подвидов и близких видов, различающихся по разному числу хромосомных перестроек.

СООТНОШЕНИЕ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ВНУТРИВИДОВОМ УРОВНЕ

В настоящем разделе представлен обзор данных, позволяющих сопоставить уровни хромосомной и морфологической дифференциации внутривидовых (изредка — внутринадвидовых) групп млекопитающих. При рассмотрении этих данных было необходимо учесть некоторые обстоятельства методологического характера, прежде всего трудности, возникающие при сопоставлении различных классификаций.

Неполное соответствие классификаций одних и тех же организмов по разным группам морфологических признаков является отражением объективно существующих эволюционных феноменов, прежде

всего явления мозаичной эволюции (De Beer, 1954; Майр, 1971), и может быть продемонстрировано на примере количественных оценок, полученных в рамках численной таксономии. Так, из 35 коэффициентов матричной корреляции, приведенных П.Снитом и Р.Сокэлом (Sneath, Sokal, 1973) для разных наборов признаков в девяти группах животных, лишь 17 были в пределах 0,60—0,85 и 12 варьировали от 0,20 до 0,37. Усовершенствование математических методов классифицирования и сравнения классификаций в течение последних 10 лет лишь подтвердили инконгруэнтность классификаций, основанных на разных наборах признаков. В 1983 г. А.Ролф и соавт. писали: "Из результатов настоящей работы можно сделать обескураживающий вывод, что (если эти данные репрезентативны) ни один из двух исследованных методов классифицирования не дает классификаций, которые бы обнаруживали хотя бы умеренную степень устойчивости по отношению к эффекту выбора разных групп признаков" (Rohlf et al., 1983).

Отсюда ясно, что, объединяя материал по отдельным группам млекопитающих для сопоставления морфологической и хромосомной дифференциации, нужно рассматривать в каждом случае один и тот же набор морфологических (а возможно, и цитогенетических) признаков, в противном случае для разных групп животных можно получить противоречивые результаты именно по этой причине. Использованные нами данные в общем отвечают такому требованию. У подавляющего большинства форм сравнивались традиционные признаки, важные в таксономическом отношении, — размеры и пропорции тела и черепа, строение жевательной поверхности зубов, окраска и реже форма бакулюма и головок сперматозоидов. В некоторых случаях доказательством существования морфологических различий между сравниваемыми формами послужил их видовой или подвидовой статус, который обычно определяется значениями тех же признаков.

Наиболее сложным остается вопрос о способах сопоставления морфологической и цитогенетической дивергенции, поскольку прямое их сопоставление невозможно из-за отсутствия единой шкалы измерения хромосомных и морфологических различий. В поисках количественного подхода к этой проблеме естественно обратиться к численной таксономии, в центре внимания которой находятся проблемы именно такого рода — получение и сравнение классификаций. Численная таксономия располагает многочисленными формальными методами для выполнения этих операций, достоинства и недостатки таких методов обсуждались многократно, особенно в связи с морфологическими классификациями (Майр, 1971; Sneath, Sokal, 1973; Wiley, 1981). К числу их несомненных достоинств прежде всего относится возможность количественного сравнения и статистического оценивания разных классификаций. Остановимся кратко на возможностях применения фенетических и кладистских методов для построения классификаций по цитогенетическим признакам.

Фенетический подход здесь мало пригоден из-за малого количества доступных для анализа признаков — помимо $2n$ и NF практически

можно использовать лишь характер дифференциального окрашивания хромосом четырьмя-пятью методами, которые редко применяются одновременно по отношению к одному и тому же объекту. В то же время известно, что для получения устойчивой фенетической классификации нужны десятки (50—100) признаков (Sneath, Sokal, 1973). Поэтому для построения цитогенетических классификаций разумнее пользоваться кладистским подходом, но и он обладает рядом недостатков, существенных в связи с рассматриваемой нами задачей.

Как упоминалось, отсутствие палеоцитогенетического материала и обратимость некоторых структурных преобразований хромосом (например, слияния — диссоциации) делает затруднительной реконструкцию, приведших к формированию кариотипов современных организмов. Поэтому определение примитивного кариотипа и положения точек ветвления при построении кладограммы требует некоторых допущений, которые носят во многом субъективный характер, либо в определенной степени основываются на данных, полученных палеонтологами и таксономистами-морфологами. Построенная таким образом кладограмма содержит не только цитогенетическую информацию. Ее сравнение с морфологической классификацией носит отчасти тавтологический характер. Эвристическая ценность кладистского подхода снижается и тем обстоятельством, что, руководствуясь обычно применяемым кладистами принципом наибольшей парсимонии (экономии), т.е. конструируя филогенетические деревья минимальной длины, чаще всего получают не единственное дерево, а целый их набор и наиболее соответствующим реальности снова считают то дерево, которое лучше всего согласуется с традиционной морфологической классификацией.

Трудности, возникающие при попытках сопоставления морфологических и цитогенетических классификаций, полученных кладистскими методами, могут быть проиллюстрированы на примере недавней дискуссии по поводу филогении американских рукокрылых подсемейства Glossophaginae. Эта дискуссия продемонстрировала, как, используя равные (примерно в равной степени мотивированные) исходные посылки, на основе одних и тех же данных можно получить принципиально различные классификации (Griffits, 1983; Haiduk, Baker, 1982; Hood, Smith, 1982; Warner, 1983).

Таким образом, приходится с сожалением констатировать, что результаты, полученные с помощью количественного сравнения классификаций, вряд ли обладают большими преимуществами перед качественными оценками степени соответствия между хромосомной и морфологической дивергенцией одних и тех же форм, которые исследователи дают, опираясь на свой опыт, здравый смысл и профессиональную интуицию. На основании достаточного большого числа таких оценок можно, хотя бы в первом приближении, получить представление о том, как соотносятся морфологическая и хромосомная дифференциация у млекопитающих на ранних стадиях эволюционного процесса.

В табл. 5 приведены данные по 48 группам популяций, подвидов и форм с неясным таксономическим статусом (подвид? полувид? вид?), относительно которых нет общепринятой терминологии. Здесь по отношению к ним использован термин "надвид". В предпоследней графе таблицы дана качественная оценка соответствия хромосомной и морфологической дивергенции, в большинстве случаев принадлежащая авторам цитируемых работ. Лишь в тех случаях, когда в оригинальной работе вывод по этому поводу отсутствовал, но представленный материал давал возможность сделать такой вывод однозначно (например, если по одной из сравниваемых систем признаков различия наблюдались, а по другой полностью отсутствовали), оценка соответствия была дана нами. Для того чтобы избежать тенденциозности в подборе материала, мы включили в рассмотрение и те группы животных, по которым нельзя сделать однозначного вывода о степени соответствия хромосомной и морфологической диверсификации; в этих случаях в последней графе стоит вопросительный знак. Если внутри вида или надвида наблюдалась заметная дифференциация как по цитогенетическим, так и по морфологическим признакам, но ранжирование форм по хромосомным и экзофенотипическим показателям давало разные результаты, делался вывод об отсутствии соответствия между хромосомной и морфологической изменчивостью.

В связи с проблемой оценивания степени соответствия следует напомнить, что различиям по средним значениям морфологических признаков обычно придается больший вес, чем разницам, выявляемым только с помощью многомерного анализа; известно, что с помощью методов многомерной статистики можно дискриминировать группы даже в тех случаях, когда различия в средних значениях отдельных переменных недостоверны.

Переходя к обсуждению данных, приведенных в табл. 6, надо прежде всего признать, что, хотя мы стремились максимально использовать литературные источники, число рассмотренных групп невелико и выводы, сделанные на основании этого материала, могут носить лишь предварительный характер.

Прежде всего можно заключить, что на ранних стадиях эволюционной дивергенции хромосомная и морфологическая дифференциация часто (но не всегда) сопутствуют друг другу. В большинстве случаев разнохромосомные формы различаются по важным в таксономическом отношении морфологическим признакам, если не по их средним значениям, то по обобщенным показателям, полученным с помощью многомерного анализа. Лишь в трех случаях — у луговых собачек (№4, см. табл. 6), хромосомных рас *E*, *F* и *G* гофера Geomys bursarius (№8) и кузнечикового хомячка Onychomys torridus (№27) — даже многомерный анализ не выявил морфологических различий. Если такой анализ не проводился, отсутствие различий по средним значениям признаков еще не является доказательством морфологической идентичности сравниваемых форм, хотя и свидетельствует о их близости. В тех случаях, когда отличающиеся по 9—20 перестройкам хромосомные расы обнаруживают морфологические разницы

Таблица 5

Хромосомная и морфологическая изменчивость у близких форм млекопитающих

№	Вид, подвид	Хромосомная изменчивость	Морфологическая изменчивость	Оценка соответствия 1 и 2	Источник
1	2	3	4	5	6
			Chiroptera		
1	Macrotus waterhousi	Северная раса: $2n$=40, NF_A=60; Южная раса: $2n$=46, NF_A=60	По краниометрическим признакам расы различаются как по средним значениям, так и при помощи канонического анализа	+	Nelson-Rees et al., 1968; Davis, Baker, 1974
2	Uroderma bilobatum	U.d.bilobatum, U.b.trinitatum: $2n$=42, NF_A=50; U.b.davisi: $2n$=44, NF_A=48; U.b.molaris, U.b.convexum: $2n$=38, NF_A=44	Цитотипы различаются по средним значениям некоторых экстерьерных и краниометрических признаков и по обобщенным показателям расстояний, которые больше между цитотипами, чем между подвидами с одинаковым кариотипом	?	Baker et al., 1972
			Primates		
3	Galago crassicaudatus monteiri, G.c.garnetti	Подвиды различаются семью перицентрическими инверсиями	На основании морфологии garnetti должен быть выделен в самостоятельный вид	+	Poorman, 1982
			Rodentia		
4	Cynomys leucurus, C.gunnisoni	C.leucurus: $2n$=48—50, NF_A= 92—96; C.gunnisoni: $2n$=40, NF_A=70	Для обоих видов характерна географическая изменчивость экстерьерных и краниологических признаков и окраски, пределы которой перекрываются, в том числе и при использовании многомерных методов	–	Pizzimenti, 1976*a*, *b*
5	Geomys bursarius	У 20 подвидов $2n$=70-74, NF_A= 68—74; У G.b.lutescens $2n$=72, NF=70—98	Широкая морфологическая изменчивость внутри одного цитотипа и широкая хромосомная изменчивость внутри одного подвида	–	Hart, 1978; Penny, Zimmerman, 1976

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
			Rodentia		
6	Geomys bursarius, расы *D*, *E*	*D*: $2n$=72, NF_A=70; *E*: $2n$=74, NF_A=72	Четкие различия по размерам тела	+	Bohlin, Zimmerman, 1982
7	G.bursarius, расы *B*, *C*	B: $2n$=70, NF_A=70; C: $2n$= 70—72, NF_A=72	Достоверные различия по размерам тела и черепа	+	Pembleton, Baker, 1978
8	G.bursarius, *E*, *F*, *G*	*E*: $2n$=74, NF_A=72; *F*: $2n$=70, NF_A=74; *G*: $2n$=70, NF_A=72	Расы не различаются по краниометрическим признакам даже с помощью многомерного анализа	–	Tucker, Schmidly, 1981
9	Thomomys bottae	В 37 изученных популяциях от 76 до 78; число двуплечих хромосом от 0 до 38	Широкая морфологическая изменчивость внутри одного цитотипа и широкая хромосомная изменчивость внутри одного подвида	–	Patton, Dingman, 1970; Patton, Sherwood, 1982; Patton et al., 1979
10	T.b.actuosus, T.b.ruidosae	$2n$=76; у ruidosae все хромосомы двуплечие, у actuosus от 28 до 34 акроцентриков	Подвиды различаются по краниологическим и экстерьерным признакам с помощью дискриминантного анализа; по окраске наблюдается трансгрессия	–	Patton et al., 1979
11	T.b.actuosus, T.b.cultellus, T.b.rubidus, T.b.intermatus	На протяжении 500 км $2n$ клинально изменяется от 76 до 88 за счет малых С-гетерохроматиновых хромосом	Корреляция хромосомной изменчивости с показателями окраски и C_v экстерьерных и краниологических признаков, но не со средними значениями признаков, в том числе в многомерном пространстве	–	Hafner et al., 1983
12	Thomomys umbrinus	Межпопуляционная изменчивость $2n$ от 76 до 78, числа акроцентриков от 0 до 54	По мнению авторов, номинальные подвиды не соответствуют группам, выделяемым на основании цитогенетических характеристик	–	Patton, Feder, 1978; Patton, Sherwood, 1982
13	Thomomys talpoides	У 15 хромосомных рас $2n$= 40—60, NF=70—82	Номинальные подвиды лишь частично совпадают с хромосомными расами	?	Thaeler, 1968, 1980

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
			Rodentia		
14	Pappogeomys castanops	Северная раса: $2n$=46, NF=86 Южная раса: $2n$=42, NF=78	Интенсивная межпопуляционная изменчивость краниологических и экстерьерных признаков не согласована с хромосомной	–	Berry, Baker, 1972; Honeycutt, Williams, 1982
15	Perognathus penicillatus: *A, B, C*	*A*: $2n$=46, NF=48; *B*: $2n$=46, NF=56; *C*: $2n$=46, NF=54	Границы подвидов совпадают с границами хромосомных рас	+	Patton, 1969a; Patton et al., 1981
16	Perognathus pernik	P.p.rostratus: $2n$=52; P.p.pernix: $2n$=36—38	По мнению авторов, хромосомные разницы столь велики, что расам надо придать видовой ранг, а по морфологическим признакам выделяются лишь подвиды	–	Patton et al., 1981
17	Perognathus goldmani	У шести хромосомных рас $2n$=50—56, NF=54—56	Между расами есть различия по средним размерам тела и черепа	?	Patton, 1969b; Straney, Patton, 1980
18	Dipodomys microps occidentalis	В парке Джошуа-Три $2n$=60, NF=90, в остальных популяциях $2n$=60, NF=116	Размеры черепа и строение черепа у хромосомных рас идентичны	–	Csuti, 1979
19	Dipodomys heermani	В Южной Калифорнии $2n$=64, NF=90—94; в Северной Калифорнии $2n$=52, NF=96	У южнокалифорнийских животных на задней конечности 5 пальцев, у северокалифорнийских — 4 пальца	+	Patton et al., 1976; Fashing, 1973
20	Dipodomys agilis	Северная раса: $2n$=62, NF_A=110; Южная раса: $2n$=60, NF_A=116	Дискриминантный анализ позволяет идентифицировать по морфологическим признакам принадлежность к хромосомным расам лишь 87% самцов и 91% самок. Морфологическая изменчивость, связанная с широтным градиентом, перекрывает различия между хромосомными расами	–	Best et al., 1986

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
			Rodentia		
21	Комплекс Oryzomys capito	2 хромосомные расы: *A* — 2*n*=34, NF_A=52—54; *B*— 2*n*=52—54, NF_A= =64	Очень сходны по внешней морфологии, но детальное изучение позволяет обнаружить разницы между хромосомными расами в некоторых деталях окраски, а также строения черепа и зубов	–	Perez-Zapata et al., 1986
22	Peromyscus maniculatus	У 15 подвидов 2*n*=48, число двуплечих хромосом от 16 до 42	Размеры тела и окраска меха сильно варьируют, но вне связи с хромосомной изменчивостью	–	Bradshaw, Hsu, 1972
23	P.m.santacruzae, P.m.gambelli	Кариотипы идентичны	Достоверные различия по средним размерам тела	–	Mewald, Morejohn, 1977
24	P.m.ozarkianum, P.m.pallescens, P.m.luteus	У всех 2*n*=48, *NF*=80—82	Обобщенные показатели дистанций по краниологическим и экстерьерным признакам не соответствуют цитогенетическим расстояниям	–	Caire, Zimmerman, 1975
25	Peromyscus leucopus	2 хромосомные расы различаются тремя перицентрическими инверсиями	По экстерьерным и краниологическим показателям выделяются 2 подвида, границы которых не совпадают с границами хромосомных рас	–	Baker et al., 1983
26	Peromyscus pectoralis	У трех подвидов кариотипы идентичны	Между подвидами наблюдаются существенные морфологические различия	–	Zimmerman et al., 1978; Kilpatrik, Zimmerman, 1976
27	Onychomys torridus	O.t.torridus: 2*n*=48, NF_A=74; O.t.arenicola: 2*n*=48, NF_A=72	Даже с помощью многомерного анализа морфологических признаков подвиды не дискриминируются полностью	–	Hinsley, 1979
28	2 вида Zygodontomys	Z.microtinus: 2*n*=84, NF_A= 84-86; Z.reigi: 2*n*=70, NF_A=94	По краниологическим и одонтологическим признакам очень близки	–	Tranier, 1976

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
			Rodentia		
29	Группа Neotoma floridana	N.albigula: 2*n*=52, *NF*=60; N.micropus: 2*n*=52, *NF*= 56—58; N.floridana: 2*n*=52, *NF*=58	По экстерьерным и краниологическим различиям и форме бакулюма хромосомнам формам можно придать полувидовой статус	+	Mascarello, Hsu, 1976; Zimmerman, Nejtek, 1977
30	Alticola macrotis macrotis, A.m.vinogradovi, A.m lemminus (4 популяции)	2*n*=56. Межпопуляционная изменчивость количества гетерохроматина в половых хромосомах и формы 1 из аутосом. Различия между популяциями A.m.lemminus не меньше, чем между номинальными подвидами	Изменчивость размеров и пропорций черепа, неметрических краниологических признаков и рисунка жевательной поверхности M^3 согласуется с цитогенетической дифференциацией и подтверждает по меньшей мере подвидовой ранг некоторых популяций	+	Bykova et al., 1978; Гилева и др., 1984; Васильева и др., 1983
31	Надвид Dicrostonyx torquatus	Межпопуляционная изменчивость 2*n* от 28 до 86 за счет B-хромосом и транслокаций A-хромосом. D.t.vinogradovi отличается от других палеарктических Dicrostonyx не менее чем 15 хромосомными перестройками	В Палеарктике наблюдается соответствие между изменчивостью окраски и кариотипов. Строение зубов и краниометрические показатели единообразны по всей Голарктике. Различия между D.t.vinogradovi и копытными леммингами Евразиатского материка по размерам черепа не превышают подвидового уровня	Не — полное соответствие	Чернявский 1972; Чернявский, Козловский, 1980; Gileva, 1980
32	Lemmus lemmus, L.sibiricus, L.amurensis	У всех форм 2*n*=*NF*=50, за исключением L.s.chrysogaster, у которого 2*n*=50, *NF*=52	Морфологически однообразная группа, но при общем низком уровне изменчивость отдельных признаков несогласована как между собой, так и с хромосомной вариабельностью	То же	Гилева и др., 1984

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
			Rodentia		
33	Группа Microtus juldashi-camuthersi	2*n*=54, *NF*= 54—62. Межпопуляционная изменчивость по перицентрическим инверсиям и количеству гетерохроматина	Арчевая полевка с Таласского Алатау, имеющая наиболее своеобразный кариотип, отличается от остальных форм меньшими размерами. Межпопуляционные различия по окраске шерсти и строению зубов не обнаруживают параллелизма с изменчивостью кариотипов	*	Гилева и др., 1982; Большаков и др., 1982
34	M.(Pitymys) dagestanicus	P.d.dagestanicus: 2*n*=52, *NF*=58; P.d.subsp.nov.: 2*n*=54, *NF*=58	Хросомные расы не различаются по экстерьерным и краниодентальным признакам и показателям окраски	–	Темботов и др., 1982; Хатухов, 1982
35	M. (Pitymys) nasarovi	P.n.nasarovi: 2*n*=38, *NF*=58; P.n.subsp.nov.: 2*n*=42, *NF*=58	Хромосомные расы различаются лишь по длине хвоста и диаметру глаз. Остальные экстерьерные, краниодентальные и окрасочные признаки у них идентичны	–	Темботов и др., 1982; Хатухов, 1982
36	Microtus arvalis	"obscurus": 2*n*=46, *NF*=72; "arvalis": 2*n*=46, *NF*=84	Не различаются по строению желудка, бакулюма, жевательной поверхности зубов, экстерьерным и краниологическим показателям, за исключением длины нижней челюсти	–	Малыгин, 1983
37	Надвид Ellobius talpinus	E.talpinus: 2*n*=54, *NF*=54; E.tankrei: 2*n*=54, *NF*=56; E.alaicus: 2*n*=52, *NF*=56	E.talpinus и E.tankrei различаются по частоте морфотипов M^3; E.alaicus не отличается от E.tankrei. M_1 и M_3 не могут служить видовыми маркерами	?	Воронцов, Якименко, 1984
38	Ellobius tankrei	Робертсоновский веер Памиро-Алай): 2*n*=31—54	Хромосомные расы не различаются по краниодентальным признакам	–	Воронцов, Якименко, 1984

Таблица 5 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
			Rodentia		
39	Spalax ehrenbergi	4 хромосомные расы: $2n$=52, 54, 58, 60	Хромосомные расы неразличимы морфологически	–	Nevo, 1985
40	Lemniscomys striatus	L.s.striatus: $2n$=44, NF_A=68; L.s.bellieri: $2n$=56, NF_A=74	По экстерьерным и краниологическим признакам подвиды различаются лишь с помощью многомерного анализа	–	Van der Straeten, Verheyen, 1978
41	Rattus rattus	На восьми Галапогосских островах кариотипы черных крыс идентичны	Крысы с разных островов отличаются по средним значениям экстерьерных и краниометрических признаков и частотам неметрических признаков и по окраске	–	Patton et al., 1975; Patton, Myers, 1974
42	Mus musculus	У мышей из четырех популяций Тосканы и Ретийских Альп $2n$=22, 24, 26, 40	С помощью канонического анализа популяции можно различить по признакам нижней челюсти, но расположение популяций в пространстве канонических переменных не соответствует их цитогенетической ранжировке	–	Thorpe et al., 1982
43	Sicista subtilis	$2n$= 18—26, NF= 28—48	Хромосомные расы различаются по окраске	+	Соколов и др., 1986
44	Ctenomys torquatus	2 хромосомные расы: $2n$=44, NF_A=72; $2n$=46, NF_A=72	Хромосомные расы почти не различаются по краниометрическим признакам и окраске шерсти. Слабая изменчивость окраски не обнаруживает параллелизма с цитогенетической вариабельностью	–	Freitas, Lessa, 1984
45	Proechimys guarae	У шести хромосомных рас $2n$= 42—62, NF=72—75	Все расы очень близки по краниодентальным характеристикам	–	Reig et al., 1980; Benado et al., 1979

Таблица 5 (окончание)

1	2	3	4	5	6
			Ariodactyla		
46	Muntiacus muntjak	M.m.vaginalis: 2*n*=6, 7; M.m.muntjak: 2*n*=8, 9; M.m.reevesi: 2*n*=46	Существенное морфологическое сходство	–	Wurster, Benirschke, 1970; Wurster, Atkin, 1972; Shi et al., 1980
47	Capreolus capreolus	C.c.caperolus: 2*n*=70, *NFA*=68; C.c.pygargus: 2*n*=NF_A=74	Четкая географическая изменчивость морфологических признаков подвидового уровня	+	Соколов и др., 1978
48	Ovis ammon	У баранов Передней и Средней Азии 2*n* от 54 до 58	Хромосомные расы отличаются по строению рогов и окраске	+	Воронцов и др., 1972

Примечание. Плюс + — соответствие между хромосомной и морфологической дифференциацией; (–) — несоответствие между хромосомной и морфологической дифференциацией; вопрос (?) — оценка степени соответствия затруднительна.

лишь после применения методов многомерной статистики, можно утверждать, что хромосомная дифференциация у них значительно опережает морфологическую. Так обстоит дело у Thomomys actuosus actuosus и T.a.ruidosae (№10), L.s.striatus и L.s.bellieri (№40) и Mus musculus (№42). С другой стороны, имеются примеры обратного соотношения между цитогенетической и морфологической изменчивостью — при идентичности кариотипов четкая морфологическая дифференциация наблюдалась у ряда подвидов Peromyscus maniculatus (№23, 26), черной крысы на Галапагосских островах (№41).

Все же в большинстве рассматриваемых групп наблюдается сходная (при качественной оценке) интенсивность изменчивости хромосомных наборов и хотя бы части морфологических признаков. В некоторых случаях этот вывод можно подтвердить палеонтологическими данными.

Известно, что в плейстоцене копытные лемминги (№31) подвергались интенсивным морфологическим (по крайней мере что касается строения коренных зубов) преобразованиям. По Зажигину (1976): "эволюционный ряд форм Dicrostohychini демонстрирует самые высокие темпы видообразования у грызунов" — следует напомнить, что речь идет о виде в понимании палеонтолога. В то же время реконструкция хромосомной эволюции копытных леммингов позволяет сделать вывод о высоких скоростях цитогенетической дифференциации этой трибы в плейстоцене. Высокая интенсивность хромосомной и морфологической дифференциации была отмечена также в группе памирской и арчевой полевок Microtus juldaschi-carruthersi, у лемминговидной полевки Alticola macrotis lemminus,

гоферов Thomomys, Geomys и Pappogeomys, у белоногих хомячков Peromyscus maniculatus и P.leucopus, мешотчатого прыгуна Perognathus pernix, листоноса Uroderma bilobatum (особенно на фоне цитогенетической стабильности большинства рукокрылых).

По-видимому, с умеренной скоростью происходят эволюционные преобразования обеих систем признаков у обыкновенной слепушонки Ellobius talpinus (за исключением робертсоновского веера в Таджикистане), мешотчатого прыгуна Perognathus goldmani, в группе лесных хомяков Neotoma floridana и у листоноса Macrotus waterhousi.

В то же время эволюционный консерватизм характерен как для цитогенетических, так и для экзофенотипических признаков настоящих леммингов рода Lemmus, который по крайней мере начиная со среднего плейстоцена находится в состоянии эволюционного стазиса (R. Rausch, V. Rausch, 1975).

Однако при сходстве темпов эволюционных преобразований морфологических признаков внутри перечисленных групп млекопитающих носит в большинстве случаев несогласованный характер, т.е. ранжирование входящих в состав групп форм по цитогенетическим и морфологическим показателям дает разные результаты. Такая несогласованность наиболее очевидна при сопоставлении границ распространения подвидов и хромосомных рас, принадлежащих к одному виду, поскольку подвидовая принадлежность может рассматриваться как интегральная морфологическая характеристика. Именно такова ситуация у Geomys bursarius, Thomomys bottae, Thomomys umbrinus, Pappogeomys castanops и Peromyscus maniculatus. Если же хромосомная дифференциация сопоставляется с изменчивостью отдельных морфологических показателей, то в силу некоординированного характера изменчивости последних может иметь место больший или меньший параллелизм между вариабельностью хромосомных наборов и одного из частных морфологических признаков. Однако в разных группах такой параллелизм обнаруживают различные морфологические показатели. В качестве примеров можно привести ситуации у некоторых представителей подсемейства Microtinae. Так, у копытных леммингов наибольшую конгруэнтность с цитогенетической дифференциацией обнаруживает окраска; у Lemmus все традиционно используемые зоологами экзофенотипические показатели (размеры и пропорции тела и черепа, строение жевательной поверхности коренных зубов, окраска) варьируют независимо друг от друга и от кариотипов, различия же в хромосомных наборах коррелируют со степенью репродуктивной изоляции, хотя и не являются, судя по всему, ее причиной (Гилева и др., 1984). В группе Microtus juldaschi-carruthersi изменчивость разных морфологических признаков также несогласованна; лишь размеры тела и коррелирующие с ними краниометрические признаки демонстрируют хорошее соответствие с изменчивостью цитогенетических признаков. В то же время окраска, а также качественный набор и частоты морфотипов M^3 варьируют иным образом.

Нужно помнить, что связи между хромосомной и морфологической изменчивостью исследованы пока для малого числа групп,

так что, если даже существует тенденция к неслучайной ассоциации между хромосомной изменчивостью и каким-либо видом изменчивости морфологической, она могла остаться невыявленной. Пока складывается впечатление, что такие ассоциации отсутствуют и что параллелизмы между вариабельностью кариотипов и отдельных морфологических признаков носят случайный характер.

Итак, несогласованный в том или ином отношении характер изменчивости хромосомных наборов и экзофенотипических признаков, обычно используемых в систематике, наблюдался в большинстве рассмотренных групп — в 32 из 48. В трех случаях однозначный вывод о соотношении изменчивости разных систем признаков было сделать трудно, и наконец, в некоторых группах наблюдалось хорошее соответствие как между интенсивностью преобразований хромосомных и морфологических характеристик, так и между классификациями, полученными в результате ранжирования входящих в группу форм по этим двум системам признаков. Так обстоит дело у Macrotus waterhousi, Perognathus penicillatus, надвида Neotoma floridana, Alticola macrotis.

Приведенный в настоящем разделе материал позволяет вернуться к вопросу об эволюционной значимости биометрического эффекта хромосомных перестроек. Ясно, что вычленить его из комплекса генетических, средовых и онтогенетических факторов, влияющих на экзофенотип, чрезвычайно сложно, особенно при анализе данных по природным популяциям. Наиболее информативным должно оказаться сравнение морфологических признаков разнохромосомных форм, обитающих в максимально сходных природно-климатических и биотопических условиях. Этому требованию в большой степени соответствуют робертсоновские веера Ellobius talpinus и Mus musculus.

Как уже упоминалось в предыдущих главах, у обыкновенной слепушонки, живущей в речных долинах Таджикистана, на участке протяженностью 150 км, обнаружены хромосомные формы с диплоидным числом хромосом от 31 до 54 — крайние варианты различаются 12 робертсоновскими перестройками. Эти формы оказались неразличимыми по размерам черепа и строению жевательной поверхности коренных зубов (Якименко, Воронцов, 1982; Воронцов, Якименко, 1984). Правда, число изученных животных было невелико (несколько десятков особей), а для выявления биометрических эффектов, как указывалось ранее, нужен большой и однородный материал.

У домовой мыши во многих местностях Западной Европы обнаружены кариотипы, отличающиеся от стандартного набора хромосом ($2n$ = 40) 1—9 робертсоновскими слияниями. При визуальной оценке робертсоновские мыши фенотипически не отличаются от 40-хромосомных животных (Capanna, 1980).

Было проведено два специальных исследования, в которых с помощью методов многомерной статистики изучались форма и размеры нижней челюсти и лопатки у домовых мышей из популяций, фиксировавших разное число робертсоновских слияний. С помощью канонического анализа удалось различить популяции с $2n$ = 22, 24, 26

и 40, находящиеся в Ретийских Альпах и Тоскане, но относительное расположение популяций в пространстве трех канонических переменных не соответствовало их ранжировке по цитогенетическим показателям (Thorpe et al., 1982). У мышей, обитающих в графстве Кейтнесс (побережье Шотландии) и на Оркнейских островах, зарегистрированы хромосомные числа, равные 34, 36, 40. Межпопуляционные краниологические различия, оцененные с помощью расстояния Махаланобиса, были невелики и не коррелировали с цитогенетическими дистанциями (Nash et al., 1983).

Подводя итоги анализа соотношения хромосомной и морфологической изменчивости млекопитающих на внутривидовом уровне, можно заключить, что пока нет оснований считать сколько-нибудь существенным вклад структурных преобразований кариотипа в эволюционную трансформацию экзофенотипических признаков. Другими словами, причинная связь между этими двумя формами изменчивости маловероятна, а хорошее соответствие между ними у некоторых групп млекопитающих может быть следствием случайного совпадения. В целом процессы дифференциации хромосомных наборов и морфологии на ранних этапах эволюционной дивергенции млекопитающих протекают независимо.

СОПОСТАВЛЕНИЕ СКОРОСТЕЙ ХРОМОСОМНОЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ У ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

Исследование соотношения между хромосомной и морфологической эволюцией за длительные промежутки геологического времени сопряжено с серьезными трудностями принципиального характера.

Прежде всего надо отметить, что морфологическая эволюция млекопитающих, несомненно, может быть охарактеризована гораздо полнее, чем хромосомная. Немногие биологические феномены подвергались столь длительному и интенсивному изучению и глубокому осмыслению, как морфологическое разнообразие живых организмов, ныне живущих и ископаемых. Современная классификация живых существ построена в первую очередь на основе морфологического критерия, и систематическое положение организма является его наиболее интегральной эволюционно-морфологической характеристикой.

Как указывалось, реконструкция хромосомной эволюции может быть основана лишь на сравнении кариотипов ныне живущих организмов, и чем отдаленнее их родство, тем больше возможное число промежуточных стадий трансформации кариотипов, которые трудно или вообще невозможно восстановить по хромосомным наборам современных форм. Дифференциальное окрашивание хромосом позволяет достаточно полно определить характер и число перестроек, по которым различаются виды одного рода, но уже при сравнении разных родов часть различий нередко не поддается расшифровке (Viegas-Péquignot et al., 1982; Haiduk, Baker,1981; Warner, 1983) и по мере повышения ранга сравниваемых таксонов число нерасшифро-

ванных разниц увеличивается. В результате в настоящее время не представляется возможным даже в первом приближении реконструировать процессы хромосомной дивергенции разных отрядов млекопитающих. При оценке путей эволюции хромосомных наборов внутри отрядов, характеризующихся высоким хромосомным разнообразием, также возникают серьезные трудности. Примером могут служить разногласия между выводами группы Dutrillaux (1979) и группы Egozcue (1973) по поводу хромосомной эволюции приматов.

Таким образом, наименее искаженные оценки скоростей хромосомной эволюции можно получить, сравнивая кариотипы видов одного рода; именно таким подходом в основном пользовались американские исследователи во главе с А.С.Уилсоном, опубликававшие в 70-е годы серию статей, посвященных соотношению хромосомной и морфологической эволюции у высших таксонов, а также Б. Бенгстон и Т. Имаи с соавт., выступившие в начале 80-х годов с работами на ту же тему.

Прежде всего А.С. Уилсон с соавт. показали качественно, что в группах, характеризующихся повышенным морфологическим разнообразием, наблюдается и высокая степень цитогенетической дифференциации (млекопитающие), в то время как животные, консервативные в морфологическом отношении (амфибии), отличаются стабильностью кариотипов (Maxson et al., 1974; Wilson et al., 1975, 1977*a*,*b*; Maxson, Wilson, 1979). Такое же соотношение между хромосомной и морфологической эволюцией наблюдается в ряду саговники—хвойные—цветковые растения (Levin, Wilson, 1976). Объединив материал по рыбам, амфибиям, рептилиям и млекопитающим, Уилсон и соавт. (Wilson et al., 1975) продемонстрировали, что по мере повышения ранга таксона (т.е. внутритаксонного морфологического разнообразия) возрастает и степень цитогенетической диверсификации внутри таксона.

Затем была предпринята попытка количественно оценить соотношение между скоростями хромосомной и морфологической эволюции в 225 родах позвоночных животных (Wilson et al., 1975; Bush et al., 1975; 1977). Темпы хромосомной эволюции были охарактеризованы с помощью показателя *r*, способ вычисления которого описан в гл. II. Об интенсивности морфологической (организменной) эволюции судили по скорости видообразования, т.е. по числу видов, возникших внутри рода за время его существования (с учетом вымерших видов по палеонтологическим данным). Коэффициент корреляции между этими показателями, пересчитанными на единицу времени (1 млн лет) и усредненными для всех родов каждого из 15 рассмотренных отрядов позвоночных животных, оказался весьма высоким — 0,831. Наиболее высокие средние скорости хромосомной и организменной эволюции были обнаружены у млекопитающих, а среди них в первую очередь у копытных, приматов, грызунов и зайцеобразных.

Таким образом, наблюдается хорошее соответствие скоростей хромосомной эволюции и эволюции морфологической, оцененных для больших промежутков геологического времени. В то же время эволюция структурных генов (нуклеотидные замещения в генах, кодиру-

ющих белки одного типа) происходит у всех позвоночных и других эукариот с постоянной скоростью, не коррелируя ни с хромосомной, ни с мофологической эволюцией (Maxson et al., 1974; Wilson et al., 1977*a*,*b*; Maxson, Wilson, 1979).

Было высказано предположение, что изменения хромосомных наборов являются основной причиной эволюции морфологических признаков. А. Уилсон и соавт. (Wilson et al., 1977*b*) предложили три возможных механизма причинной связи между хромосомной и морфологической эволюцией. Первый из них связан с изолирующим эффектом хромосомных перестроек. Стерильность гетерозигот по хромосомным перестройкам должна приводить к репродуктивной изоляции между демами, в которых фиксированы разные хромосомные варианты. Изоляция демов и инбридинг внутри них создают условия для гомозиготизации рецессивных мутаций, различающихся по фенотипическому эффекту. Высокие скорости хромосомной и морфологической эволюции у млекопитающих объясняются именно тем, что их популяции состоят из малых размножающихся группировок , где господствует инбридинг. Эта концепция основана на гипотезе хромосомного видообразования, которая подробно обсуждалась в предыдущей главе, где было показано, что вряд ли этот способ видообразования широко распространен в природе.

Два других механизма, предлагаемые А. Уилсоном с соавт. для объяснения связи между хромосомной и морфологической эволюцией, могут быть рассмотрены вместе. Речь идет о прямом влиянии хромосомных перестроек на фенотип — либо путем формирования нерекомбинирующих супергенов из ранее разобщенных полиморфных локусов, либо путем изменения генной экспрессии благодаря изменению взаимного положения структурных генов и регуляторных элементов и/или вариациям в количестве регуляторных нуклеотидных последовательностей, например локализованных в гетерохроматине. В связи с этими гипотезами следует напомнить вывод, к которому мы пришли в результате анализа, предпринятого в предыдущем разделе: хромосомные перестройки могут оказывать влияние на фенотипические (в первую очередь количественные) признаки носителей, но эволюционная значимость такого эффекта остается пока недоказанной.

Вслед за Уилсоном с соавт. еще ряд исследователей обратились к изучению соотношения хромосомной и морфологической эволюции в геологической шкале времени. Бенгтсон (Bengtsson,1980) сопоставил их иным, нежели американские авторы, путем. В качестве меры хромосомного разнообразия он использовал стандартное отклонение среднего числа хромосом для видов одного рода. Этот показатель был вычислен для млекопитающих, принадлежащих к 127 родам из 19 семейств насекомоядных, рукокрылых, приматов, зайцеобразных, грызунов, хищных и парнокопытных. Стандартное отклонение оказалось достоверно более высоким для родов, содержащих большее число видов, в 16 семействах Mammalia и лишь в 3 семействах соотношение было обратным. Таким образом, двумя разными методами Уилсон с соавт. и Бенгтсон показали хорошее

соответствие скоростей эволюции хромосомных наборов и фенотипических признаков, оцененных для достаточно больших промежутков геологического времени (средний возраст рода у млекопитающих — 6—7 млн лет).

К другому выводу пришли японские исследователи во главе с Имаи. В своих работах они использовали кариографы — двумерные распределения видов в зависимости от диплоидного числа хромосом и числа хромосомных плеч. Таким образом были проанализированы кариотипы 1072 видов, принадлежащих к 15 отрядам млекопитающих (Imai, Crozier, 1980; Imai et al., 1983). По мнению авторов, кариографы продемонстрировали слабую корреляцию между уровнями хромосомной и морфологической дивергенции — как между отрядами млекопитающих, так и внутри них. Так, в отряде сумчатых наблюдается огромное разнообразие жизненных форм, а наборы хромосом весьма консервативны. Однако выводы Имаи с соавт. не вполне убедительны, так как в отличие от американских исследователей они не вычисляли коэффициентов корреляции, ограничившись лишь интуитивной качественной оценкой степени конгруэнтности хромосомной и морфологической диверсификации.

Количественный анализ изменений кариотипа с видообразованием, осуществленный Имаи (Imai, 1983), был основан на сопоставлении двух показателей: K_G — числа разных кариотипов в роде (с учетом внутривидовой изменчивости) и S — числа видов в роде. Было рассмотрено 420 родов из 13 отрядов Mammalia, включавших в общей сложности 967 видов. Оказалось, что для 8,9% родов $K_G/S > 1$, для 24,3% $K_G/S < 1$ и для 66,8% K_G/S =.1. Был сделан вывод о том,что у млекопитающих преобладает видообразование (т.е. морфологическая эволюция) без изменений кариотипа. Этот вывод противоречил заключениям группы Уилсона и Бенгтсона, но следует заметить, что оценки K_G/S, данные в работе Имаи, явно занижены. К сожалению, он не разграничил понятия географической хромосомной изменчивости и внутрипопуляционного полиморфизма, говоря лишь о "кариотипически полиморфных" видах. Между тем из контекста ясно, что географическая изменчивость хромосомных наборов учитывалась, но ее частота была сильно занижена из-за того, что Имаи пользовался данными относительно кариотипов млекопитающих, опубликованными не позднее 1979 г. Как было показано в гл. I, в последующие годы развитие цитогенетики млекопитающих привело к пересмотру представлений о степени стабильности видового кариотипа, и теперь можно утверждать, что частота географической хромосомной изменчивости у Mammalia не менее 30% (а может быть, и значительно выше). Следовательно, количественные оценки K_G/S и вывод Имаи относительно преобладания у млекопитающих видообразования без изменения кариотипов требуют пересмотра.

В 80-е годы появились другие основания для критической оценки представлений о хорошем соответствии между скоростями хромосомной и морфологической эволюции. Прежде всего группа Уилсона частично пересмотрела свою первоначальную концепцию,

отказавшись от оценивания темпов морфологической эволюции через скорости появления и вымирания новых таксонов. Независимыми от таксономических скоростей характеристиками послужили стандартизированные пропорции тела. Исходя из попарных различий по девяти промерам черепа и посткраниального скелета, нормализованных по их суммарной длине, вычислялись обобщенные показатели расстояния. Оказалось: что в отдельных филетических линиях приматов, хищных и лошадей нет соответствия между обобщенными показателями морфологической дивергенции и различиями в хромосомных наборах (Larson et al., 1984). Однако такой подход нельзя считать вполне корректным, поскольку морфологическая эволюция далеко не исчерпывается трансформацией размеров тела.

Эволюционный анализ, осуществленный в 70-е годы группой Уилсона, подвергся наиболее серьезной критике со стороны Чемберса (Chambers, 1987). Он показал, что оценки скоростей хромосомной эволюции, полученнные американскими исследователями, зависят не столько от хромосомного разнообразия ныне живущих представителей рода, сколько от его геологического возраста. Поэтому для вычисления эволюционных скоростей следует использовать только роды одного возраста. Соблюдение этого условия, как продемонстрировал Чемберс на примере моллюсков, должно несколько уменьшить степень различий в скоростях хромосомной эволюции у разных отрядов млекопитающих по сравнению с оценками, данными Уилсоном и Бушем с соавт. Действительно, если рассматривать только средние значения внутривидовой хромосомной диверсификации (их легко вычислить из данных, приведенных в статьях американских авторов), межотрядные различия по уровню хромосомного разнообразия несколько сгладятся, однако ранжировка отрядов Mammalia в этом случае останется прежней и, следовательно, вывод о параллелизме хромосомной и морфологической эволюции на уровне отрядов сохранит свою значимость.

Оппоненты точки зрения, отстаиваемой в 70-е годы группой Уилсона, ссылаются также на некоторые работы, посвященные отдельным группам рыб, пресмыкающихся и птиц, где не наблюдается соответствия между степенью хромосомной и морфологической дифференциации. Так, у Cyprinidae и Centrarchidae Северной Америки Эвайз и Голд (Avise, Gold, 1977) и Голд с соавт. (Gold et al., 1978), отметили высокий цитогенетический консерватизм при большом видовом разнообразии и значительных морфологических различиях между видами. В семействе Iguanidae ящерицы с крайне разнообразной морфологией, включая сильно продвинутые формы, имеют одинаковые кариотипы (по-видимому, близкие к предковому для группы хромосомному набору); в то же время другие представители этого семейства, имеющие сходную морфологию (члены одного рода), широко варьируют в цитогенетическом отношении (Schwenk et al., 1982). Наконец, у птиц (кроме воробьиных) не обнаружена корреляция между скоростями хромосомной и фенотипической эволюции (Tegel-

ström et al., 1983). Нельзя забывать, однако, что хромосомы позвоночных этих классов обычно изучаются лишь при рутинной окраске (о трудностях, связанных с индукцией у них дифференциальной окраски, шла речь выше), и поэтому эволюционный консерватизм цитогенетических характеристик, наблюдаемый в некоторых их группах, может быть преувеличен. С другой стороны, явное несоответствие темпов эволюционных преобразований кариотипов и морфологических признаков наблюдается и в ряде семейств, подсемейств и родов млекопитающих наилучшим образом изученного в цитогенетическом отношении класса Vertebrata. Одним из самых ярких примеров такого несоответствия является семейство Hylobatidae. Большая часть систематиков относит все виды гиббонов (их 7 или 9) к одному роду Hylobates, поскольку они очень близки морфологически, отличаясь главным образом размерами тела. В то же время 2*n* у них варьирует от 44 до 52 и, что гораздо более важно, имеется очень мало межвидовых гомологий по характеру G-исчерченности хромосом. Так, у H.sundactylus и H.moloch удается гомологизировать лишь одну пару хромосом, у H.syndactylus и H.concolor — пять пар, у H.concolor и H.lar — шесть пар, у H.lar и H.sundactylus — семь хромосомных пар (Tantravahi et al.,1975; Couturier et al., 1982).

У 13 родов американских листоносов семейства Phyllostomatidae (Chiroptera) скорость хромосомной эволюции крайне неравномерна: в шести родах, которые классические систематики относили к двум разным подсемействам, Glossophaginae и Brachyphyllinae, наблюдается лишь одна хромосомная перестройка, в то время как у остальных семи родов подсемейства Glossophaginae обнаружено не менее 120 хромосомных перестроек (Baker et al., 1981;Haiduk, Baker 1982). Не согласуются межродовые хромосомные и морфологические дистанции и в другом американском семействе рукокрылых — Desmodontinae (Honeycutt et al.,1981).

Ярким примером опережения цитогенетической дифференциации морфологическими преобразованиями является ситуация в подсемействе Papioninae (Primates). Мюлери и др. (Muleris et al.,1986) исследовали кариотипы 19 видов и подвидов, принадлежащих к родам Macaca, Cercocebus и Papio, с применением дифференциальной окраски высокого разрешения и обнаружили у них две хромосомные перестройки: инверсию в хромосоме 5 у Macaca fascicularis и сложную внутрихромосомную перестройку в хромосоме 10 у представителей рода Cercocebus, Papio sphynx и P. leucophaeus. В остальном наборы хромосом всех 19 изученных представителей папионин идентичны.

Ярко демонстрируют отсутствие связи между морфологической и цитогенетической дифференциацией хромосомные виды-двойники, практически неразличимые по экзофенотипу, но имеющие сильно дивергировавшие кариотипы. Примерами такого рода являются бурозубки Sorex araneus и S.gemellus (Meylan, 1965), белоногие хомячки Peromyscus maniculatus и P.melanotis (Bowers, 1974), пять видов надвида Microtus arvalis (Мейер и др., 1960; Малыгин, 1983), три вида группы

M.fortis (Мейер, 1978). Виды-двойники нередко различаются более чем десятью хромосомными перестройками.

Примеры существенных различий в темпах хромосомной и морфологической эволюции можно было бы умножить; но нельзя забывать о том, что среди позвоночных животных известны группы разного таксономического ранга, в которых наблюдается хорошее качественное соответствие степени дифференциации хромосомных наборов и фенотипических признаков. Среди таких таксонов можно назвать отряд камбалообразных рыб Pleuronectiformes (Le Grande, 1975), семейство североамериканских амфибий Hylidae (Wiley, 1982), отряд воробьиных птиц Passeriformes (Tegelström et al., 1983), отряд парнокопытных млекопитающих Artiodactyla (Baccus et al.,1983). Внутривидовая дифференциация млекопитающих в некоторых случаях также идет со сходной интенсивностью на хромосомном и морфологическом уровнях, как например, у кенгуровых прыгунов Dipodomys (Schnell et al., 1978) и у многих гоферов. Так, подродовое деление рода гоферов Буллера Pappogeomys совпадает с цитогенетической дивергенцией: в подроде Pappogeomys $2n = 58$, а у представителей подрода Cratogeomys диплоидное число хромосом варьирует от 36 до 46 (Honcycutt, Williams, 1982; Berry, Baker, 1972). Род Thomomys (западные гоферы) подразделяется по традиционным морфологическим признакам на два подрода: Thomomys и Megascapheus; у видов первого подрода $2n$ колеблется от 40 до 60, у видов второго — от 74 до 82, т.е. цитогенетические данные подтверждают дихотомию рода (Thaeler, 1980; Patton, Smith, 1981). Стенгл и Бейкер (Standl, Baker, 1984), обобщив цитогенетическую информацию по роду белоногих хомячков Peromyscus, пришли к выводу, что кладограмма, построенная на основании этой информации, совпадает с морфологической классификацией.

Анализ соотношения хромосомной и морфологической эволюции на разных уровнях биологической интеграции позволяет прийти к следующим заключениям.

1. Маловероятно, что изменения хромосомных наборов являются основной причиной эволюции экзофенотипов, — слишком часто наблюдается несовпадение темпов хромосомной и морфологической дифференциации.

2. Как на внутривидовом уровне, так и в некоторых высших таксонах (роды, подсемейства, семейства) соотношение между цитогенетической и морфологической дифференциацией неоднозначно: во многих группах имеет место опережение морфологической дифференциации хромосомной или, напротив, акселерация эволюции экзофенотипа при замедленных преобразованиях хромосомных наборов. Качественное сходство скоростей цитогенетической и фенотипической эволюции в ряде групп может быть результатом случайного совпадения.

3. Создается впечатление, что имеет место тенденция к уменьшению степени несогласованности между эволюционной трансформацией кариотипов и морфологических признаков по мере повышения ранга таксона: внутривидовые формы обнаруживают такую несогласованность в наибольшей степени, в пределах родов она также вели-

ка, а при дальнейшем повышении ранга таксонов соответствие между степенью дивергенции хромосомных наборов и морфологических признаков заметно возрастает.

4. Существует противоречие между несогласованным характером эволюционных изменений кариотипов и морфологических структур на ранних этапах эволюции и коррелированностью скоростей этих процессов, оцененных за достаточно длительные промежутки геологического времени. На первый взгляд это противоречие свидетельствует об отсутствии взаимосвязи между микроэволюционными явлениями и макроэволюцией, но прежде чем делать такой вывод, следует рассмотреть изменчивость скоростей эволюции цитогенетических и морфологических признаков и возможное значение этой изменчивости в связи с проблемой соответствия-несоответствия эволюционных преобразований морфологии и кариотипов на разных по продолжительности отрезках эволюционного времени.

Глава V

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОВ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Изменчивость является имманентным свойством живого на всех уровнях биологической организации; ее исследование представляет собой один из основных инструментов проникновения в тайны жизни.

Анализ изменчивости эволюционных скоростей уже продемонстрировал свою эвристическую ценность, послужив отправной точкой для создания нейтральной теории эволюции, которая, несомненно является серьезным достижением естественнонаучной мысли, хотя и не пользуется пока единодушным признанием.

Важность проблемы эволюционных скоростей была ясна уже Дарвину и Т. Хаксли, которые знали о существовании различий в темпах эволюции разных групп организмов (по: Mayr, 1982). С тех пор объем палеонтологических и неонтологических сведений по этому поводу многократно увеличился, но все же он недостаточен для того, чтобы получить однозначное представление о закономерностях, определяющих колебания эволюционных скоростей, даже для наилучше изученных в этом отношении морфологических признаков. Неслучайно палеонтологи, основываясь на одних и тех же фактических данных, в течение более чем 10 последних лет ведут дискуссию о том, протекает ли эволюционный процесс с резкой сменой скоростей от бурных спуртов до почти полного стазиса (концепция прерывистых равновесий) или эволюционные изменения носят более равномерный, постепенный характер (филетический градуализм; Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Schopf, 1982). Крайне немногочисленны количественные оценки скоростей хромосомной

эволюции, однако в некоторых случаях они могут быть вычислены из данных по дивергенции хромосомных наборов современных форм и продолжительности существования соответствующих таксонов. Исследование скоростей молекулярной эволюции, по-видимому, находится еще в начале пути: в последние годы были получены данные, заставляющие во многом пересмотреть концепции, господствовавшие в этой области в конце 60—70-х годов.

Несмотря на ограниченный объем материала, все же можно оценить, хотя бы в первом приближении, размах колебаний эволюционных скоростей не только для морфологических, но и для цитогенетических показателей. Ниже представлены краткие очерки изменчивости скоростей эволюции этих двух систем признаков, не претендующие на полноту, особенно в случае морфологических характеристик.

Из всего многообразия проблем, существующих вокруг эволюционных скоростей, нас прежде всего будет интересовать сопоставление изменчивости эволюционных скоростей за разные по длительности промежутки эволюционного времени, оцениваемые в абсолютной или относительной (таксономической) шкале. Такая постановка вопроса является естественным продолжением анализа соотношения хромосомной и морфологической эволюции на разных уровнях таксономической интеграции.

НЕРАВНОМЕРНОСТЬ СКОРОСТЕЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Представления о колебаниях темпов морфологической эволюции основаны в первую очередь на палеонтологическом материале. Общеизвестно, что история жизни на Земле знала как периоды бурной эволюции (кембрий, граница мела и кайнозоя), так и относительно спокойные этапы эволюционных преобразований биоты (юрский период, неоген; Шиманский, 1987). Авторитетные авторы трудов, посвященных эволюции, традиционно приводят одни и те же примеры "живых ископаемых" и быстроэволюционирующих форм. К первым относятся морское плеченогое Lingula, известное с ордовика (около 500 млн лет), устрицы, крокодилы и опоссумы, появившиеся в меловом периоде (65—140 млн лет назад), мечехвосты и гаттерии, существовавшие уже в триасе (более 200 млн лет назад), латимерия (представитель кистеперых рыб, достигших расцвета в девоне, т.е. около 400 млн лет назад) и т.д. Высокие темпы эволюции были характерны для халикотериев, лошадей, слонов, а также для некоторых животных, изолированных во вновь возникающих озерах. Так, у лошадей в линии Hyracotherium—Equus в третичное время за 60 млн лет возникло восемь новых родов. Весьма популярен пример тюленя Уэнделла, приобретшего подвидовой статус после изоляции в канадских озерах в течение 3000—8000 лет (Schindewolf, 1950; Simpson, 1953; Шмальгаузен, 1968, 1969; Кимура, 1985).

Эти и другие примеры дают некоторое представление об изменчивости темпов морфологической эволюции, однако их недостаточно

для количественного анализа этого феномена, особенно для сравнения с вариабельностью скоростей эволюции хромосомных наборов, которое может быть осуществлено лишь при наличии единых или хотя бы сопоставимых шкал для оценивания эволюционных преобразований обеих систем признаков. Пионером современного подхода к изучению темпов эволюционного процесса был знаменитый палеонтолог и один из основоположников синтетической теории эволюции Д.Г. Симпсон, классические работы которого содержат непревзойденный до сих пор образец логического анализа проблемы эволюционных скоростей (Simpson, 1944, 1953). Вслед за Симпсоном принято различать морфологические (филогенетические) и таксономические скорости организменной (морфологической) эволюции Признавая, что таксономические скорости оцениваются в конечном счете по морфологическим данным, он указывал, что использование в таксономии этих данных имеет специфические концептуальные особенности, что и оправдывает выделение двух разных типов скоростей.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СКОРОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

Морфологические (филогенетические) эволюционные скорости в понимании Симпсона представляют собой оценки темпов эволюции отдельных фенотипических признаков или их комплексов, а также алломорфозов, т.е. аллометрических отношений между последовательно возникающими в ходе эволюционного процесса формами. Следует подчеркнуть неидентичность содержания понятий "скорости морфологической эволюции" и "морфологические скорости эволюции": первое из них шире второго, так как включает, помимо морфологических, и таксономические скорости. Сходное звучание этих терминов затрудняет восприятие, но и тот и другой широко употребительны и введение новой терминологии было бы нецелесообразно. Что касается термина "филогенетические скорости" как синонима термина "морфологические скорости", то сам Симпсон считал его неудачным, и он, действительно, не вошел в научный обиход.

Примеры скоростей эволюции размеров тела у млекопитающих приведены в табл. 6. Для измерения морфологических эволюционных скоростей применяется предложенная Холденом (Haldane, 1949) единица, называемая дарвином: 1 дарвин соответствует изменению количественного признака на 0,1% за 1000 лет, что эквивалентно увеличению или уменьшению значения признака в e раз за 1 млн лет. Куртэн в случае длины M_2 у медведей и Паавер выражали эволюционные скорости в дарвинах; для остальных форм скорости были пересчитаны в дарвинах нами. Из книги Надаховского были извлечены все данные по тем видам, для которых изученные выборки состояли не менее чем из 10 особей; если различия по среднему значению признака между группами животных разного эволюционного возраста были недостоверны, эволюционная скорость за соответствующий отрезок времени принималась равной 0.

Таблица 6

Скорости эволюции размерных признаков у третичных и четвертичных млекопитающих

Таксон	Геологический период	Промежуток времени, млн лет	Скорость, дарвин		Источник
1	2	3	4		5
Condylarthra	Эоцен				Gingerich, 1974 (по: Gould, Eldredge, 1977)
(размеры коренных зубов)					
Hyopsodus latidens—H. minor		1,60	0,13		
H. miticulus—H. lysitensis		0,45	0,26		
Haplomylus		1,65	0,06		
Artiodactyla					
Merycochoerinae	Миоцен		Базальная длина	Скуловая ширина	Bader, 1955
(размеры черепа)					
Merycochoerus matthewi—Brachycrus siouense		9	0,02	—	
M. proprius—B. siouense		6	0,03	0,01	
Merychyinae					То же
(размеры черепа)					
Merychyus crabilli—M. minimus		2,5	0,02	—	
M. minimus—M. elegans		2	0,08	0,08	
M. minimus—M. relictus		7	0,02	0,02	
M. crabilli—M.relictus		12	0,01	—	
Cervidae			Длина пяточной кости	Ширина плечевой кости	
Alces alces	Голоцен	0,0040	9,20	16,00	Паавер, 1965
		0,0025	14,70	20,80	
Perissodactyla					
Equidae	Эоцен—плиоцен		Паракон	Эктолоф	Simpson, 1953
(размеры зубов)					
Hyracotherium—Mesohippus		21	0,02	0,02	
Mesohippus—Merychippus		17	0,08	0,03	
Merychippus—Neochipparion		10	0,06	0,01	
Primates					
Pelicodus	Эоцен	2,85	0,10		Gingerich, 1974 (по: Gould, Eldredge, 1977)
(размеры зубов)					
Rodentia					
Castoridae			Длина зубного ряда	Размеры плечевой кости	
Castor fiber	Голоцен	0,0040	6,50	5,60	Паавер, 1965
		0,0025	21,90	19,50	

Таблица 6 (продолжение)

1	2	3	4	5
Cricetidae (размеры зубов)	Поздний плейстоцен—голоцен			Nadachowski, 1982
Clethrionomys glareolus		0,010	5,93	
		0,005	0,00	
Dicrostonyx guilielmi		0,031	0,78	
Lemmus lemmus		0,014	6,39	
		0,031	0,00	
Pitymys subterraneus		0,010	5,49	
		0,005	0,00	
Microtus oeconomus		0,015	3,21	
		0,014	1,79	
		0,031	1,43	
M. arvalis		0,010	5,82	
		0,005	0,00	
		0,055	0,00	
M. gregalis		0,031	0,00	
Muridae				
Apodemus sylvaticus sylvaticus—A.s. grandiculus (комплекс размерных признаков)	Голоцен	0,001	27,00	Kurtén, 1959
Carnivora				
Canidae (комплекс размерных признаков)				То же
Canis lupus lupus		0,005	1,60	
Vulpes vulpes vulpes		0,004	0,25	
		0,005	0,60	
Ursidae (размеры второго нижнего коренного зуба)	Поздний плиоцен—голоцен			
Ursus etruscus		0,400	0,41	
U. arctos deningeri		0,025	2,3	
		0,025	2,4	
		0,550	1,6	
U.a. priscus		0,100	0,9	
		0,050	2,2	
		0,070	0,34	
		0,050	0,76	
		0,022	3,2	
		0,008	13,8	
U.a. priscus—U.a.arctos				
Ursidae (комплекс размерных признаков)	Конец плейстоцена—голоцен			
U.a. priscus—U.a.arctos		0,007	6,63	
		0,003	11,17	

Таблица 6 (окончание)

1	2	3	4	5
Mustelidae (размер нижнего хищнического зуба)		0,005	21,00	
Meles meles	Голоцен	0,0035	22,5	Паавер, 1965
Mustelidae (комплекс размерных признаков)				Kurtén, 1959
Putorius putorius putorius		0,005	0,66	
Martes martes ssp.—		0,004	13,85	
M.m. martles		0,001	25,54	
		0,004	14,25	
Gulo gulo		0,010	11,10	
ssp.—G.g. gulo				
Meles meles meles—		0,004	15,00	
M.m. danica		0,005	0,00	
Lutra lutra lutra		0,004	9,75	
		0,005	1,20	
Felidae (комплекс размерных признаков)	Конец плейсто-цена—голоцен			То же
Felis silvestris		0,006	19,68	
ssp.—F.s. silvestris		0,004	10,40	
F.s.ssp.—F.s.grampia		0,005	11,40	
F.lynx lynx—F.l.lynx		0,009	14,44	
		0,020	0,45	

В изменчивости морфологических скоростей эволюции можно выделить по меньшей мере три составляющие.

1. Вертикальная изменчивость проявляется в разнообразии скоростей изменения размерных признаков в одной и той же филетической линии на различных, но сравнимых по длительности отрезках эволюционного времени. У третичных ореодонтов из подсемейства Merychyinae базальная длина черепа в течение 2,5 млн лет изменялась со скоростью 0,019 дарвина, а в последующие 2 млн лет — со скоростью 0,073 дарвина. В ходе эволюции лошадей от Hyracotherium (ранний эоцен) до Neohipparion (средний плиоцен) скорости, измеренные за промежутки времени, равные 10—21 млн лет, колебались 3—5-кратно. Не менее, а часто и более значительные колебания эволюционных скоростей обнаружены за сравнительно короткие интервалы времени в плейстоцене и голоцене. Примерно в 3 раза возросла скорость увеличения размеров плечевой кости и зубного ряда у прибалтийского бобра в позднем голоцене по сравнению с ранним. Правда, у лося в это же время скорость

Таблица 7

Морфологические скорости эволюции у млекопитающих, оцененные для разных по продолжительности промежутков времени, дарвин

Показатель	Продолжительность периода, млн лет				
	10—21	1—9	0,1—0,9	0,01—0,09	0,001—0,009
Средняя скорость	0,03	0,05	0,26	2,88	11,11
Крайние значения скоростей	0,01—0,08	0,01—0,13	0,10—0,41	0,00—11,10	0,00—26,00
n	7	10	3	19	32

увеличения размеров тела изменилась в меньшей степени — в 1,25—1,5 раза. С большей амплитудой (от 0 до 6 дарвинов) колебались темпы изменения размеров коренных зубов в филетических линиях Clethrionomys и Lemmus на территории Польши (Nadachowski, 1982). У датского Meles meles в первой половине голоцена скорость изменения комплекса размерных признаков составляла 15 дарвинов, а в течение последних 5 тыс. лет размеры барсука практически не изменились.

2. Горизонтальная изменчивость морфологических эволюционных скоростей представляет собой различия между филетическими линиями, часто весьма близкими, эволюирующими в одно и то же время. Так, позднеплейстоценовые Lemmus lemmus и Microtus oeconomus за одни и те же промежутки времени обнаруживают существенно различные эволюционные скорости. В течение 31 000 лет от нижнего гляциала до полного оледенения размеры зубов у норвежского лемминга остались неизменными, а у экономки они возрастали со скоростью 1,42 дарвина. Горизонтальная изменчивость эволюционных скоростей ярко проявляется у голоценовых мустелид, для разных родов которых отмечены колебания от 0 до 26 дарвинов. У Felis silvestris и F. lynx различия в скоростях также чрезвычайно велики.

3. Третий источник изменчивости морфологических скоростей эволюции связан с использованием различных временных масштабов для оценки эволюционных скоростей. Уже из табл. 6 можно видеть, что значения скоростей, вычисленные для более длительных временных интервалов, как правило, ниже, чем те, которые были получены для коротких отрезков времени. Так, в филетической линии Ursus etruscus—U. arctos скорость изменения размеров M_2 в течение 400 тыс. лет на границе позднего плиоцена и плейстоцена составляла 0,41 дарвина, а в голоцене (за 8 тыс. лет) она была равна 13,8 дарвина, увеличившись более чем в 300 раз. Для того чтобы оценить статистическую значимость связи между морфологическими скоростями и временным масштабом (с помощью однофакторного дисперсионного анализа), значения эволюционных скоростей, представленные в табл. 6, были разбиты на пять классов в зависимости от длительности тех временных промежутков, для которых они определялись (табл. 7). Влияние (в статистическом смысле!)

временного масштаба на скорости оказалось высокодостоверным (F=11,9, p<0,001), хотя при попарных сравнениях значимые различия были выявлены лишь между средней скоростью для интервала 0,001—0,009 млн лет и всеми остальными средними. Амплитуда изменчивости морфологических скоростей внутри каждого класса также увеличивается по мере уменьшения рассматриваемых временных отрезков: различия между минимальными и максимальными скоростями наиболее велики для интервалов, измеряемых тысячами и десятками тысяч лет.

Отрицательная корреляция между морфологическими скоростями эволюции и продолжительностью тех временных отрезков, для которых измерялись скорости, была обнаружена Джинджеричем, обобщившим материал по темпам эволюции позвоночных и беспозвоночных животных за интервалы времени от 1,5 года (селекционные эксперименты) до 350 млн лет (Gingerich, 1983). Использованный Джинджеричем подход вызвал справедливую критику со стороны Гоулда (Gould, 1984) и Стенли (Stanley, 1985). Как признал сам Джинджерич, при вычислении им эволюционных скоростей абсолютные различия в значениях морфологических признаков между эволюирующими формами (числитель) в подавляющем большинстве случаев были близки друг к другу, в то время как знаменатели (временные интервалы) различались на много порядков величин. Естественно, что результирующие оценки скоростей обнаружили тесную отрицательную корреляцию с теми же временными интервалами. Между тем, по мнению Гоулда и Стенли, различия в значениях признаков вовсе не являются постоянными у животных из разных групп и филетических линий; ситуация, описанная Джинджеричем, могла возникнуть лишь в результате субъективизма, проявленного им при подборе данных для вычисления скоростей.

Хотя методы, избранные Джинджеричем для демонстрации обратной зависимости между темпами морфологической эволюции и продолжительностью рассматриваемого временного промежутка, следует признать некорректными, нельзя утверждать, что такой зависимости не существует. Напомним, что достоверная связь оценок скоростей и временных интервалов, приведенных в табл. 6, была показана с помощью дисперсионного анализа, что снимает возражение относительно возможности математического артефакта (так определил зависимость, полученную Джинджеричем, Гоулд).

Возможные причины обратной зависимости между оценками эволюционных скоростей и временным масштабом, примененным для их изучения, будут обсуждаться в конце раздела, после рассмотрения таксономических скоростей морфологической эволюции.

Таксономические скорости морфологической эволюции

По Симпсону (Simpson, 1953), существуют два основных подхода к исследованию этих скоростей: оценки скоростей групповой эволюции основаны на определении числа или доли вновь возникающих и/или вымирающих в данной группе таксонов за единицу времени;

филетические скорости оценивают, определяя число таксонов (чаще всего родов), возникших за единицу времени в данной филетической линии, продолжительность существования таксонов или, наконец, временной промежуток, необходимый для возникновения таксона того или иного ранга.

Анализ темпов групповой эволюции у позвоночных и беспозвоночных животных за длительные промежутки геологического времени позволил Симпсону (Simpson, 1944) выделить три типа эволюционных скоростей: брадителические, горотелические и тахителические. Каждая группа животных характеризуется стандартным распределением эволюционных скоростей, которое и было названо горотелическим. Некоторые линии в группе могут иметь исключительные скорости эволюции — ниже (брадителические) или выше (тахителические) любой скорости горотелического ряда. Так, среди пластинчатожаберных моллюсков, эволюционировавших в течение 400 млн лет, обнаружены наряду с преобладающими горотелическими и брадителические линии, причем в одной и той же филетической линии возможна резкая смена характера эволюционных скоростей. Среди млекопитающих есть примеры как брадителической (опоссумы), так и тахителической (слоны) эволюции.

Расницын (1987) использовал своеобразную характеристику групповой эволюции (время полувымирания, т.е. вымирания половины таксонов определенного ранга) для того, чтобы сравнить скорости эволюции в разных группах животных, поскольку, как указывал еще Симпсон (Simpson, 1944), продолжительность существования таксона коррелирует с коэффициентом, близким к -1, с эволюционными скоростями, характерными для этого таксона. Для 12 отрядов млекопитающих были вычислены (по данным Ван Валена, Куртэна) средние времена полувымирания родов и видов. Среднее время полувымирания родов колеблется от 2,3 млн лет у приматов (самая высокая эволюционная скорость) до 8,3 млн лет у хоботных (самая низкая скорость эволюции). На уровне видов (речь идет только об антропогене) изменчивость темпов эволюции увеличивается: наиболее быстро эволюционируют хоботные (среднее время полувымирания вида — 0,18 млн лет), а наиболее медленно — рукокрылые (среднее время полувымирания — 1,6 млн лет). Другими словами, межотрядные различия эволюционных скоростей на видовом уровне достигают порядка величин, т.е. выражены гораздо сильнее, чем для родов, где максимальные разницы (между приматами и хоботными) примерно 3—5-кратны.

Филетические таксономические скорости были оценены для родов, видов и подвидов млекопитающих прежде всего для линии Hyracotherium—Equus от эоцена до наших дней. В этой линии дважды наблюдалось ускорение эволюции — в период позднего эоцена и раннего олигоцена и в раннем—среднем миоцене; в остальное время скорости эволюции были, по-видимому, примерно постоянны. Продолжительность существования сменявших друг друга родов лошадей изменялась не более чем в 2—3 раза (Simpson, 1953). Приблизительно в таких же пределах варьировал возраст рода в

отряде Carnivora начиная с палеоцена и до современности; к моменту экстинкции роды хищников достигали возраста от 2,2 до 4,9 млн лет (Simpson, 1944, 1953).

Вертикальная изменчивость продолжительности существования видов млекопитающих в третичном и четвертичном периодах была гораздо более значительной — в некоторых случаях эволюционные скорости изменялись в 10—20 раз. Куртэн (Kurtén, 1960*a*) приводит следующие оценки средней продолжительности существования видов Mammalia в кайнозое (в млн лет):

	Палеоцен	Неоген	Плейстоцен
Carnivora	1,5	4,6	0,74
Glires (Rodentia+ +Lagomorpha)	—	4,6	0,46
Insectivora	1,4	7,5	0,32
Primates	1,6	3,8	--

Нужно подчеркнуть, что, по данным Куртэна, скорости таксономической эволюции у Mammalia зависели не от отрядной принадлежности, а от смены геологических периодов.

Еще более разнообразны скорости эволюционной дифференциации, ведущей к подвидообразованию. Так, по данным Бирна (Beirne, 1947, по: Simpson, 1953), подавляющее большинство млекопитающих (20 из 22 видов), проникших на Британские острова во время второго интерстадиала последнего оледенения, т.е. 25 000 лет тому назад, в настоящее время достигли подвидового уровня дифференциации, однако представителям девяти из 21 вида, изолированного на Британских островах со времени первого интерстадиала, для этого потребовалось не менее 50 000 лет. Уже упомянутый морской тюлень Phoca vitulina, попавший в условия изоляции в канадских озерах, приобрел подвидовой статус за 3000—8000 лет. За 1000 лет возник новый подвид лесной мыши Apodemus sylvaticus в Исландии (Simpson, 1953), за 500 лет — новый подвид домовой мыши на Фарерских островах (Degerbol, 1939, по: Паавер, 1965). По мнению Майра (1971), сроки подвидообразования у млекопитающих колеблются от 100 до 10000 лет, а у птиц, рыб, насекомых и растений скорости возникновения подвидов варьируют в несколько меньших масштабах, но тоже достаточно широко. Другими словами, подвидовая дифференциация может происходить со скоростями, различающимися на два порядка величин.

О факторах изменчивости скоростей морфологической эволюции

Хотя приведенный материал не слишком обширен, его анализ позволяет прийти к некоторым выводам хотя бы в качестве первого приближения. Можно утверждать, что скорости эволюции, как морфологические, так и таксономические, варьируют в широких пределах в вертикальном и горизонтальном направлениях. Оценки скоростей обнаруживают явную тенденцию к увеличению по мере понижения ранга таксона или уменьшения рассматриваемого промежутка эволюционного времени.

Одно из наиболее популярных объяснений неравномерности темпов морфологической эволюции является адаптационистским, т.е. рассматривает различия в эволюционных скоростях как результат приспособительных реакций на разные констелляции условий среды. Такое объяснение применимо в первую очередь к вертикальной и горизонтальной изменчивости темпов эволюции. Проиллюстрируем возможности и степень убедительности этого и других объяснений на примере скоростей морфологической эволюции третичных и четвертичных млекопитающих.

Как было показано, наиболее высокие скорости изменения размеров тела (выше 10 дарвинов) наблюдались у грызунов, хищных и копытных в антропогене. Такая же закономерность характерна и для таксономических скоростей морфологической эволюции млекопитающих. Как следует из приведенных данных Куртэна (Kurtén, 1960*a*), в плейстоцене они были в 2—3 раза выше, чем в палеоцене, и в 10—20 раз выше, чем в неогене, причем плейстоценовое ускорение таксономической эволюции наблюдалось в пяти разных отрядах млекопитающих. Вполне естественно предположить, как это сделал Куртэн (Kurtén, 1959), что причиной быстрой морфологической эволюции в антропогене была необходимость адаптации млекопитающих к характерным в этот период для Голарктики резким колебаниям климатических условий в отличие от третичного периода, когда изменения среды протекали довольно медленно. По всей вероятности, пертурбации климата в четвертичном периоде действительно оказали существенное влияние на скорости эволюции Mammalia. Однако в силу ряда обстоятельств их нельзя считать единственной причиной, определяющей темпы морфологической эволюции млекопитающих в антропогене.

Во-первых, наряду с высокими морфологическими скоростями у млекопитающих антропогена отмечены и весьма умеренные и даже нулевые (см. табл.6). С В-скоростями (по классификации Куртэна), т.е. близкими к 0,5—1 дарвину, эволюционировали в конце плейстоцена и голоцене Dicrostonyx guilielmi, Ursus arctos priscus, Vulpes vulpes vulpes, Lutra lutra lutra. Нулевые скорости на некоторых отрезках времени отмечены для ряда плейстоценовых полевок Польши.

Во-вторых, наиболее высокие оценки морфологических скоростей получены для голоцена, особенно его второй половины, когда климатические хроноградиенты были значительно менее выражены, чем в плейстоцене или на границе плейстоцена и голоцена.

В-третьих, хотя изменения размеров и обнаруживают параллелизм с изменениями климата, в разных группах животных они могут идти в противоположных направлениях, что противоречит традиционному эколого-физиологическому объяснению, исходящему из правила Бергмана. Так, Куртэн (Kurtén, 1960*b*) показал, что в среднем плейстоцене у хомяков Европы в периоды похолодания наблюдалось увеличение размеров тела, а в периоды потепления — уменьшение, но у Mustela palerminea в том же временном интервале динамика размеров тела была противоположной. Сходная ситуация описана Паавером (1965) для голоценовых млекопитающих Прибалтики: у грызунов и

копытных изменения размеров тела соответствуют ожидаемым на основании правила Бергмана (увеличение при похолодании и уменьшение при потеплении), а у хищных такого параллелизма нет: у бурого медведя и куницы наблюдалось уменьшение размеров в течение всего голоцена, у барсука — увеличение, а европейская дикая кошка, выдра, росомаха, горностай и хорек сохраняли в это время неизменные размеры.

Вероятно, все эти явления могут быть объяснены в рамках селекционистской парадигмы, однако следует допустить по крайней мере частично неадаптивный характер морфологической эволюции млекопитающих в четвертичном периоде, в частности в голоцене. Резкие колебания численности популяций (в частности, "бутылочные горлышки") могли приводить к существенным изменениям аллельных частот в локусах, кодирующих морфологические признаки, за счет чисто стохастических процессов. По-видимому, такие феномены типичны в первую очередь для крупных млекопитающих (хищных, копытных) с относительно низкой интенсивностью размножения; свидетельства в пользу такой точки зрения получены для гепарда (O'Brien et al., 1987), серны (Hartl et al., 1986), снежного барана (Sage, Wolff, 1986).

Можно предполагать, что регистрация высоких морфологических скоростей эволюции у позднеплейстоценовых Mammalia частично связана с применяемым в этом случае уникальным временным масштабом — ни для одного из более ранних периодов истории Земли такие "крупномасштабные" оценки недостижимы (по крайней мере в настоящее время) в первую очередь из-за недостаточной чувствительности методов абсолютного датирования. Вполне вероятно, что и в другие геологические периоды на отдельных отрезках времени, соизмеримых по продолжительности с голоценом, размеры млекопитающих изменялись столь же быстро, как и в конце антропогена. Эволюционная значимость таких эпизодически высоких скоростей может, по-видимому, быть различной. Были приведены данные Куртэна и Паавера, свидетельствующие о возможной обратимости быстрых изменений размеров тела, происходящих в течение нескольких тысяч, а может быть, и десятков тысяч лет. При уменьшении временного масштаба, т.е. при оценке эволюционных скоростей за периоды, измеряемые сотнями тысяч и миллионами лет, как это имеет место при изучении эволюции третичных Mammalia, эпизодические эволюционные спурты остаются незарегистрированными, поскольку они чередуются с периодами стазиса и/или брадителии или с периодами быстрых, но противоположно направленных изменений изучаемого признака. Куртэн (Kurtén, 1959) убедительно показал, что сколько-нибудь длительная эволюция с А-скоростями (порядка 10 дарвинов) невозможна. Так, например, возрастание размеров бурого медведя со скоростью 12,6 дарвина в течение 100 тыс. лет привело бы к появлению животных, в 3,3 раза более крупных, чем исходная форма. Абсурдность такой и аналогичных ситуаций не нуждается в доказательстве.

По всей вероятности, на больших промежутках геологического

времени происходит усреднение высоких и низких эволюционных скоростей, а также разнонаправленных изменений отдельных признаков, что приводит к уменьшению результирующей скорости по сравнению с темпами эволюционных преобразований за короткие промежутки времени. Такую гипотезу предложил Джинджерич (Gingerich, 1983), для объяснения обратной зависимости между оценками морфологических скоростей эволюции и длиной временных интервалов, соответствующих этим скоростям. Она выглядит весьма привлекательной в свете всех обсуждавшихся данных и особенно интересна в связи с представлениями о вековой и хронографической изменчивости морфологических признаков, развитыми Паавером (1965). По его мнению, морфологические изменения, происходящие в течение микроотрезков геологического времени (пример — голоцен), следует относить к событиям особого класса — вековой, или секулярной, изменчивости, представляющей собой не эволюционное, а популяционное явление, поскольку ее существенной характеристикой является обратимость.

На мой взгляд, морфологические изменения, присходящие в микрогеологической шкале времени, нельзя рассматривать так однозначно. Логичнее предполагать, что морфологические различия между конспецифическими хронопопуляциями, разделенными временными промежутками порядка тысяч—десятков тысяч лет, являются следствием нескольких принципиально различных процессов. Во-первых, они могут отражать существование достаточно долговременных и необратимых филогенетических трендов, и тогда скорости эволюционных изменений будут невелики (вспомним приведенные примеры В-скоростей у голоценовых млекопитающих Европы). Во-вторых, различия по морфологическим признакам могут быть результатом существования сравнительно коротких микроэволюционных трендов, соизмеримых по длине с рассматриваемыми микроотрезками геологического времени и характеризующихся полной или почти полной обратимостью, а также (по крайней мере в некоторых случаях) высокими скоростями порядка 10—30 дарвинов. И наконец, в-третьих, определенный вклад в секулярную изменчивость должна, по-видимому, вносить изменчивость хронографическая, т.е. наблюдаемая у млекопитающих от года к году, или от сезона к сезону, или от одной фазы популяционного цикла к другой. Так, длина тела у половозрелых самцов копытного лемминга на стадии пика численности может быть на 20—25% меньше, чем во время демографического спада (Fuller et al., 1975). Значительная хронографическая изменчивость размеров тела наблюдается и у хищных млекопитающих. По данным Юдина (1986), можно вычислить, что кондилобазальная длина черепа у дальневосточной лисицы изменялась от года к году на 0,26—6,93%. Выраженные в дарвинах эти изменения выглядят астрономическими — 2800—69 300. Ясно, что они отражают в основном колебания вокруг популяционной средней, тем более что у лисицы их направление в разные годы было различным. При рассмотрении временных интервалов, измеряемых десятками лет, оценки скоростей несколько уменьшаются, оставаясь все же

чрезвычайно высокими. По данным Раменского (Раменский и др., 1983), кондилобазальная длина черепа у волка на Украине и в Молдавии в течение 56 лет увеличивалась со средней скоростью 0,12% в год (1200 дарвинов), в Кировской области в течение 29 лет — со средней скоростью 0,31% в год (3100 дарвинов). Для соболя Монахов (1988) сообщает об относительном увеличении размеров с погодовой скоростью 0,003 (30 дарвинов) — 0,230% (2300 дарвинов). Хотя и у волка и у соболя наблюдается явная тенденция к увеличению размеров за исследованные промежутки времени, эволюционное значение этого увеличения столь же сомнительно, как и в случае лисы, — нет никаких гарантий в том, что в последующие годы оно не будет компенсировано уменьшением размеров. В то же время нельзя исключить, что обнаруженные Раменским и Монаховым тенденции являются проявлением филетической эволюции, хотя ясно, что столь высокие скорости могут быть лишь чрезвычайно кратким эпизодом.

Чрезвычайно высокая интенсивность хронографической изменчивости позволяет предполагать, что ее вспышки, т.е. резкие скачки в значениях количественных признаков, могут быть частично ответственны за различия между хронопопуляциями, рассматриваемые как проявления секулярной изменчивости, если, например, выборки, разделенные временными промежутками порядка 10^3—10^4 лет, относятся к разным стадиям популяционного цикла или разным сезонам года. Те различия в абсолютных значениях количественного признака, которые в случае хронографической изменчивости соответствуют скоростям, измеряемым тысячами и десятками тысяч дарвинов, будучи отнесенными к тысячелетним промежуткам времени, дадут оценки морфологических скоростей, близкие к тем, которые реально наблюдались у млекопитающих в голоцене. Дальнейшее увеличение рассматриваемых промежутков эволюционного времени повлечет за собой новое уменьшение амплитуды колебаний и средних оценок эволюционных скоростей благодаря усреднению темпов и направлений секулярной изменчивости.

* * *

Из большого круга вопросов, касающихся скоростей морфологической эволюции, в настоящем разделе были затронуты лишь те, которые представляют непосредственный интерес в связи с проблемой соотношения эволюционных преобразований хромосомных наборов и морфологических признаков у млекопитающих. В свете этой проблемы наиболее важны следующие выводы, вытекающие из рассмотренных эмпирических данных.

1. Скорости морфологической эволюции у млекопитающих обнаруживают высокий уровень изменчивости как внутри отдельных филетических линий, так и между ними.

2. Неравномерность эволюционных темпов сильнее всего выражена на микроотрезках геологического времени, для которых характерно чередование периодов быстрых и медленных (вплоть до полного

стазиса) изменений, подчас со сменой направлений преобразования признаков.

3. На длинных отрезках филогенеза происходит усреднение высоких и низких эволюционных скоростей, а также противоположно направленных изменений морфологических признаков. Судя по всему, именно этот феномен в первую очередь ответствен за существование обратной зависимости между оценками темпов морфологической эволюции и продолжительностью рассматриваемых временных интервалов.

НЕРАВНОМЕРНОСТЬ ТЕМПОВ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ КАРИОТИПОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Непостоянство скоростей хромосомной эволюции не вызывает сомнений, хотя их количественные оценки пока немногочисленны. В предыдущих главах были приведены примеры существенных различий по средним темпам эволюции хромосомных наборов между таксонами ранга класса и отряда. Можно добавить, что у цветковых растений хромосомная эволюция в 14 (древесные), 100 (кустарники), 780 (травянистые) раз быстрее, чем у хвойных (Levin, Wilson, 1976); у низших позвоночных и рептилий скорости цитогенетической эволюции были в среднем в 8 (для числа хромосом), 14 (для числа хромосомных плеч) ниже, чем у млекопитающих (Bush et al., 1977). У моллюсков даже в близких по геологическому возрасту родах (что несколько сглаживает различия эволюционных скоростей, как показал Чемберс), принадлежащих к разным классам, средние скорости хромосомной эволюции могут различаться в 13—23 раза (Chambers, 1987). Такого же уровня достигают колебания темпов эволюционной трансформации кариотипов у представителей разных отрядов млекопитающих и разных групп грызунов (см. табл. 1, 2).

Попытаемся выяснить, носит ли изменчивость скоростей хромосомной эволюции хаотический характер или для нее характерны определенные закономерности, которые могут быть использованы при объяснениях характера связи между эволюционными преобразованиями морфологических и цитогенетических структур. Ясно, что для такого анализа необходимо достаточно большое количество информации по абсолютным скоростям эволюции хромосомных наборов.

Изменчивость скоростей хромосомной эволюции

Под скоростью хромосомной эволюции следует понимать число хромосомных перестроек, фиксированных в филетической линии в единицу времени. Прежде чем приступить к рассмотрению конкретных скоростей, нужно обсудить некоторые методические проблемы, связанные с оценкой обеих переменных — числа хромосомных перестроек и продолжительности временного промежутка, в течение которого эти перестройки были фиксированы.

Хромосомная эволюция реконструируется путем сравнения кариотипов двух или более ныне живущих форм, степень родства которых достаточно хорошо известна. Для полной реконструкции, как правило, недостаточно информации о кариотипах, исследованных лишь с помощью рутинной окраски; крайне желательно исследование характера дифференциального окрашивания всех без исключения хромосом набора. В противном случае часть изменений кариотипа может ускользнуть от внимания исследователя и скорости хромосомной эволюции будут занижены по сравнению с реальными. Другим источником ошибок при оценивании темпов хромосомной эволюции являются гомоплазии (независимое появление и фиксация одних и тех же хромосомных мутаций в разных филетических линиях)[1] и реверсии. Хотя ни один из этих феноменов не может быть строго документирован без палеоцитогенетической информации, которая остается недоступной, в пользу их существования свидетельствует ряд косвенных данных, полученных в основном в результате построения цитогенетических классификаций кладистскими методами и сопоставления этих классификаций с филогениями, сконструированными на основе морфологических признаков и генетических расстояний. Было показано, например, что в ходе эволюции восемь видов песчанок трибы Taterillini с высокой вероятностью имели место гомоплазии и реверсии по робертсоновским перестройкам (Qumsiyeh et al., 1987). Столь же вероятно наличие гомоплазий и реверсий в эволюции кариотипов белоногих хомячков рода Peromyscus, которая шла в основном за счет перицентрических инверсий и изменения количества гетерохроматина (Stangl, Baker, 1984). Хорошо обоснован вывод Корти с соавт. (Corti et al., 1986) о том, что лишь существование реверсий и гомоплазий в хромосомной филогении домовой мыши может объяснить наблюдаемое в настоящее время распределение различных центрических слияний в популяциях этого вида. Наличие гомоплазий и реверсий должно приводить к занижению оценок скоростей эволюции кариотипов, причем пока неизвестно, в какой мере постоянна степень смещения оценок в разных филетических линиях. Из данных Камсийе и соавт. (Qumsiyeh et al., 1987) следует, что в филогении Tatera и Gerbillurus примерно четверть робертсоновских перестроек была фиксирована в двух разных филетических линиях независимым образом и приблизительно такова же доля гомоплазий и реверсий у Peromyscus (9 из 32 перицентрических инверсий и добавлений гетерохроматина; Stangl, Baker, 1984). В то же время у неарктических представителей подсемейства Microtinae хромосомные гомоплазии редки (Modi, 1987). Этих примеров явно недостаточно, чтобы составить представление о частоте гомоплазий и реверсий в эволюции хромосомных наборов.

---

[1] Сходное определение гомоплазии содержится, например, в "Филогенетике" Е.О. Уайли (Wiley, 1981), однако при обсуждении конкретных филогений реверсии также часто относят к гомоплазиям. На мой взгляд, эти понятия следует четко разграничивать.

Нет и теоретических оснований, которые позволили бы высказаться в пользу постоянства (равно как и изменчивости) частоты гомоплазий и/или реверсий. Пока можно лишь заключить, что оценки скоростей хромосомной эволюции могут быть занижены по крайней мере на 25%.

Достаточно сложна и проблема определения длительности тех или иных промежутков времени, в течение которых осуществляются те или иные эволюционные преобразования хромосомных наборов, иначе говоря, эволюционный возраст тех современных таксонов, по кариотипам которых воссоздается ход хромосомной эволюции. Даже для эволюционных событий, имевших место в хорошо изученных в палеонтологическом отношении группах, далеко не всегда имеются точные датировки, полученные физико-химическими методами, в результате чего возникают разногласия по поводу возраста таксонов; в подобных случаях при вычислениях скоростей хромосомной эволюции мы принимали самую раннюю из известных нам датировку, т.е. использовали максимальную оценку возраста таксона.

Когда время последовательного ответвления филетических линий современных видов друг от друга или от основного для группы эволюционного ствола было неизвестно, продолжительность существования отдельных линий определялась на основе предположения о монофилетичности рассматриваемой группы. Ясно, что временная продолжительность линий, ведущих от общего предка ко всем современным видам монофилетического таксона, одинакова и равна эволюционному возрасту этого таксона. Если произведена реконструкция предкового для монофилетической группы кариотипа, скорость хромосомной эволюции в филетической линии каждого современного вида данной группы может быть вычислена путем деления числа хромосомных перестроек, разделяющих набор хромосом рецентного вида и анцестральный кариотип, на продолжительность существования всей группы.

Не вдаваясь в обсуждение традиционно спорных вопросов о сути монофилии, валидности ее различных определений и применимости этих определений к разным группам организмов, отмечу только, что наиболее общепринятым до сих пор считается определение Симпсона (Simpson, 1961): "Монофилией называется происхождение некоего таксона по одной или более линиям от одного непосредственно предкового таксона того же... или более низкого ранга". При анализе эволюции хромосомных наборов группы видов от анцестрального кариотипа принцип монофилии применяется в более узком смысле: вне зависимости от таксономического ранга рассматриваемой группы предполагается, что она происходит от одного вида. В противном случае реконструкция предкового кариотипа не отражала бы биологической реальности, так как любой надвидовой таксон в подавляющем большинстве случаев не может быть охарактеризован одним хромосомным набором. Не исключено, что часть реконструкций такого типа искажает реальную эволюционную историю рассматриваемых групп, которые на самом деле могут быть парафилетическими или даже полифилетическими. Интуитивно

Таблица 8

Скорости хромосомной эволюции у млекопитающих использованные литературные источники указаны в тексте

Номер	Таксон	Рассматриваемый промежуток времени, млн лет до наших дней	Общее число хромосомных перестроек в филетической линии	Число хромосомных перестроек за 1 млн лет
1	2	3	4	5
		Chiroptera		
1	Vespertilionidae			
	Myotis	30	4	0,13
	Plecotus	30	11	0,37
	Euderma	30	13	0,43
	Idionycteris	30	11	0,37
		Primates		
2	Cercopithecidae			
	Macaca, Papio, Theropithecus, Lophocebus, Mandrillus, Cercocebus	35	10—11	0,29—0,31
	Colobus, Presbytis	35	17—19	0,48—0,54
3	Pongidae			
	Pongo	17	5	0,29
	Gorilla	9	6	0,67
	Pan	7	6—8	0,86—1,14
		Rodentia		
4	Cricetidae			
	Cricetinae			
	Oryzomys capito	0,7	5	7,14
	O.delicatus	0,7	11	15,71
	O.caliginosus	0,7	6	8,57
	O.alfaroi	0,7	14	20,00
	O.caudatus	0,7	7	10,00
	O.concolor	0,7	10	14,29
	O.bicolor	0,7	11	15,71
	O.cousei	0,7	5	7,14
	O.melanotis	0,7	6	8,57
	O.palustris	0,7	5	7,14
	O.sp.	0,7	7	10,00
5	Peromyscus crinitus	2,5	0	0,00
	P.boylii	2,5	1	0,40
	P.attwateri	2,5	2	0,80
	P.pectoralis	2,5	5	2,00
	P.truei	2,5	6	2,40
	P.difficilis	2,5	3	1,20
	P.mexicanus	2,5	5	2,00
	P.ochraventer	2,5	4	1,60
	P.nudipes	2,5	5	2,00
	P.guatamalensia	2,5	5	2,00

Таблица 8 (продолжение)

1	2	3	4	5
	P.gymnotis	2,5	5	2,00
	P.yucatanicus	2,5	5	2,00
	P.zarhynchus	2,5	5	2,00
	P.melanophrys	2,5	6	2,40
	P.perfulvus	2,5	6	2,40
	P.gossypinus	2,5	7	2,80
	P.leucopus	2,5	16	6,40
	P.maniculatus	2,5	25	10,00
	P.melanotis	2,5	8	3,20
	P.polionotus	2,5	12	4,80
	P.sitkensis	2,5	27	10,80
	P.banderanus	2,5	0	0,00
	P.pirrensis	2,5	6	2,40
	P.merriami	2,5	21	8,40
	P.eremicus	2,5	22	8,80
	P.californicus	2,5	1	0,40
	P.thomasi	2,5	2	0,80
	P.lepturus	2,5	7	2,80
	P.alstoni	2,5	5	2,00
	P.floridanus	2,5	5	2,00
6	Neotoma floridana (I) —	I—III — 0,15	I—II — 1**	I—II — 3,33
	N.albigula (II) —	I—III — 0,10	I—III — 1	I—III — 5,00
	N.micropus (III)*	II—III — 0,15	II—III — 2	II—III — 6,67
7	Clethrionomys rufocanus	2	1	0,50
	C.rutilus	0,25	0	0,00
	C.glareolus	0,25	0	0,00
8	Myopus schisticolor	1,5	17	11,33
9	Microtus arvalis (I) —	I—II — 0,7	20—23	14, 29—16, 43
	M.rossiaemeridionalis —	II—III — 0,7	16	11,43
	(II) — M.kirgisorum (III) —	II—IV — 0,7	8	5,72
	M.transcaspicus (IV)*	III—IV — 0,7	14	10,00
10	Gerbillinae			
	Meriones tristrami	20	2	0,10
	M.crassus	20	9	0,45
	M.lybicus	20	13	0,65
	M.persicus	20	12	0,60
	M.unguiculatus	20	15	0,75
	M.shawi	20	11	0,55
	Pachyuromys duprasi	20	10	0,55
	Gerbillurus tytonis	20	17	0,85
	Tatera guineae	20	7	0,25
	T.sp.cf.nigrita	20	7	0,35
	Taterillus gracilis	20	12	0,60
	T.sp.d'Oursi	20	18	0,90
	T.congicus	20	8	0,40
	Psammomys obesus	20	14	0,70

Таблица 8 (продолжение)

1	2	3	4	5
11	Taterillini			
	Gerbillurus paeba	4,5	11	2,44
	G.vallinus	4,5	23	5,11
	Tatera leucogaster	4,5	7	1,56
	T.nigricauda	4,5	9	2,00
	T.robusta	4,5	12	2,67
	T.afra	4,5	7	1,56
	T.brantsii	4,5	7	1,56
	T.sp.	4,5	10	2,22
12	Muridae			
	Acomys airensis	13	12	0,92
	Arvicanthis niloticus	13	7	0,54
	Aethomys hindei	13	10	0,77
	Dasymys incomtus	13	8	0,62
	Hybomys univittatus	13	6	0,46
	Hylomyscus stella	13	16	1,23
	Lemniscomys barbarus	13	7	0,54
	Lophuromys sikapusi	13	9	0,69
	Mastomys erythroleucus	13	14	1,08
	M.huberti	13	17	1,31
	Malacomys longipes	13	4	0,31
	Myomys daltoni	13	8	0,62
	Mus musculus	13	10	0,77
	Oenomys hypoxanthus	13	9	0,69
	Praomys jacksoni	13	11	0,85
	Rattus norvegicus	13	7	0,54
	Stochomys longicaudatus	13	9	0,60
	Thamnomys gazellae	13	10	0,77
	Uranomys ruddi	13	11	0,85
13	Mus musculus (Италия, Сицилия, Швейцария, Югославия, Греция, Южная Германия, Испания, Шотландия)	0,008 (?)	1—9	125—1125 (?)
		Carnivora		
14	Mustelidae			
	Mustela foina	37	2	0,05
	M.vison	37	14	0,38
	Mustela erminea	37	8	0,22
	M.nivalis	37	10	0,27
	M.putorius	37	11	0,30
	Eira barbata	37	2	0,05
	Galictis vittata	37	2	0,05
	Meles meles	37	6	0,16
	Amblonyx cinerea	37	2	0,05

Таблица 8 (окончание)

1	2	3	4	5
15	Felidae			
	Panthera, Felix, Lynx,Otocolobus, Puma, Prionailurus, Pardofelis,Profelis, Ictailurus, Neofelis,Acinonyx,	40	2	0,05
	Leopardus,Herpailurus,Lynchailurus	40	3	0,08

*При вычислении скоростей хромосомной эволюции в этой группе приведенный в графе 2 промежуток времени был удвоен (объяснения в тексте).

**В этой группе при определении числа хромосомных перестроек был учтен хромосомный полиморфизм.

кажется вероятным, что опасность подобного искажения увеличивается по мере повышения таксономического ранга исследуемой группы. Поэтому наиболее надежными представляются реконструкции цитогенетической эволюции в пределах родов, в меньшей степени — семейств и подсемейств. Все сказанное надо иметь в виду, решая вопрос о степени доверия к оценкам скоростей хромосомной эволюции в обсуждаемых далее примерах.

В табл.8 представлены скорости хромосомной эволюции в некоторых группах млекопитающих, вычисленные на основании литературных и собственных данных. Для вычисления скоростей были избраны группы, относительно которых существуют достаточно полная информация о числе хромосомных перестроек (обязательно с использованием дифференциальной окраски, в основном *G*-, *R*- и *C*-типа), а также доступные палеонтологические сведения как базис для датировок. При определении скоростей хромосомной эволюции за одно эволюционное событие принималась (если нет специальных оговорок) фиксация одной хромосомной перестройки, т.е. гомозиготизация всех представителей данного вида по этой перестройке. Каждый из представленных в таблице случаев нуждается в специальном коментарии.

1. Анцестральный кариотип для семейства Vespertilionidae и количество хромосомных перестроек в филетических линиях четырех родов обыкновенных летучих мышей были определены Стоком (Stock, 1983). "Каталог млекопитающих СССР" (1981) относит время появления семейства к среднему олигоцену, что соответствует 30 млн лет до наших дней.

2. По Пилбиму (1984), церкопитековые обезьяны дивергировали от общего ствола приматов, ведущего к Homo, 30—35 млн лет тому назад. В соответствии с упомянутым принципом мы использовали более консервативную оценку возраста таксона. Число хромосомных перестроек, фиксированных в филетических линиях разных родов Cercopithecidae с момента дивергенции, установлено по схеме хромо-

сомной эволюции в отряде приматов, разработанной в лаборатории Дютрийо (Dutrillaux et al., 1986).

3. Эта же схема была использована для оценки трансформации хромосомных наборов у Pongidae. Время дивергенции разных родов в этой группе определено на основании палеонтологических и молекулярно-биологических данных, суммированных в работе Сакоямы с соавт. (Sakoyama et al., 1987).

4, 5. На основе хромосомных филогений родов рисовых хомяков Oryzomys (Baker et al., 1983) и белоногих хомячков Peromyscus (Stangl, Baker, 1984) оценено число перестроек, отделяющих современные виды от предковой для каждого рода формы. Оценки возраста родов приведены по Ромеру (Romer, 1966).

6. Для лесных хомяков группы Neotoma floridana известны k-число хромосомных перестроек, по которому различаются виды (Mascarello, Hsu, 1976), и по палеонтологическим данным время дивергенции соответствующих филетических линий t (Zimmerman, Nejtek, 1977). На основании этих данных нельзя решить, в какой из двух линий происходили хромосомные перестройки, поэтому скорости хромосомной эволюции вычислялись как $k/(2t)$.

7. По Агаджаняну и Яценко (1984), красно-серая полевка Clethrionomys rufocanus отделилась от общего ствола Clethrionomys 2 млн лет тому назад, в то время как C.rutilus и C.glareolus дивергировали друг от друга в позднем плейстоцене (0,25 млн лет назад). Красно-серая полевка отличается от красной и рыжей полевок, имеющих идентичные кариотипы, одной хромосомной перестройкой (Gamperl, 1982).

8. По оценкам палеотериологов (Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, Яценко, 1984), лесной лемминг Myopus schisticolor ($2n$=31—34) дивергировал от других представителей трибы Lemmini 1,5 млн лет тому назад. Поскольку практически все представители двух остальных родов этой трибы, Lemmus и Synaptomys, имеют очень близкие как при рутинной, так и при G-окраске кариотипы ($2n$=50; R. Rausch, V. Rausch, 1975; Hoffman, Nadler, 1976; Modi, 1987), можно предположить, что хромосомный набор с $2n$=50 идентичен предковому или по крайней мере близок к нему и все многочисленные хромосомные перестройки, которые отличают лесного лемминга от Lemmus и Synaptomys, произошли именно в филетической линии M.schisticolor. Число этих перестроек определено путем сравнения G-исчерченности хромосом M.schhsticolor (Fredga et al., 1976; Гилева и др., 1983) и Lemmus (R. Rausch, V. Rausch, 1975; Гилева и др., 1984).

9. Начало дифференциации внутри надвида Microtus arvalis разные авторы относят к различным периодам раннего плейстоцена (Громов, Поляков, 1977; Малыгин, 1983; Агаджанян, Яценко, 1984). Поэтому в качестве максимальной оценки продолжительности дифференциации обыкновенных полевок следует принять 700 000 лет, что соответствует началу раннего плейстоцена, согласно наиболее общепринятой шкале геологического времени. В книге Малыгина (1983) приведено количество хромосомных перестроек, по которому попарно разли-

чаются виды группы M. arvalis. Как и в случае Neotoma, нельзя решить однозначно, как распределяются эти перестройки по сравниваемым филетическим линиям. Поэтому при вычислении скоростей хромосомной эволюции возраст таксона был удвоен (1,4 млн лет), т.е. была использована формула $k/(2t)$. Нужно иметь в виду, что при таком подходе фактически оценивается скорость хромосомной эволюции, усредненная для двух филетических линий, в каждой из которых реальная скорость может быть существенно выше или ниже средней.

10. Относительно времени появления на эволюционной арене подсемейства песчанок Gerbillinae существуют разные точки зрения. Шалин с соавт. (Chaline et al., 1977) считают, что предками настоящих песчанок (Taterillus, Tatera, Gerbillurus, Meriones) были Myocricetodontinae (средний миоцен). Агаджанян и Яценко (1984) полагают, что отделение песчанок от общего ствола Myomorpha произошло в первой половине миоцена. Поскольку начало миоцена датируется 23—25 млн лет, можно принять, что дифференциация внутри подсемейства песчанок началась 20 млн лет тому назад. Палеонтологические данные не противоречат предположению о монофилетичности Gerbillinae, поэтому представляется оправданной попытка реконструкции хромосомной эволюции в этом подсемействе, предпринятая Вьега-Пекиньо и соавт. (Viegas-Péquignot et al., 1986), которые исходили из гипотезы о монофилии песчанок. Нельзя сказать, что эта попытка увенчалась полным успехом; так, не удалось восстановить ход эволюции кариотипов в роде Gerbillus; не вполне корректной кажется идентификация анцестрального для подсемейства кариотипа как совпадающего с исходным для рода Meriones и близкого к кариотипу M.tristrami набора хромосом, тем более что род Meriones относится к наиболее продвинутым в морфологическом отношении родам трибы Gerbillini, а M.tristrami принадлежит к подроду Pallasiomys, самому продвинутому среди подродов Meriones (Павлинов, 1982). Поэтому приведенные в табл.9 скорости эволюции для песчанок следует рассматривать в значительной степени как предположительные.

11. Предковый кариотип для трибы Taterillini, появление которой относят к раннему плиоцену (4,5 млн лет тому назад), был реконструирован Камсийе с соавт. (Qumsiyeh et al., 1987), что позволило определить число хромосомных перестроек, фиксированных в разных линиях Gerbillurus и Tatera.

12. Появление Muridae Шалин с соавт. (Chaline et al., 1977) относят к миоцену, а Флинн с соавт. (Flynn et al., 1985) указывают, что дивергенция родов Mus и Rattus началась не раньше чем 11—12 млн лет тому назад. В то же время Флинн и соавт. полагают, что древнейшие Muridae (Antemus) существовали уже 13 млн лет тому назад. Эту последнюю дату мы и использовали как точку отсчета эволюционного времени, в течение которого происходила дифференциация и последующая эволюция родов семейства Muridae. Приняв одновременную радиацию всех родов мышиных от общего предка, Вьега-Пекиньо и соавт. (Viegas-Péquignot et al., 1986) реконструировали предковый для семейства кариотип и определили число хромосомных перестроек, фиксированных в ходе эволюции разных родов.

Таблица 9

Скорости хромосомной эволюции у млекопитающих, оцененные для разных по продолжительности промежутков времени

Показатель	Продолжительность периода, млн лет			
	20—30	10—19	1—9	0,1—0,9
Средняя скорость эволюции (число хромосомных перестроек за 1 млн лет)	0,29	0,73	2,89	9,39
Крайние значения скоростей	0,05—0,90	0,29—1,31	0,00—11,33	0,00—20,00
n	51	20	43	21

13. Уникально высокие скорости эволюции кариотипов предполагаются для робертсоновских популяций домовой мыши в Европе, в которых наблюдается от 1 до 9 центрических слияний, отсутствующих в стандартном кариотипе Mus musculus ($2n=NF=40$). Капанна (Capanna, 1982) и вслед за ним Ларсон и соавт. (Larson et al., 1984) считают, что в Южной Европе бурная трансформация кариотипа домовой мыши началась in situ лишь после окончания последнего оледенения, которое они датируют 6000—8000 лет до настоящего времени, ссылаясь на миниобзор Керра (Kerr, 1983). Следует, однако, отметить, что, по мнению подавляющего большинства палеогеографов, почти вся территория Италии и Балканского полуострова (в том числе те районы, где ныне обитают робертсоновские мыши) в течение последних ста тысяч лет была свободна от ледников. Даже во время максимума позднеплейстоценового оледенения на Апеннинском и Балканском полуостровах сформировались лишь немногочисленные горные ледники (Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет, 1982). В то же время известно, что Mus musculus обитала в Европе (Венгрия, Греция, Хиос) уже в среднем плейстоцене (Chaline, 1972; Niethammer, Krapp, 1978). Следовательно, робертсоновские мыши могли эволюционировать in situ в течение сотен тысяч лет, и тогда скорость преобразований их хромосомных наборов следует считать сравнимой с темпами хромосомной эволюции у других грызунов (например, у леммингов или серых полевок).

Нельзя, однако, умолчать о фактах, рассматриваемых как подтверждение недавней дифференциации робертсоновских популяций домовой мыши. Речь идет о результатах исследования дивергенции нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК у домовых мышей из более чем 100 лабораторных линий и популяций Европы, Африки, Америки и Ближнего Востока (Ferris et al., 1983). Среди этих популяций было шесть робертсоновских, в которых наблюдается от двух до девяти центрических слияний. Дивергенция между итальянской популяцией Читтадукале с девятью робертсоновскими слияниями и одной из датских популяций, где мыши имеют стандартный 40-хромосомный кариотип, составляла 0,08%, что

соответствует 20 000—40 000 годам независимой эволюции (по общепринятым оценкам скорость дивергенции митохондриальной ДНК у млекопитающих составляет 2—4% за 1 млн лет). На основании этой единичной оценки авторы заключили, что скорость хромосомной эволюции у робертсоновских мышей равнялась примерно одной перестройке за 1000 лет (по-видимому, фиксация одной перестройки в паре гомологов принималась за два эволюционных события). Этот вывод цитируется другими исследователями (см., напр: Larson et al., 1984), хотя его нельзя считать правомочным, так как расстояния между популяцией Читтадукале и всеми остальными популяциями мышей с $2n$=40 гораздо выше (0,31—1,43), за исключением показателя дивергенции у второй из изученных датских популяций (0,11%). Возможно, близость мышей из Читтадукале и датских Mus объясняется конвергенцией; нельзя исключить и случайное попадание митохондриального генома хотя бы одной итальянской самки в датскую популяцию или датской — в итальянскую (напомним, что митохондриальная ДНК наследуется лишь по женской линии и что гетерозиготные по нескольким робертсоновским слияниям мыши могут давать потомство, хотя их плодовитость и сильно снижена). Расстояние между другими робертсоновскими популяциями и популяциями мышей со стандартным кариотипом также достаточно велико (0,26—1,47%), за исключением дистанции между югославскими мышами с шестью робертсоновскими перестройками и калифорнийскими M.musculus, равной 0,05%. Таким образом, почти все данные по дивергенции митохондриальной ДНК фактически подтверждают длительную (по меньшей мере порядка нескольких сотен тысяч лет) независимую эволюцию робертсоновских популяций мышей. Поэтому оценки скоростей хромосомной эволюции у робертсоновских мышей, полученные на основе данных Капанны и Ферриса с соавт. и приведенные в табл.8, нельзя считать убедительным и в дальнейшем они учитываться не будут.

14, 15. Анцестральные наборы хромосом для двух семейств хищных и число хромосомных перестроек в разных филетических линиях Mustelidae и Felidae оценены по Кутюрье и Дютрийо (Couturier, Dutrillaux, 1986), а геологический возраст семейств — по "Каталогу млекопитающих СССР" (1981).

Из табл. 8 следует, что абсолютные скорости хромосомной эволюции у млекопитающих варьируют в широких пределах, прежде всего в горизонтальном направлении. Приматы и хищные обнаруживают в этом отношении гораздо меньшее разнообразие, чем грызуны—минимальные и максимальные скорости в разных филетических линиях Primates различаются не более чем в 4 раза, а у Carnivora лишь в 7,5 раз. У грызунов же темпы эволюции хромосомных наборов разнятся более чем в 30 раз даже внутри одного подсемейства (Clethrionomys rufocanus—Microtus), т.е. среди животных, достаточно близких в морфологическом и популяционно-экологическом отношении. Нужно подчеркнуть, что в случае полевок столь сильно различающиеся оценки скоростей были получены для сравнимых по продолжительности временных интервалов — немаловажное обстоя-

тельство в свете того существенного влияния временного масштаба на оценки скоростей, которое будет обсуждаться далее.

Вертикальная изменчивость скоростей хромосомной эволюции может быть охарактеризована лишь на примере высших приматов. На основании данных Дютрийо с соавт. (Dutrillaux et al., 1986) легко вычислить, что за 13 млн лет, прошедших с момента дивергенции этих семейств от Cercopithecidae до ответвления линии Pondo, скорость хромосомной эволюции составляла 0,38 хромосомной перестройки за 1 млн лет; в период между дивергенцией Pongo и ответвлением линии Gorilla, равный 8 млн лет, эта скорость была равна 1,38 хромосомной перестройки за 1 млн лет, а за 9 млн лет от момента дивергенции Gorilla до наших дней она равнялась 0,67 хромосомной перестройки за 1 млн лет в линиях Gorilla и Pan troglodytes, 0,89 — в линии Pan paniscus и 0,44 — в линии Homo sapiens.

Как и в случае эволюции морфологических признаков, оценки скоростей хромосомной эволюции зависят от продолжительности временных промежутков, для которых они получены. Эта закономерность очевидна из табл.9, где представлены скорости эволюции кариотипов млекопитающих, усредненные для четырех интервалов эволюционного времени различной длительности. Средние оценки скоростей достоверно возрастают по мере уменьшения временных отрезков, для которых они были определены (F=62,7, p<0,005).

Сходную тенденцию наблюдали у рукокрылых Бейкер и Бикхем (Baker, Bickham, 1980), вычислившие абсолютные скорости хромосомной эволюции для 78 видов из 4 семейств Chiroptera. Скорости фиксации хромосомных перестроек в филетических линиях, ведущих от предковых для семейств кариотипов к хромосомным наборам современных видов (возраст этих линий в среднем был равен 60 млн лет), варьировали от 0 до 0,6 хромосомной перестройки за 1 млн лет (среднее для всех семейств значение — 0,144). В то же время скорость эволюции хромосомных наборов внутри родов рукокрылых (средний эволюционный возраст 9 млн лет) колебалась от 0 до 2,2 хромосомной перестройки за 1 млн лет (средняя для семейства скорость — 0,197).

Следует упомянуть по меньшей мере три фактора, которые могут способствовать существованию обратной зависимости между оценками скоростей хромосомной эволюции и продолжительностью тех временных интервалов, для которых они определены.

Во-первых, в высокой степени вероятно, что при рассмотрении больших отрезков времени увеличивается доля хромосомных перестроек, сначала фиксированных, а потом бесследно исчезнувших в ходе эволюционных преобразований кариотипов и потому неучтенных при реконструкции цитогенетической эволюции по хромосомным наборам рецентных форм. В пользу подобной возможности свидетельствует наличие реверсий (особенно по робертсоновским перестройкам), обнаруживаемых в хромосомной филогении песчанок Tatera и Gerbillurus, а также у Mus, о которых шла речь в начале раздела.

Во-вторых, поскольку ускорение хромосомной эволюции во всех случаях имело место в период, непосредственно предшествующий нашему времени, нельзя исключить, что именно в последние 1—2 млн лет существовали условия, интенсифицировавшие эволюционно-цитогенетические преобразования. Другими словами, можно предположить, что резкие ландшафтно-климатические колебания в плейстоцене оказали заметное влияние на темпы эволюции хромосомных наборов. Это влияние могло осуществляться как за счет действия естественного отбора (если хотя бы некоторые хромосомные перестройки имеют адаптивное значение), так и в результате стохастических процессов типа генетического дрейфа, активизирующихся при прохождении популяциями через "бутылочные горлышки", т.е. достаточно продолжительные стадии крайне низкой численности. Хотя, как было показано в гл. III, для современных популяций млекопитающих такие ситуации нетипичны, плейстоценовые изменения климата могли приводить к катастрофическим популяционным последствиям.

В-третьих, на длительных промежутках геологического времени возможен эффект усреднения малых и больших эволюционных скоростей, чередующихся на следующих друг за другом сравнительно коротких временных отрезках, подобно тому как это наблюдается в случае эволюции морфологических признаков. Косвенным подтверждением такой возможности следует рассматривать данные по размаху изменчивости скоростей эволюции кариотипов млекопитающих, приведенные в табл. 9. Из нее видно, что для интервалов 0,1—0,9 млн. лет пределы вариабельности темпов хромосомной эволюции гораздо шире, чем для более продолжительных периодов времени; скорости варьируют от нулевых значений до очень высоких, равных 20 хромосомным перестройкам за 1 млн лет. Однако в этом случае речь идет об изменчивости эволюционных скоростей в горизонтальном, а не вертикальном направлении. Вертикальная изменчивость темпов цитогенетических преобразований на микроотрезках геологического времени может быть обнаружена лишь на основе точных датировок событий, связанных с дивергенцией линий отдельных видов и с подвидообразованием. Такие датировки, как мы видели на примере робертсоновских Mus musculus, часто не слишком надежны и могут скорее ввести в заблуждение, создавая иллюзию точности при вычислении эволюционных скоростей. Получение валидных оценок скоростей хромосомной эволюции в шкале микрогеологического времени — дело будущего: пока лишь следует заключить, что имеющиеся на сей день факты не противоречат гипотезе об усреднении скоростей на больших отрезках времени как одной из причин обратной зависимости между оценками темпов хромосомной эволюции и продолжительностью соответствующих им периодов времени.

Изменчивость скоростей внутривидовой дифференциации хромосомных наборов

Изменчивость темпов микроэволюции хромосомных наборов должна быть рассмотрена не только в рамках анализа соотношения хромосомной и морфологической эволюции, но и потому, что эти темпы, как было показано в начале книги, представляют интерес в связи с проблемами микроэволюции кариотипов. К сожалению, отсутствие надежных датировок недавних (в геологической шкале времени!) палеоцитогенетических событий не позволяет оценить вертикальную составляющую этой изменчивости и нам придется ограничиться сопоставлением уровней хромосомной диверсификации у некоторых рецентных видов млекопитающих.

Млекопитающие обнаруживают высокое разнообразие темпов географической изменчивости кариотипов. Прежде всего нужно вспомнить, что межпопуляционная вариабельность хромосомных наборов обнаружена лишь у 34,1% изученных в этом отношении видов Mammalia. У остальных млекопитающих, кариотипы которых исследованы более чем в одной популяции, изменчивость отсутствовала.

У многих изменчивых в цитогенетическом отношении видов наблюдается вариабельность лишь одной-двух хромосом; у некоторых млекопитающих обнаружен широкий спектр межпопуляционных хромосомных различий, обусловленный большим числом хромосомных перестроек (иногда более чем 20). У ряда видов высокая интенсивность преобразований хромосомных наборов наблюдается лишь в одной популяции из более чем двух изученных. Такая ситуация обнаружена, например, у енотовидной собаки Nyctereutes procyonides: в Китае и Финляндии хромосомные наборы практически одинаковы, а японские животные отличаются от китайских и финских 16 робертсоновскими перестройками (Mäkinen et al., 1986). Сходная ситуация описана для готтентотского пескороя Cryptomys hottentotus: C.h.hottentotus и C.h.natalensis имеют $2n$ = 54 и NF_A = 100 или 102, в то время как у C.h.damarensis в одной популяции $2n$ = 74, NF_A= 92, а в другой $2n$ = 78, NF_A = 92 (Nevo et al., 1986). У водяного хомячка Scapteromys tumidus (Freitas et al., 1984) в Бразилии обнаружены три цитотипа, отличающихся от анцестрального для вида набора хромосом тремя, четырьмя и девятью хромосомными перестройками (в основном робертсоновскими слияниями).

Известны и другие случаи чрезвычайно высокого разнообразия скоростей внутривидовой дифференциации кариотипов. В этой связи следует прежде всего назвать белоногого хомячка Peromyscus maniculatus, в разных популяциях которого число двуплечих хромосом варьирует от 16 до 42 (Bradshaw, Hsu, 1972) при постоянном диплоидном числе и анцестральном кариотипе, включающем 34 двуплечих элемента (реконструкция Стенгла и Бейкера (Stangl, Baker, 1984). Интенсивная хромосомная вариабельность наблюдается внутри видов американских гоферов Thomomys talpoides, T.bottae и Geomys bursarius (Hart, 1978; Thaeler, 1968; Patton, 1972), однако для них

пока не реконструированы анцестральные кариотипы, и поэтому сложно судить об уровне изменчивости скоростей дифференциации.

Для надвида Ellobius talpinus можно восстановить предковый кариотип с большой степенью надежности. По всей вероятности, он состоял из 52—54 в основном акроцентрических хромосом, поскольку у входящих в состав надвида E.talpinus s.str. $2n=NF=54$,у E.tankrei на большей части ареала $2n = 54$, $NF = 56$ и у E.alaicus $2n=52$, $NF = 54$ (Ляпунова и др., 1984). Таким образом, у обыкновенной слепушонки почти на всем ареале дифференциация кариотипов идет с малой скоростью. В то же время в долинах рек Вахш и Сурхоб (Памиро-Алтай) на участке протяженностью 150 км у E.talpinus обнаружен робертсоновский веер с числом хромосом 54—31. По-видимому, за тот же (а может быть, и более короткий) промежуток времени, когда на основной части ареала у E.talpinus были фиксированы одна-две хромосомные перестройки, в горном Таджикистане появились хромосомные расы, различающиеся 11—12 робертсоновскими транслокациями.

Сходная ситуация наблюдается в надвиде копытных леммингов Dicrostonyx torquatus. Весьма вероятно, что центром формообразования копытных леммингов была Берингия. В древнем или раннем плейстоцене оттуда расселились примитивные предки современных Dicrostonyx, реликтом которых является гудзонский лемминг D.hudsonius (Громов, Поляков, 1977). Доказательством примитивности хромосомного набора D.hudsonius является почти полная его идентичность (при рутинной окраске хромосом — дифференциальная исчерченность у этого вида не была исследована) основному набору хромосом палеарктического D.t.chionopaes из Якутии (Gileva, 1980; Krohne, 1982); единственное различие между этими кариотипами — отсутствие В-хромосом у гудзонского лемминга, в то время как они имеются у D.t.chionopaes (рис. 4). Хромосомные наборы D.t.chionopaes с Чукотки и D.t.torquatus из Большеземельской тундры, с Ямала и с Полярного Урала отличаются от примитивного (по всей вероятности, предкового для надвида или близкого к нему) кариотипа одной робертсоновской перестройкой (центрическим слиянием в случае D.t.torquatus и диссоциацией в случае чукотского D.t.chionopaes; Gileva, 1980). В то же время копытный лемминг о-ва Врангеля D.t.vinogradovi, заслуживающий, судя по всему, видового ранга (Чернявский, Козловский, 1980), имеет хромосомный набор, отличающийся от анцестрального не менее чем 18 хромосомными перестройками (наши данные).

Еще одним ярким примером высокой диверсификации скоростей хромосомной эволюции на внутривидовом или, вернее, на внутринадвидовом уровне является дифференциация кариотипов у мунтжаков (мелких оленей из Юго-Восточной Азии). До недавнего времени между систематиками существовали серьезные разногласия по поводу таксономического статуса форм рода Muntiacus. В любом случае ясно, что в морфологическом отношении все мунтжаки чрезвычайно близки и их объединение в один вид M.muntjak было вполне оправданным (Соколов, 1979). Достаточно вспомнить в этой

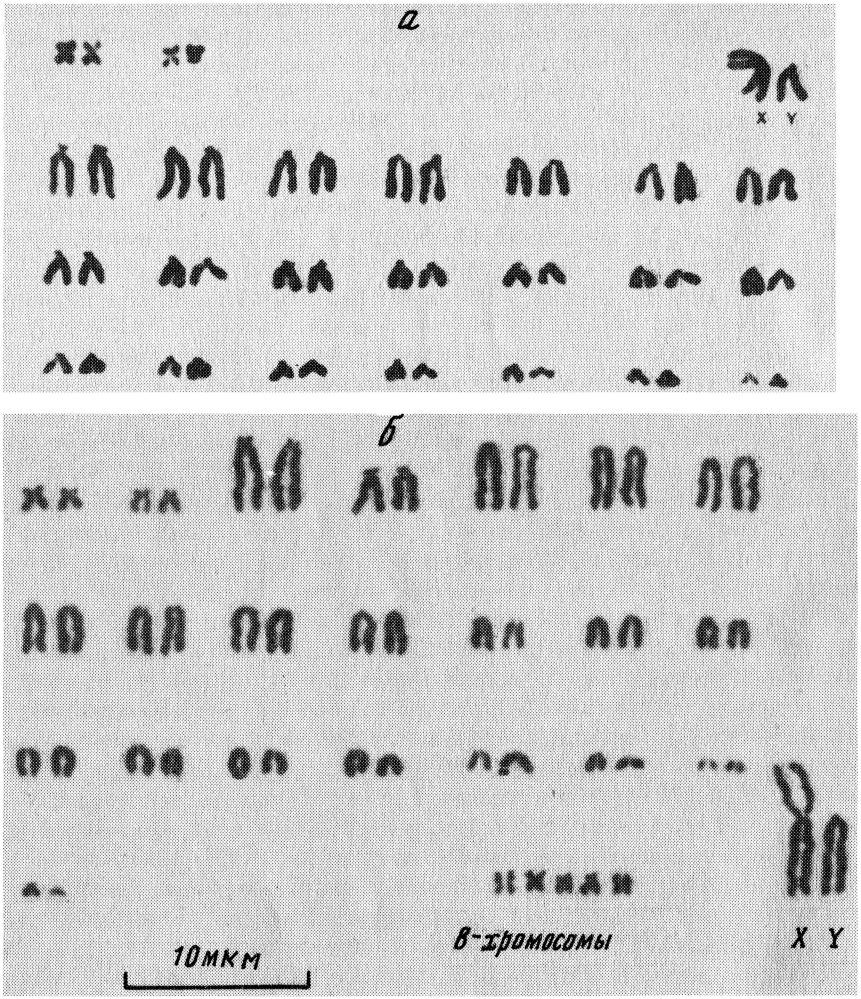


Рис. 4. Хромосомные наборы гудзонского лемминга Dicrostonyx hudsonius (по: Krohne, 1982) (а) и D.t.chinopaes из Якутии (б)

связи историю мунтжаков в Англии, куда они были завезены в XIX начале XX в. и где затем одичали и размножились. В 70-е годы встал вопрос об их систематической принадлежности, так как было известно, что интродуцированные животные принадлежали к двум подвидам — M.m.muntjak и M.m.reevesi. Понадобился цитогенетический анализ и подробное краниометрическое исследование более чем 40 экз., чтобы идентифицировать мунтжаков, обитающих на юге Англии, как M.m.reevesi (D. Chapman, N. Chapman, 1982). На фоне морфологической стабильности хромосомная дифференциация мунтжаков кажется еще боле поразительной, цитогенетическое изучение выявило огромные различия между

M.m.muntjak (2*n*=8♀), M.m.reevesi (2*n*=46), M.m.vaginalis (2*n*=6♀, 7♂), M.m.rooseveltorum (2*n*=6♀) и M.m.feae (2*n*=13♀), в результате чего некоторые из этих форм сейчас безоговорочно признаются самостоятельными видами (Wurster, Benirschke, 1970; Wurster, Atkin, 1972; Shi et al., 1980; Soma et al., 1983; Wurster-Hill, Seidel, 1985). По-видимому, M.muntjak следует рассматривать как надвид. Скорее всего, предковый для этого надвида кариотип был близок к набору хромосом M.m.reevesi, состоящему из 46 акроцентрических хромосом. Об этом свидетельствует наличие сходного кариотипа (2*n*=48♂, 47♀) у Elaphodus cephalophus — единственного вида второго из двух родов, входящего наряду с Muntiacus в подсемейство Cervulinae. Если принять набор хромосом, состоящий из 46 акроцентриков, за анцестральный, окажется, что у разных форм надвида M.muntjak в ходе эволюционного процесса имела место фиксация от 1—2 до менее чем 20 хромосомных перестроек (Shi et al., 1980).

Для того чтобы получить более наглядное представление об интенсивности межпопуляционной хромосомной дифференциации и пределах ее колебаний, были вычислены скорости внутривидовых преобразований хромосомных наборов у некоторых млекопитающих на основании уже упоминавшихся данных, а также оценок средней продолжительности существования видов Mammalia в плейстоцене (Kurtén, 1960a). По Куртэну, эти оценки составляли 0,32 млн лет у насекомоядных, 0,46 млн лет у грызунов (Glires) и 0,74 млн лет у хищных. При вычислении скоростей предполагалось, что процесс географической дифференциации кариотипов продолжался в течение всего периода существования вида, так что полученные оценки, по всей вероятности, несколько занижены. Для определения числа фиксированных хромосомных перестроек кариотипы разных хромосомных рас одного вида сравнивались с исходным для вида хромосомным набором, который реконструировался путем сопоставления рассматриваемых внутривидовых цитотипов с наборами хромосом близких видов. Если реконструкция исходного кариотипа оказывалась невозможной, скорости хромосомной диверсификации вычислялись путем деления числа перестроек, разделяющих разнохромосомные расы, на удвоенный срок существования вида, так как в этом случае было неизвестно, у какой из двух форм происходили преобразования кариотипа.

Были получены следующие оценки скоростей внутривидовой хромосомной дифференциации (число перестроек за 1 млн лет):

Sorex daphaenodon	1,56
Thomomys bottae	20,65 (максимум)
T.umbrinus	29,35 (максимум)
Nectomys squamipes	2,17
Peromyscus maniculatus	14,13 (максимум)
P.leucopus	3,26
Scapteromys tumidus	6,52; 8,70; 19,57
Holochilus braziliensis	8,69
Ellobius talpinus	2,17; 23,92
Microtus juldaschi	2,17; 3,26; 4.34

M.pinetorum	1,09
Sicista subtilis	2,17
Ctenomys pearsoni	4,34
Nyctereutes procyonides	10,81

Хотя эти оценки можно считать лишь ориентировочными, они дают некоторое представление об амплитуде колебаний, присущей темпам внутривидовой диверсификации кариотипов млекопитающих. Эти темпы варьируют в широких пределах — от 0 (у цитогенетически мономорфных видов) до почти 30 перестроек за 1 млн лет. Причины столь значительной вариабельности ясны не более чем причины изменчивости скоростей внутривидовой морфологической дифференциации; некоторые соображения по этому поводу будут высказаны несколько позже.

* * *

Итак, рассмотрение темпов эволюции морфологических структур и хромосомных наборов позволило не только убедиться в их высокой неравномерности, но и обнаружить сходные закономерности в колебаниях скоростей эволюции обеих систем признаков. В свете интересующей нас проблемы соотношения между хромосомной и морфологической эволюцией наиболее существенными из этих закономерностей являются чередование сравнительно коротких периодов быстрых и медленных, подчас обратимых эволюционных изменений, а также усреднение максимальных и минимальных скоростей на длительных отрезках геологического времени. По-видимому, именно эти два фактора в значительной степени ответственны за противоречие между несогласованным характером преобразований кариотипов и морфологических признаков на начальных стадиях эволюционного процесса и хорошим соответствием цитогенетической и экзофенотипической дивергенции филогенетически удаленных таксонов.

По всей вероятности, в большинстве случаев скорости внутривидовой и внутриродовой дифференциации кариотипов и морфологических показателей колеблются асинхронно, что в сочетании с большой амплитудой колебаний приводит к инконгруэнтной трансформации двух систем признаков на ранних этапах эволюционной дивергенции. Ясно, однако, что, несмотря на высокую изменчивость темпов эволюции и обратимость некоторых (скорее всего, малых) эволюционных новаций, эволюция как хромосомных наборов, так и экзофенотипов носит в целом поступательный характер. Это обстоятельство наряду со сглаживанием колебаний эволюционных скоростей на больших промежутках времени приводит к тому, что конгруэнтность уровней хромосомной и морфологической дивергенции возрастает по мере повышения ранга сравниваемых таксонов Все же необходимо отметить, что пространство эволюционных возможностей для хромосомных наборов явно меньше, чем для морфологических структур: цитогенетические дистанции (по крайней мере для

митотических хромосом) между таксонами рангом выше класса уже не соответствует расстояниям, основанным на традиционных систематических критериях. При повышении ранга таксона до надкласса и далее морфологические дистанции возрастают, а показатели цитогенетической дивергенции варьируют случайным образом. В результате хромосомные расстояния между цветковыми растениями и млекопитающими оказываются не больше чем между различными классами позвоночных животных или типами сосудистых растений. Дело, по-видимому, в том, что в пределах типа—подтипа полностью или почти полностью реализуются эволюционные возможности эукариотической хромосомы, имеющей единую структурно-функциональную организацию у всех многоклеточных животных и растений. Это единство позволяет надеяться, что эволюционно-цитогенетические закономерности, обнаруживаемые у млекопитающих, свойственны и другим эукариотам, обладающим перекрестным оплодотворением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все обсуждавшиеся в предыдущих главах эволюционно-цитогенетические закономерности в той или иной степени связаны с центральной для биологии проблемой движущих сил эволюционного процесса. В первую очередь это относится к неравномерности эволюционных скоростей, которая служит предметом острых дискуссий между адептами селекционизма и сторонниками теории нейтральной эволюции.

Изменчивость темпов эволюционного процесса традиционно используется в качестве аргумента в пользу адаптивного характера эволюции — в первую очередь фенотипической и в меньшей мере хромосомной. Речь идет прежде всего о концепциях адаптивной радиации, адаптивных зон и квантовой эволюции, которые связывают высокие эволюционные скорости преобразований морфологических признаков во многих группах живых организмов с прорывом в новые адаптивные зоны и необходимостью быстрого приспособления к новым биотическим и абиотическим условиям в ходе освоения этих зон (Simpson, 1944, 1953). Близкие представления лежат в основе модели канализованной хромосомной эволюции (Bickham, Baker, 1979), которая описывает процесс эволюции кариотипов исходя из предположения о существенном влиянии цитогенетической организации генома на приспособленность особи. Согласно модели Бикхема и Бейкера, число и размеры групп сцепления (т.е. хромосом), положение центромер и другие характеристики кариотипа подвергаются наиболее сильному давлению отбора в тот период, когда группа организмов попадает в новую адаптивную зону, и именно в это время следует ожидать наиболее высоких скоростей хромосомной эволюции. В тех группах, где в результате подобных процессов уже сформированы оптимальные для данной адаптивной зоны кариотипы, должны наблюдаться умеренные и низкие скорости преобразований хромосомных наборов. Попытки верификации гипотезы канализованной эволюции не увенчались успехом (Sites, Moritz, 1987); по-видимому, адаптивное значение преобразований цитогенетической организации генома невелико, если вообще имеет место.

Сейчас ясно, что неравномерность эволюционных скоростей отнюдь не всегда свидетельствует об адаптивной природе преобразований, о которых идет речь. Даже в случае морфологической эволюции селекционистское объяснение далеко не всегда выглядит убедительным (Gould, Lewontin, 1979). Особый интерес с этой точки зрения представляют закономерности молекулярной эволюции, на примере

которых можно продемонстрировать неравномерность эволюционных темпов, не контролируемую отбором.

Споры вокруг нейтральности молекулярной эволюции до сих пор не утихли, но в настоящее время мало кто сомневается в том, что 90—95% синонимичных, или "молчащих", замещений нуклеотидов (т.е. замещений, не меняющих смысл кодона) не имеют фенотипического эффекта и, следовательно, селективно нейтральны (Britten, 1986). Остальные замещения и иные изменения нуклеотидных последовательностей могут иметь селективное значение, поэтому значимость естественного отбора как фактора, определяющего колебания скоростей эволюции генома, оценивают, сравнивая изменчивость темпов синонимических и несинонимических замещений в индивидуальных генах. Оказалось, что в обоих случаях вариации в скоростях молекулярной эволюции значительно превышают тот уровень изменчивости, который должен был бы наблюдаться при стохастическом постоянстве эволюционных скоростей, т.е. равномерном ходе эволюционных часов (см., напр.: Langley, Fitch, 1974; Wu, Li, 1985). Бриттен (Britten, 1986) обобщил данные по скоростям синонимичных замещений для наиболее подробно изученных в этом отношении групп животных. Он выделил два типа скоростей, различающихся между собой примерно в 5 раз. Первый, "быстрый", тип наблюдается у грызунов, морских ежей и дрозофилы: второй, "медленный" характерен для высших приматов и некоторых птиц. Скорость нуклеотидных замещений заметно снизилась в ходе эволюции приматов. Этот вывод подтвердили Ли и Танимура (Li, Tanimura, 1987), сообщившие, что у грызунов средняя скорость синонимических замен в 4—10 раз больше, чем у гоминоидов, и только в 3—6 раз выше, чем у капуцинов и павианов. В филетической линии человека произошло дальнейшее замедление молекулярной эволюции. По скорости "молчащих" замещений парнокопытные занимают промежуточное положение между грызунами и приматами; темпы замещений у них меньше, чем у грызунов, но лишь в 2—4 раза.

Доказательства неравномерности эволюции нуклеотидных последовательностей были получены и методом молекулярной гибридизации ДНК—ДНК, который позволяет оценивать уровень дивергенции для фракции уникальных и повторяющихся последовательностей в целом. По Бриттену, даже в случае уникальных последовательностей лишь 5 — 10% фракции кодирует включение аминокислот в белки; следовательно, молекулярная гибридизация позволяет в первую очередь оценить число нуклеотидных замещений, почти не подвергающихся давлению отбора. Метод гибридизации ДНК—ДНК был широко использован Сибли и Олквистом (Sibley, Ahlquist, 1983, 1984) для определения филогенетических отношений у птиц и высших приматов, причем в течение ряда лет эти исследователи принимали гипотезу о постоянстве эволюционных скоростей, т.е. о равномерности хода молекулярных часов. Однако на их собственных материалах, надлежащим образом проанализированных, была продемонстрирована существенная изменчивость скоростей молекулярной эволюции во многих филогенетических линиях птиц и

у приматов (Cracraft, 1987; Houde, 1987). Недавно и сами Сибли и Олквист (Sibley et al., 1987) сообщили, что по новым данным темпы эволюционной дивергенции геномов птиц варьируют заметным образом.

Таким образом, скорости молекулярной эволюции варьируют как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении при видимом отсутствии заметных давлений отбора. В качестве возможных причин этих колебаний рассматривают прежде всего два феномена, которые могут иметь существенное значение и в связи с неравномерностью хромосомной (а может быть, отчасти и морфологической) эволюции, поэтому следует остановиться на них подробнее.

Создатель теории нейтральной эволюции М. Кимура в свое время показал, что скорость фиксации нейтральных мутаций, выраженная через число мутационных замен на поколение, независимо от размера популяций равна скорости мутирования в расчете на гамету (Kimura, 1962). Во всех цитированных работах оценки скоростей вычислялись для астрономического времени, поэтому, пытаясь спасти концепцию молекулярных часов, ее сторонники предлагают заменить астрономическое время биологическим, т.е. рассчитывать эволюционные скорости не на единицу времени, а на поколение. По мнению Сибли и Олквиста (Sibley et al., 1987), такой метод расчета восстановит примерное равенство скоростей молекулярной эволюции в разных группах птиц, однако пока они не привели соответствующих количественных данных. В большинстве случаев аргументация за и против постоянства темпов молекулярной эволюции в биологическом времени носит чисто качественный характер. Так, Бриттен отрицает существование связи между продолжительностью поколения и эволюционными скоростями на том основании, что скорости близки у дрозофилы, морских ежей и грызунов, продолжительность генерации у которых резко различна. Кимура также считает, что продолжительность поколения не оказывает существенного влияния на эволюционные скорости (1985). Вместо этого он предлагает учитывать число делений в герминативных клетках, поскольку спонтанные мутации появляются в основном в результате ошибок репликации ДНК в каждом клеточном цикле. Реализация подобного подхода весьма затруднительна, поскольку оценки числа клеточных генераций в герминативных линиях разных организмов достаточно противоречивы. Так, по данным Кимура, у человека это число равно 20 на поколение, а у мыши — 16, что в пересчете на единицу времени дает 0,67 для человека и 32 для мыши за год (если принять продолжительность поколений равной 30 годам и 0,5 года соответственно). В то же время Ву и Ли (Wu, Li, 1985) указывают, что число делений в герминативных клетках за год у мыши лишь в 7,5 раза больше, чем у человека. Любопытно, что Кимура использует данные по числу генераций герминативных клеток для подтверждения тезиса о постоянстве скоростей молекулярной эволюции, а Ву и Ли — для объяснения их неравномерности. Ясно, что эта проблема требует специального и подробного изучения, и в настоящее время даже предварительный вывод о роли продолжительности поколений и

числа делений в клетках зародышевого пути в детерминации эволюционных темпов был бы преждевременным.

Вторым феноменом, привлекаемым для объяснения неравномерности скоростей молекулярной эволюции, является изменчивость частоты спонтанного мутирования различных участков генома (речь идет пока лишь о генных мутациях). У прокариот и эукариот частота мутаций на геном за поколение колеблется от $4 \cdot 10^{-10}$ до $2 \cdot 10^{-4}$ (Айала). 1984) и находится под контролем генов, увеличивающих и уменьшающих частоту мутаций (мутаторов и антимутаторов). В настоящее время нет сомнений в существовании подвижных элементов генома (транспозонов), перемещение которых связано со вспышками генных мутаций. Естественно предположить, что вариации в интенсивности мутирования являются фактором, во многом определяющим изменчивость скоростей эволюции нуклеотидных последовательностей, не находящихся под заметным давлением отбора (Thompson, Woodruff, 1978).

Итак, есть веские основания считать, что неравномерность темпов молекулярной эволюции может быть объяснена в рамках гипотезы о ее преимущественно нейтральном характере. Вспомним результаты анализа фенотипических эффектов и влияния на приспособленность хромосомных перестроек тех типов, которые наиболее часто принимают участие в эволюционных преобразованиях кариотипов. Этот анализ показал, что в большинстве случаев селективное значение сбалансированных хромосомных перестроек невелико и, следовательно, процессы их эволюционной фиксации должны во многом зависеть от стохастических процессов типа случайного дрейфа. Тогда следует ожидать, что, как и в случае молекулярной эволюции, скорости эволюционных преобразований кариотипов могут зависеть от продолжительности поколений и частоты спонтанных мутаций. Было показано, что значение первого из этих двух факторов пока не может быть оценено однозначно; относительно частоты мутирования известно несколько больше.

Поскольку хромосомные мутации являются редкими событиями, репрезентативное оценивание их частот требует больших выборок, которые реальны для немногих объектов (следует подчеркнуть, что речь идет не о мутациях в соматических клетках, а о частоте появления особей, являющихся носителями спонтанных хромосомных мутаций). Обычно частота носителей сбалансированных хромосомных мутаций составляет доли процента: около 0,5% — у человека (Jacobs, 1977), 0,13% — у крупного рогатого скота (Popescu, 1977) и т.д. Однако нас интересуют в первую очередь не абсолютные оценки, а пределы их колебаний, и по этому поводу фактическая информация невелика. Неслучайное распределение частоты появления мутантов во времени было неоднократно отмечено у человека (Бочков, 1978; Morton et al., 1982). Гораздо более обширный и выразительный материал имеется по дрозофиле; у нее, например, обнаружены существенные (в 5 раз и более) различия в частоте хромосомных аберраций между линиями, основатели которых были отловлены в географически удаленных популяциях, различавшихся,

по-видимому, по числу и характеру генов-мутаторов (Yamaguchi, Mukai, 1974). Еще более разительные колебания в частоте хромосомных аберраций обнаруживаются под влиянием подвижных генетических элементов, которые индуцируют не только генные, но и хромосомные мутации (Kidwell et al., 1977). Так, в экспериментах Вудруфа и Томпсона доля сперматоцитов с хромосомными разрывами возрастала под влиянием транспозиций подвижных элементов, принадлежащих к системе гибридного дисгенеза, от 0 до 23% (Woodruff, Thompson, 1982).

Хотя в обычных линиях дрозофилы транспозиции довольно редки (частота их менее 10^{-5}), специфические условия, подобные гибридному дисгенезу, способны вызвать уже неоднократно упоминавшиеся "транспозиционные взрывы", т.е. дестабилизацию генома, сопровождающуюся не только генными, но и многочисленными хромосомными мутациями (Герасимова и др., 1984). Именно такие взрывы могли быть ответственны за появление мутантов, несущих одновременно серии хромосомных перестроек, о которых шла речь в главе, посвященной хромосомному видообразованию. Правда, эволюционное будущее множественных мутантов более чем сомнительно из-за повреждающего действия хромосомных мутаций на фенотип и плодовитость, которого следует ожидать с большой вероятностью. Однако транспозиции подвижных генетических элементов должны приводить и к повышению частоты единичных сбалансированных хромосомных мутаций, не понижающих заметным образом приспособленность их гомо- и гетерозиготных носителей и являющихся основным материалом хромосомной эволюции. Вероятность фиксации этих мутаций может увеличиваться и благодаря тому, что транспозиции часто происходят в премейотических герминативных клетках, что влечет за собой появление "пучков" потомков с одинаковым кариотипом (Герасимова, 1985)

Нужно признать, что истинное значение транспозиций подвижных элементов как агента, инициирующего вспышки спонтанных мутаций в природных популяциях, пока не вполне ясно. И все же предположение об изменчивости темпов мутационного процесса (какие бы генетические механизмы за ней не стояли) как фактора неравномерности не только молекулярной, но и цитогенетической эволюции генома представляется вполне правомерным. Другими словами, можно предполагать, что мутационный процесс — это относится и к генным, и к хромосомным мутациям — осуществляется путем коротких спуртов и чередующихся с ними периодов относительного покоя, благодаря чему скорости эволюции геномных и фенотипических характеристик, не имеющих существенного адаптивного значения, обнаруживают ту неравномерность, которая является, как было показано, их неотъемлемым свойством. В то же время темпы эволюционных изменений селективно значимых признаков должны в большой степени зависеть от давления естественного отбора. По всей вероятности, его участие в эволюции хромосомных наборов и молекулярных преобразованиях

некодирующей части генома гораздо менее значимо, чем в эволюционной трансформации фенотипа.

Для всех трех рассматриваемых систем признаков (молекулярных, цитогенетических и морфологических) характерны не только резкие колебания макроэволюционных скоростей, но и существенные вариации интенсивности их внутривидовой дифференциации. Эти вариации хорошо документированы для микроэволюционных преобразований кариотипов и экзофенотипических характеристик; исследование внутривидовой вариабельности молекулярной организации генома стало возможным лишь в последние годы благодаря стремительному прогрессу экспериментальных методов, который позволил выявить значительную индивидуальную изменчивость ядерного и митохондриального геномов у многих видов эукариот. Впечатляюще высокий уровень изменчивости отмечен для минисателлита у млекопитающих и птиц. Он настолько велик, что делает возможным индивидуальное типирование, подобное дерматоглифическому (Hill, 1987). В пределах минисателлитных последовательностей гипервариабельные участки тесно соседствуют с эволюционно консервативными, т.е. обнаруживающими гомологию у птиц и млекопитающих разных отрядов, что свидетельствует о высокой амплитуде колебаний эволюционных темпов даже на внутригеномном уровне. Можно заключить, что пунктуалистская модель Элдреджа и Гоулда, описывающая макроэволюцию фенотипов как чередование длительных периодов стазиса и кратких стадий революционных преобразований, в большой мере применима и к морфологическим, хромосомным и молекулярным изменениям, которые происходят за относительно небольшие промежутки геологического времени, соответствующие продолжительности существования таксонов видового ранга.

Единство закономерностей, характерных для динамики скоростей морфологической, хромосомной и молекулярной эволюции, представляется наиболее замечательным из всех обсуждавшихся феноменов, тем более что эволюционные преобразования экзофенотипов, хромосомных наборов и некодирующих нуклеотидных последовательностей не связаны между собой жесткими причинными связями и осуществляются во многом независимо. В основе этого единства лежат пока неизвестные, но несомненно фундаментальные свойства организмов, имманентно присущие живым системам. Хочется верить, что объяснение этих свойств — дело недалекого будущего.

SUMMARY

The book deals with some problems concerning chromosomal diversity and its significance for the evolutionary process. It has been shown that the destinies of the intraspecific systems of chromosomal variability may be different. The overwhelming majority of these systems does not endure the speciation event but the systems that involve structural heterochromatin can be transmitted from ancestral species to their descendant ones.

The current state of the concept of chromosomal speciation is considered. It is concluded that the speciation due to only the isolating effect of chromosomal rearrangements is unlikely to occur, because in practically all the cases cited as the evidence of chromosomal speciation there took place a genetic differentiation of chromosomal forms.

The relationship between the morphological and chromosomal evolution of mammals is analysed for various levels of taxonomic integration. Phenotypic effects of spontaneous chromosomal rearrangements are reviewed. It turned out that the geographic differentiation of karyotypes and the exophenotypical diversification are usually independent in mammals but on higher taxonomic levels is a rather good congruence beetween the cytogenetic and the morphological divergence. This contradiction is explained as resulting from the variation of evolutionary rates. Both the cytogenetic and the morphological evolution proceeds in alternating periods of rapid and slow changes, these fluctuations being not synchronized for chromosomes and morphology. Howerer the fluctuations are averaged for the long intervals of geological time, and so a good concordance results between the estimates of chromosomal and organismal divergence. Numerous data on the variation of rates of chromosomal and morphological evolution are presented.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А.К., Яценко В.Н. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Проблемы изменчивости и филогении млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1984. С. 135—190.

Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 230 с.

Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. II. Добавочные хромосомы при селекции животных по поведению // Генетика. 1974. Т. 10, № 8. С. 83—91.

Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. С. 95—311.

Большаков В.Н., Покровский А.В., Кузнецов И.А. и др. Гибридизация и морфологическая характеристика форм в группе памирской (Microtus juldaschi) и арчевой (Microtus carruthersi) полевок // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 11. С. 1726—1734.

Босток К., Самнер Э. Хромосома эукариотической клетки. М.: Мир, 1981. 598 с.

Бочков Н.П. Генетика человека. М.: Медицина, 1978. 381 с.

Бродхерст П.Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975. С. 39—58.

Быкова Г.В., Гилева Э.А., Большаков В.Н. Кариосистематика Clethrionomys и Alticola (Rodentia, Microtinae): Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость у C. frater, C. glareolus, C. rufocanus, C. rutilus // Внутри и межпопуляционная измен-чивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 6—10.

Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 299 с.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. Морфометрические особенности M^3 популяций лемминговидной полевки и их хромосомная дифференциация // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 22—25.

Воронцов Н.Н., Коробицына К.В., Надлер Ч.Ф. и др. Цитогенетическая дифференциация и границы видов у настоящих баранов (Ovis s. str.) Палеарктики // Зоол. журн. 1972. Т. 51, № 8. С. 1109—1122.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Иваницкая Е.Ю. и др. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. I. Географическая изменчивость морфологии Y-хромосомы у полевок рода Clethrionomys (Rodentia, Microtinae) // Генетика. 1978. Т. 14, № 8. С. 1432—1446.

Воронцов Н.Н., Якименко Л.В. Морфометрический анализ изменчивости черепа слепушонок (Ellobius talpinus) // Зоол. журн. 1984. Т. 63, № 12. С. 1859—1871.

ГерасимоваТ.И. Молекулярные основы гибридного дисгенеза // Генетика. 1985. Т. 21, № 1. С. 5—14.

Герасимова Т.И., Мизрохи Л.Ю., Георгиев Г.П. "Транспозиционные взрывы" в генетически дестабилизированных линиях Drosophila melanogaster // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274, № 6. С. 1743—1746.

Гилева Э.А. Эволюция половых хромосом у млекопитающих // Итоги науки и техники: Общая генетика. М., 1981. Т. 7. С. 13—88.

Гилева Э.А., Балахонов В.С., Большаков В.Н. и др. Географическая изменчивость числа β-хромосом у копытного лемминга // Информационные материалы экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 61.

Гилева Э.А., Большаков В.Н., Садыков О.Ф., Омариев Т.И. Хромосомная изменчивость и аберрантное соотношение полов в двух уральских популяциях лесного лемминга Myopus schisticolor Lillijeborg, 1884 // Докл. АН СССР. 1983. Т. 270, № 2. С. 453—456.

Гилева Э.А., Большаков В.Н., Черноусова Н.Ф., Мамина В.П. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (Microtus juldaschi) и арчевой (M. Carruthersi)

полевок и данные об их редпродуктивной изоляции // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 6. С. 912—922.

Гилева Э.А., Васильева И.А., Васильев А.Г. Изменчивость краниологических показателей у хромосомных рас леммингoвидной полевки // Генетико-селекционные исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 14—16.

Гилева Э.А., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Хромосомные наборы и систематика настоящих леммингов Lemmus Link, 1795 // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 1. С. 105—114.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР: Млекопитающие: Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. Т. 3, вып. 8. 504 с.

Демин Ю.С., Мазин С.М. Обнаружение и анализ t-гаплотипов в городских популяциях домовой мыши (Mus musculus L.) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277, № 6. С. 1476—1478.

Дерягин Г.В. Структурно-функциональное разнообразие кариотипа человека // Итоги науки и техники: Общая генетика. М., 1981. Т. 7. С. 153—196.

Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 591 с.

Дыбан А.П., Баранов В.С. Цитогенетика развития млекопитающих. М.: Наука, 1978. 216 с.

Зажигин В.С. Ранние этапы эволюции копытных леммингов Dicrostronychini, Microtinae, Rodentia —характерных представителей субарктической фауны Берингии // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 280—288.

Иваницкая Е.Ю. Таксономический и цитогенетический анализ трансберингийских связей землероек-бурозубок (Sorex: Insectivora) и пищух (Ochotona: Lagomorpha): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.

Каталог млекопитающих СССР: Плиоцен—современность. Л.: Наука, 1981. 455 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.

Крушинский Л.В., Дыбан А.П., Полетаева И.И. и др. Способность к экстраполяции у лабораторных мышей с робертсоновскими транслокациями хромосом // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231, № 3. С. 759—761.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Ляпунова Е.А., Ивницкий С.В., Кораблев В.Н., Янина И.Ю. Полный робертсоновский веер хромосомных форм слепушонок надвида Ellobius talpinus // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274, № 5. С. 1209—1219.

Ляпунова Е.А., Якименко Л.В. Генетика слепушонок (Ellobius, Rodentia) Сообщ. IV. Снижение плодовитости гибридов разнохромосомных форм слепушонок надвида Ellobius talpinus // Генетика. 1985. Т. 21, № 12. С. 1960—1969.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 205 с.

Мейер М.Н. Систематика и внутривидовая изменчивость серых полевок Дальнего Востока (Rodentia, Cricetidae) // Систематика и морфология млекопитающих. Л., 1978. С. 3—62.

Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188, № 6. 1411—1414.

Микельсаар В.Н., Киви С.Ю., Илус Т.А. Хромосомные варианты и рост человека // Полиморфизм хромосом у человека. М.: Медицина, 1981. С. 107—116.

Монахов В.Г. Динамика размерной структуры некоторых популяций соболя в СССР // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 18—26.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М. : Мир, 1973. 227 с.

Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 404 с.

Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965. 493 с.

Павлинов И.Я. Филогения и классификация подсемейства песчанок Gerbillinae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 2. С. 19—31.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет: Атлас-монография. М.: Наука, 1982. 154 с.

Пилбим Д. Происхождение гоминоидов и гоминид // В мире науки. 1984. № 5. С. 38—48.

Подугольникова О.А., Сушанло Х.М., Блюмина М.Г., Прокофьева-Бельговская А.А. Полиморфизм гетерохроматических районов хромосом 1, 9, 16 и Y и умственная отсталость // Генетика. 1984. Т. 20, № 1. С. 177—182.

Покровский А.В., Кузнецова И.А., Коурова Т.П. О некоторых биологических особенностях памирской (Microtus juldaschi) и арчевой (M. carruthersi) полевок: (экспериментальные данные) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 11. С. 1735—1739.

Прокофьева-Бельговская А.А. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1986. 431 с.

Раменский С.Е., Гурский И.Г., Павлов М.П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Количественные методы в экологии позвоночных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 92—102.

Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория: (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46—64.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 143 с.

Соболев Д.Н. Начала исторической биогенетики. Госиздат Украины, 1924. 202 с.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1973. 432 с.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1977. Т. 2. 494 с.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. Т. 3. 528 с.

Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Изменчивость кариотипа степной мышовки (Sicista subtilis Pallas) и обоснование видовой самостоятельности S. severtzovi Ognev // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 11. С. 1884—1692.

Соколов В.Е., Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., Данилкин А.А. Хромосомные различия двух подвидов косули—Capreolus capreolus capreolus и C.c. pygargus Pall. // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 7. С. 1109—1112.

Суонсон К., Мерц., Янг У. Цитогенетика. М.: Мир, 1969. 279 с.

Темботов А.К., Хатухов А.М., Шхамамишев Х.Х. Опыт изучения систематики и эволюции млекопитающих Кавказа на примере рода Pitymys // Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. териол. об-ва: Тезисы докл. М., 1982. Т. 1. С. 80—82.

Харрисон Д., Уайнер Д., Тэннер Д. и др. Биология человека. М.: Мир, 1979. 611 с.

Хатухов А.М. Кустарниковые полевки Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 22 с.

Цветкова Т.Г. С-полиморфизм хромосом в группе супружеских пар с отягощенным акушерским анамнезом // Полиморфизм хромосом у человека. М.: Медицина, 1981. С. 163—175.

Чернявский Ф.Б. О характере географической изменчивости некоторых видов млекопитающих Северо-Восточной Сибири (клинальная изменчивость и концепция подвида) // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33, № 4. С. 437—450.

Чернявский Ф.Б., Козловский А.И. Видовой статус и история копытных леммингов (Dicrostonyx, Rodentia) острова Врангеля // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 2. С. 226—233.

Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. М.: Наука, 1982. 162 с.

Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 5—45.

Шмальгаузен И.И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением // Рост животных. М., 1935. С. 61—73.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 492 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973. 216 с.

Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.

Якименко Л.В., Воронцов Н.Н. Морфотипическая изменчивость кариологически дифференцированных популяций слепушонки надвида Ellobius talpinus // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 276—289.

Aimi M. A revised classification of the Japanese red-backed voles // Mem.Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. biol. 1980. Vol. 8, N 1. P. 35—84.

Anderson L.K.., Stack S.N., Mitchell S.B. An investigation on the basis of a current hypothesis for the lack of G-banding in plant chromosomes // Exp. Cell. Res. 1982. Vol. 138, N 2. P. 433—436.

Armendares S., Lisker R., Mutchinisk O. et al. Absence of correlation between Y chromosome heterochromatin and several anthropometric measurements in a Mexican population // Hum. Genet. 1983. Vol. 63, N 3. P. 283—284.

Arnason U. Comparative chromosome studies Cetaceae // Hereditas. 1974. Vol. 77, N 1. P. 1—36.

Avise J.C., Gold J.R. Chromosomal divergence and speciation in two families of North American fishes // Evolution. 1977. Vol. 31, N 1. P. 1—13.

Baccus R., Ryman N., Smith M.H. et al. Genetic variability and differentiation of large grazing mammals // J. Mammal. 1983. Vol. 64, N 1. P. 109—120.

Bader R.S. Variability and evolutionary rate in the oreodonts // Evolution. 1955. Vol. 9, N 2. P. 119—140.

Baker R.J. Chromosome flow between chromosomally characterized taxa of a volant mammal Uroderma bilobatum (Chiroptera: Phyllostomatidae) // Ibid. 1981. Vol. 35, N 2. P. 296—305.

Baker R.J., Atchley W.R., McDaniel W.R. Karyology and morphometrics of Peters tent-making bat, Uroderma bilobatum Peters (Chiroptera, Phyllostomatidae) // Syst. Zool. 1972. Vol. 21, N 4. P. 414—429.

Baker R.J., Bickham J.W. Karyotypic evolution in bats: evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa // Ibid. 1980. Vol. 29, N 1. P. 239—254.

Baker R.J., Bickham J.W. Speciation by monobrachial centric fusions // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1986. Vol. 83. N 21. P. 8245—8248.

Baker R.J., Chesser R.L., Koop B.F., Hoyt R.A. Adaptive nature of chromosomal rearrangement: differential fitness of pocket gophers // Genetica. 1983. Vol. 61, N 3. P. 161—164.

Baker R.J., Honeycutt R.L., Arnold M.L. et al. Electrophoretic and immunological studies on the relationship of the Brachyphyllinae and the Glossophaginae // J. Mammal. 1981. Vol. 62, N 4. P. 665—672.

Baker R.J., Koop B.F., Haiduk M.W. Resolving systematic relationships with G-bands: a study of five genera of South American cricetine rodents // Syst. Zool. 1983. Vol. 32, N 4. P. 403—416.

Baker R.J., Robbins L.W., Stangl F.B., Birney E.C. Chromosomal evidence for a major subdivision in Peromyscus leucopus // J. Mammal. 1983. Vol. 64, N 2. P. 356—359.

Baranov V.S. Mice with Robertsonian translocations in experimental biology and medicine // Genetica. 1980. Vol. 52/53. P. 23—32.

Baverstock P.R., Gelder M., Jahnke A. Cytogenetic studies of the Australian rodent, Uromys caudimaculatus, a species showing extensive heterochromatin variation // Chromosoma. 1982. Vol. 84, N 4. P. 517—533.

Baverstock P.R., Watts G.H.S., Hogarth Y.T. Polymorphism of the X chromosome, Y chromosome and autosomes in the Australian hopping mice, Notomys alexis, N. cervinus ans N. fuscus (Rodentia, Muridae) // Ibid. 1977. Vol. 61, N 3. P. 243—256.

Beacham T.D. Dispersal tendency and duration of life littermates during population fluctuation of the vole Microtus townsendii // Oecologia. 1979. Vol. 42, N 1. P. 11—21.

Benado M., Aguilera M., Reig O.A., Ayala F.J. Biochemical genetics of chromosome forms of Venezuelan spiny rats of the Proechimys guarae and Proechimys trinitatus superspecies // Genetica. 1979. Vol. 50, N 2. P. 89—97.

Bengtsson B.O. Rates of karyotype evolution in placental mammals // Hereditas. 1980. Vol. 92, N 1. P. 37—47.

Bengtsson B.O., Bodmer W.P. On the increase of chromosome mutations under random mating // Theor. Pop. Biol. 1976. Vol. 9, N 2. P. 260—281.

Berger J., Cunninghan C. Influence of familiarity on frequency of inbreeding in wild horses // Evolution. 1987. Vol. 41, N 1. P. 229—231.

Berry D.L., Baker R.J. Chromosomes of pocket gophers of the genus Pappogeomys, subgenus Cratogeomys // J. Mammal. 1972. Vol. 53, N 2. P. 251—266.

Best T.L., Sullivan R.V., Cook J.A., Yates T.L. Chromosomal, genic and morphological variation in the agile kangaroo rat, Dipodomys agilis (Rodentia, Heteromyidae) // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, N 3. P. 311—324.

Bianchi N.O., Merani S., Larramendy M. et al. Cytogenetics of South American akodont rodents (Cricetidae). V. Segregation of chromosome N 1 polymorphism in Akodon molinae // Experientia. 1979. Vol. 35, N 11. P. 1438—1439.

Bickham J.W., Baker R.J. Canalization model of chromosomal evolution // Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist. 1979. N 13. P. 70—84.

Birstein V.J., Mazin A.L. Chromosomal polymorphism of Bufo bufo: karyotype and G-banding pattern of B.b. verrucosissima // Genetica. 1982. Vol. 59, N 2. P. 93—98.

Bogdanov Yu.F., Kolomiets E.A., Lyapunova E.A. et al. Synaptonemal complexes and chromosome chains in the rodent Ellobius talpinus heterozygous for ten Robertsonian translocation // Chromosoma. 1986. Vol. 94. N 2. P. 94—102.

Bohlin P.G., Zimmerman E.G. Genic differentiation of two chromosome races of the Geomys bursarius complex // J. Mammal. 1982. Vol. 63, N 2. P. 218—228.

Bostock C.J. Chromosomal changes associated with changes in development // J. Embryol. and Exp. Morphol. Suppl. 1984. Vol. 73. P. 7—30.

Bowers J.H. Genetic compatability of Peromyscus maniculatus and Peromyscus melanotis as indicated by breeding studies and morphometrics // J. Mammal. 1974. Vol. 55, N 4. P. 720—737.

Bradshaw W.H., Hsu T.S. Chromosomes of Peromyscus (Rodentia, Cricetidae). III. Polymorphism in Peromyscus maniculatus // Cytogenetics. 1972. Vol. 11, N 6. P. 436—451.

Britten R.J. Rates of DNA sequence evolution differ berween taxonomic groups // Science. 1986. Vol. 231, N 4744. P. 1393—1398.

Britten R.J., Davidson E.A. Repetitive and non- repetitive DNA segments and speculations on the origin of evolutionary novelty // Quart. Rev. Biol. 1971. Vol. 46, N 2. P. 111—138.

Brown T., Robertson F.W., Dawson W.W. et al. Individual variation of centric heterochromatin in man // Hum. Genet. 1980. Vol. 55, N 3. P. 367—373.

Bruére B.N., Chapman H.M. Double translocation heterozygosity and normal fertility in domestic sheep // Cytogenet. and Cell Genet. 1974. Vol. 13, N 4. P. 342—351.

Bush G.L., Case S.M., Wilson A.C., Patton J.L. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74, N 9. P. 3942—3946.

Butlin R.K., Read L.L., Day T.H. The effect of a chromosomal inversion on adult size and male mating success in the seaweed fly, Coleopa frigida // Heredity. 1982. Vol. 49, B 1. P. 51—62.

Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A. Chromosomal and morphological diversity in two populations of Asian mountain vole, Alticola lemminus Miller (Rodentia, Cricetidae) // Experientia, 1978. Vol. 34, N 9. P. 1146—1148.

Caire W., Zimmerman E.G. Chromosomal and morphological variation and circular overlap in the deer mouse, Peromyscus maniculatus in Texas and Oklahoma // Syst. Zool. 1975. Vol. 24, N 1. P. 89—95.

Camacho J.H.M., Visceras E., Navas J., Cabrero J. C-heterochromatin content of supernumerary chromosome segments of grasshoppers: detection of an euchromatic extra segment // Heredity. 1984. Vol. 53, N 1. P. 167—175.

Capanna E. Chromosomal rearrangement, reproductive isolation and speciation in progress in Mus musculus // Folia zool. 1980. Vol. 29, N 1. P. 43—57.

Capanna E. Robersonian numerical variation in animal speciation: Mus musculus, an emblematic model // Mechanisms of speciation. N.Y.: Liss, 1982. P. 155—177.

Cardoso H. G-bands in Orthoptera // Cytobios. 1987. Vol. 49, N 198/199. P. 153—161.

Cattanach B.M., Moseley H. Nondisjunction and reduced fertility caused by tobacco mouse metacentric chromosomes // Cytogenet. and Cell Genet. 1973. Vol. 12, N 4. P. 264—288.

Chaline J. Les rongeurs du Pléistocene moyen et superieur de France. P.: CNRS, 1972. 410 p.

Chaline J., Mein P., Petter F. Les grandes lignes d'une classifications évolutive des Muroidea // Mammalia. 1977. Vol. 41, N 3. P. 245—252.

Chambers S.M. Rates of evolutionary changes in chromosome numbers in snails and vertebrates // Evolution. 1987. Vol. 41, N 1. P. 166—175.

Chapman D.L., Chapman N.C. The taxonomic status of feral muntjak deer (Muntiacus sp.) in England // J. Natur. Hist. 1982. Vol. 16, N 3. P. 381—387.

Chase T.R., Jalal S.M., Martsolf J.T., Wasdal W.A. Duplication 6q24 → 6q ter in an infant from a balanced paternal translocation // Amer. J. Med. Genet. 1983. Vol. 14, N 2. P. 347—351.

Chesser R.R., Baker R.J. On factors affecting the fixation of chromosomal rearrangements and neutral genes: computer simulations // Evolution. 1986. Vol. 40, N 3. P. 625—632.

Cheverad J.M., Buettner-Janush J., Sade D. Social group fission and the origin of intergroup genetic differentiation among the rhesus monkeys of Cayo Santiago // Amer. J. Phys. Anthoropol. 1978. Vol. 49, N 3. P. 449—456.

Christensen K., Pedersen H. Variation in chromosome number in the blue fox (Alopex lagopus) and its effect on fertility // Hereditas. 1982. Vol. 97, N 2. P. 211—215.

Christensen K., Smedegard K. Chromosome marker in domestic pigs. C-band polymorphism // Ibid. 1978. Vol. 88, N 2. P. 269—272.

Christidis L. Chromosomal evolution in finches and their allies (families: Ploceidae, Fringillidae, and Emberizidae) // Canad. J. Genet. and Cytol. 1986. Vol. 28, N 5. P. 762—769.

Coates D.J., Shaw D.D. The chromosomal complement of reproductive isolation in the grasshopper Caledia captiva. III. Chiasma distribution pattern in a new chromosomal taxon // Heredity. 1985. Vol. 53, N 1. P. 85—110.

Coates D.J., Smih D. The spatial distribution of chromosomes in metaphase neuroblast cells from subspecific F_1 hybrids of the grasshopper Caledia captiva // Chromosoma. 1984. Vol. 90, N 5. P. 338—348.

Corti M., Capanna E., Estabrook G.F. Microevolutionary sequence in house mouse chromosomal speciation // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, N 2. P. 163—175.

Couturier J., Dutrillaux D. Evolution chromosomique chez les Carnivores // Mammalia, 1986. Vol. 50, spec. N. P. 124—163.

Couturier J., Dutrillaux B., Turleau C., de Grouchy J. Comparison chromosomique chez quatre espèces ou sous-espèces de gibbons // Ann. génét. 1982. Vol. 25, N 1. P. 5—10.

Cracraft J. DNA hybridization and avian phylogenetics // Evolution. Biol. N.Y.: L.:Plenum press. 1987. Vol. 21. P. 47—96.

Craig-Holmes A.P., Shaw M.W. Polymorphism of human constitutive heterochromatin // Science. 1971. Vol. 174, N 4010. P. 702—704.

Csuti B. Current status of the chisel-toothed kangaroo rat in Joshua Tree National Monument // Southwest. Natur. 1979. Vol. 24, N 3. P. 530—533.

Daly J.C. Effects of social organisation and environmental diversity on determining the genetic structure of a poputalion of the wild rabbit // Evolution. 1981. Vol. 35, N 4. P. 689—706.

Darlington C.D. Chromosome botany. L.: Allen and Unwin, 1956. 209 p.

Davidson E.Y., Britten R.J. Organization, transcription and regulation in the animal genome // Quart. Rev. Biol. 1973. Vol. 48, N 4. P. 565—613.

Davis B.L., Baker R.J. Morphometrics, evolution and cytogenetics of mainland bats of the genus Macrotus (Chiroptera: Phyllostomatidae) // Syst. Zool. 1974. Vol. 23, N 1. P. 26—39.

Davis K.M., Smith S.A., Greenbaum I.F. Evolutionary implications of chromosomal polymorphism in Peromyscus boylii, from Southwestern Mexico // Evolution. 1986. Vol. 40, N 3. P. 645—649.

Davidson M.T., Poorman P.A., Roderick T.H., Moses N.J. A pericentric inversion in the mouse // Cytogenet, and Cell Genet. 1981. Vol. 31, N 2. P. 70—77.

De Beer G.R. Archaeopteryx and evolution // Adv. Sci. 1954. Vol. 11, N 12. P. 160—170.

Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process. N.Y.; L.: Columbia Univ. press, 1970. 503 p.

Docherty Z., Hullen M.A., Honeyman M.M. De novo tandem duplication 17pII → cen // J. Med. Genet. 1983. Vol. 20, N 2. P. 138—142.

Doolittle W.F., Sapienza C. Selfish genes, the phenotype paradigm, and genome evolution // Nature. 1980. Vol. 284, N 5748. P. 601—603.

Dover G. Molecular drive: a cohesive mode of species evolution // Ibid. 1982. Vol. 299, N 5879. P. 111—117.

Dresser M.E., Hamilton F.E. Chromosomes of Lemuriformes. V. A comparison of the karyotypes of Cheirogaleus medius and Lemur fulvus // Cytogenet. and. Cell Genet. 1979. Vol.24, N 3. P. 160–167.

Dutrillaux B. Chromosomal evolution in Primates: tentative phylogeny from Microcebus marinus (Prosimian) to man //Hum. Genet. 1979. Vol. 48, N 3. P. 251—314.

Dutrillaux B., Couturier J. Principes de l'analyse chromosomique appliquée à la phylogenie: l'exemple des Pongidae et des Hominidae // Mammalia. 1986. Vol. 50, spec. N. P. 22—37.

Dutrillaux B., Couturier J., Muleris M. et al. Relations chromosomiques entre sous-ordres et infra-ordres et schema évolutive général des primates // Ibid. P. 108—123.

Dutrillaux B., Couturier J., Sabatier L., Muleris M., Prieur M. Inversions in evolution of man and closely related species // Ann. génét. 1986. Vol. 29, N 3. P. 125—202.

Dyrendahl I., Gustavsson I. Sexual functions, semen characteristics and fertility of bulls carrying the 1/29 chromosome translocation // Hereditas. 1979. Vol. 90, N 2. P. 281—289.

Ebitani N. Body weight at different developmental stages of inversion homozygotes and heterozygotes in Drosophila melanogaster // Jap. J. Genet. 1971. Vol. 46, N 5. P. 309—319.

Egozcue J., Caballin R., Goday C. Q- and G- banding patterns of the chromosomes of some primates // J. Hum. Evol. 1973. Vol. 2, N 4. P. 289—295.

Elder P.F.B., Pathak S. Light microscopic observations on the behaviour of silver-stained trivalents in pachytene cells of Sigmodon fulviventer (Rodentia, Muridae) heterozygous for centric fusion // Cytogenet. and Cell Genet. 1980. Vol. 27, N 1. P. 31—38.

Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology. San Francisco: Freeman and Cooper, 1972. P. 82—115.

Ellenton J.A., Basrur P.K. Microchromosomes of the Ontario red fox, Vulpes vulpes: distribution of chromosome numbers and relationship with physical characterictics // Genetica. 1982. Vol. 57, N 1. P. 13—19.

Ellsworth S.M., Paul S.R., Bunch T.D. A 14/29 dicentric Robertsonian translocation in a Holstein cow // Theriogen. 1979. Vol. 11, N 2. P. 165—171.

Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. L.; N.Y.: Longman, 1981. 340 p.

Fashing M.J. Implications of karyotypic variation in kangaroo rat, Dipodomys heermani // J. Mammal.1973. Vol. 54, N 4. P. 1018—1024.

Ferris S.D., Sage R.D., Prager E.M et al. Mitochondrial DNA evolution in mice // Cenetics. 1983. Vol. 105, N 3. P. 681—721.

Flynn L.J., Jacobs L.L., Everett H.L. Problem in muroid phylogeny: relationship to other rodents and origin of major groups // Evolutionary relationships among rodents. N.Y.; L.: Plenum press, 1985. P. 589—616.

Foltz D.W. Genetic measures of inbreeding in Peromyscus // J.Mammal. 1981. Vol. 62, N 3. P. 470—476.

Foltz D.W., Hoogland J.L. Genetic evidence of outbreeding in the black-tailed prairie dog (Cynomys ludovicianus) // Evolution. 1983. Vol. 37, N 2. P. 273—281.

Forejt I. Centromeric heterochromatin polymorphism in the house mouse. Evidence from inbred strains and natural populations // Chromosoma. 1973. Vol. 43, N 2. P. 187—201.

Fredga K., Gropp A., Winking H., Frank F. Fertile XX- and XV-type females in the wood lemming, Myopus schisticolor // Nature. 1976. Vol. 261, N 5557. P. 225—228.

Freitas T.R.O., Lessa E.P. Cytogenetics and morphology of Ctenomys torquatus / Rodentia; Octodontidae // J.Mammal. 1984. Vol. 65, N 2. P. 318—321.

Freitas T.R.O., Mattevi M.S., Oliveira F.B. Unusual G-band patterns in three karyotypically rearranged forms of Scapteromys (Rodentia, Cricetidae) from Brazil // Cytogenet. and Cell Genet. 1984. Vol. 38, N 1. P. 39—44.

Freitas L., Seuanez H. Chromosome heteromorphism in Cebus apella // J. Hum. Evol. 1982. Vol. 11, N 2. P. 173—180.

Freye H.-A., Thomas D. Überlegungen zur Karyotyp. Evolution des Menschen // Biol. Zentr.-Bl., 1983. Bd. 102, N 1. S. 17—27.

Fuller W.A., Martell A.M., Smith R.F.C., Speller S.W. Higharctic lemmings (Dicrostonyx groenlandicus). II. Demography // Canad. J. Zool. 1975. Vol. 53, N 6. P. 867—878.

*Gamperl R.*Karyological studies on European rats // Genetics. 1980. Vol. 52/53. P. 82—92.

Gamperl R. Chromosomal evolution in the genus Clethrionomys // Ibid. 1982. Vol. 57, N 2. P. 193—197.

Gileva E.A. Chromosomal diversity and an aberrant genetic system of sex determination in the arctic lemming, Dicrostonyx torquatus Pallas (1779) // Ibid. 1980. Vol. 52/53. P. 99—103.

Gileva E.A. A contrasted pattern of chromosome evolution in two genera of lemmings, Lemmus and Dicrostonyx (Mammalia, Rodentia) // Ibid. 1983. Vol. 60, N 3. P. 173—179.

Gileva E.A. Meiotic drive in the sex chromosome system of the varying lemming, Dicrostonyx torquatus Pall. (Rodentia, Microtinae) // Heredity. 1987. Vol. 59, N 3. P. 383—389.

Gileva E.A., Ghebotar' N.A. Fertile XO males and females in the varying lemming, Dicrostonyx torquatus Pall. (1779) // Ibid. 1979. Vol. 42, N 1. P. 67—77.

Gingerich P.D. Rates of evolution: effects of time and temporal scaling // Science. 1983. Vol. 220, N 4620. P. 159—161.

Gold J.R., Womac W.D., Deal F.N., Barlow J.A. Gross karyotypic change and evolution in North American cyprinid fishes // Genet. Res. 1978. Vol. 32, N 1. P. 37—46.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven: Yale univ. press, 1940. 436 p.

Goldschmidt R. Theoretische Genetik. B.: Akad.-Verl., 1961. 546 s.

Gould S.J. Gingerich smooth curve of evolutionary rate: a psychological and mathematical artifact // Science. 1984. Vol. 226, N 4677. P. 994—995.

Gould S.J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 115—150.

Gould S.J., Lewontin R.C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme // Proc. Roy. Soc. London. B. 1979. Vol. 205. P. 581—598.

Grant V. Chromosome repatterning and adaptation // Adv. Genet. 1956. Vol. 8. P. 89—107.

Green D.M. Systematics and evolution of Western North American frogs allied to Rana aurora and Rana boylii: karyotypical evidence // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, N 3. P. 273—282.

Greenbaum I.F., Hale D.W., Fuxa K.R. Synaptic adaptation in deer mice: a cellular mechanism for karyotypic orthoselection // Evolution. 1986. Vol. 40, N 1. P. 208—213.

Greenwood P.J. Mating systems, phylopatry and dispersal in birds and mammals // Anim. Behav. 1980. Vol. 28, N 4. P. 1140—1162.

Criffits T.A. On the phylogeny of the Glossophaginae and the proper use of outgroup analysis // Syst. Zool. 1983. Vol. 32, N 3. P. 283—285.

Gropp A. Robertsonian chromosome translocation in the mouse: effects of heterozygosity and use for model systems in reproductive and developmental biology // Biol. Cell. 1982. Vol. 45, N 3. P. 350.

Gropp A., Winking H., Redi C. Consequences of Robertsonian heterozygosity: segregational impairment of fertility versus male limited sterility // Genetic control of gamete production and function. N.Y.: Acad. press, 1982. P. 115—134.

Gustavsson I. Cytogenetics, distribution and phenotypic effects of a translocation in Swedish cattle // Hereditas. 1969. Vol. 63, N 1/2. P. 68—169.

Hafner J.C., Hafner D.J., Patton J.L., Smith M.F. Contact zones and genetics of differentiation in the pocket gopher Thomomys bottae (Rodentia: Geomyidae) // Syst. Zool. 1983.Vol. 32, N 1. P. 1—20.

Haiduk M.W., Baker R.J. Cladistical analysis of G-banded chromosomes of nectar feeding bats (Glossophaginae: Phyllostomatidae) // Ibid. 1982. Vol. 31. N 3. P. 252—265.

Haldane J.B.S. Suggestion as to quantitative measurement of rates of evolution // Evolution. 1949. Vol. 3, N 1. P. 51—56.

Hall W.P. Modes of speciation and evolution in the sceloporine iguanid lizards. I. Epistemology of the comparative approach and introduction to the problem // Advances in herpetology and evolutionary biology. Cambridge: Harvard Univ. press, 1983. P. 643—679.

Hamerton J.L. Human cytogenetics. L;N.Y.: Acad. press, 1971. Vol. 1: General cytogenetics. 380 p.

Hart E.B. Karyology and evolution of the plains pocket gopher, Geomys bursarius // Occas. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kansas. 1978. N 71. P. 1—20.

Hartl G.B., Schleger A., Slowak M. Genetic variability in fallow deer // Anim. Genet. 1986. Vol. 17, N 4. P. 335—341.

Harvey A.W., Hewitt G.M. B chromosomes slow development in a grasshopper // Heredity. 1979. Vol. 42, N 3. P. 497—501.

Hedrick P.W. The establishment of chromosomal variants // Evolution. 1981. Vol. 35, N 2. P. 322—332.

Hedrick P.W., Levin D.A. Kin-founding and the fixation of chromosomal variation // Amer. Natur. 1984. Vol. 124, N 6. P. 789—797.

Heslop-Harrison J.S., Bennett M.D. Chromosome order — possible implications for development // J. Embryol. and Exp. Morphol. Suppl. 1984. Vol. 83. P. 51—73.

Hilborn R. Similarities in dispersal tendency among siblings in four species of voles (Microtus) // Ecology. 1975. Vol. 56, N 5. P. 1221—1225.

Hill W.G. DNA fingerprints applied to animal bird populations // Nature. 1987. Vol. 327, N 6118. P. 98—99.

Hinsley L.L. Systematics and distribution of the chromosome forms in the southern grasshopper mouse, genus Onychomys // J. Mammal. 1979. Vol. 60, N 1. P. 117—128.

Hoffman R.S., Nadler C.F. The karyotype of the southern bog lemming, Synaptomys cooperi (Rodentia, Cricetidae) // Mammalia. 1976. Vol. 40, N 1. P. 79—82.

Honeycutt R.L., Greenbaum I.F., Baker R.J., Sarich V.M. Molecular evolution of wampire bats // J. Mammal. 1981. Vol. 62, N 4. P. 805—811.

Honeycutt R.L., Williams S.L. Genic differentiation in pocket gophers of the genus Pappogeomys with comments on intergeneric relationships in the subfamily Geomyinae // Ibid. 1982. Vol. 69, N 2. P. 208—217.

Hood C.S., Smith J.D. Cladistical analysis of female reproductive histomorphology in Phyllostomatoid bats // Syst. Zool. 1982. Vol. 31, N 3. P. 241—251.

Hood C.S., Robbins L.W., Baker R.J., Shellhammer H.S. Chromosomal studies and evolutionary relationship of an endangered species, Reithrodontomys raviventris // J. Mammal. 1984. Vol. 65, N 4. P. 655—667.

Houde P. Critical evaluation of DNA hybridization studies in avain systematics // Auk. 1987. Vol. 104, N 1. P. 72—32.

Imai H.T. Quantitative analysis of karyotype alterations and species differentiation in mammals // Evolution. 1983. Vol. 37, N 6. P. 1154—1161.

Imai H.T., Crozier R.N. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution // Amer. Natur. 1980. Vol. 116, N 4. P. 537—569.

Imai H.T., Maryama T., Crozier R.H. Rates of mammalian karyotype evolution by the karyograph method // Ibid. 1983. Vol. 121, N 4. P. 477—489.

Jacobs P.A. Structural rearrangements of the chromosomes in man // Population cytogenetics: studies in human. N.Y.; San Francisco; L.: Acad. press, 1977. P. 81—97.

Jacobs P.A., Brunton M., Melville M.M. et al. Agressive behaviour, mental subnormality and XYY male // Nature. 1964. Vol. 209. P. 1351—1353.

Jarrell G.H. Karyotype differentiation in northeastern subspecies of the varying lemming // Fourth Intern. Theriol. Congr.: Abstr. Pap. and Posters. Edmonton, 1985. N 0321.

John B.D., Lightfoot D.C., Weissman D.B. The meiotic behaviour of natural F_1 hybrids between Trimerotropis suffusa Scudder and T. cyaneipennis Bruner (Orthoptera: Oedipodinae) // Canad. J. Genet. and Cytol. 1983. Vol. 25, N 2. P. 467—477.

Jones R.N. B chromosome system in flowering plants and animal species // Intern. Rev. Cytol. 1975. Vol. 40. P. 1—100.

Jones R.W. Speculations on the functions of satellite DNA in evolution // Ztschr. Morphol. und Anthropol. 1979. Bd. 69, N 2. S. 143—171.

Jongeling T.B. On an axiomatization of evolutionary theory // J.Theor. Biol. 1985. Vol. 117, N 4. P. 529—543.

Kaiser P. Pericentric inversions. Problems and significance for clinical genetics // Hum. Genet. 1984. Vol. 68, N 1. P. 1—47.

Kerr R.A. An early glacial two-step? Science. 1983. Vol. 221, N 4606. P. 143—144.

Kezer J., Sessions S.K. Chromosome variation in the plethodontid salamander, Aneides ferreus // Chromosoma. 1979. Vol. 71, N 1. P. 65—80.

Kidwell M.G., Kidwell J.E., Sved J.A. A hybrid dysgenesis in Drosophila melanogaster: a syndrome of aberrant traits including mutations, sterility, male recombimaion // Genetics. 1977. Vol. 86, N 4. P. 813—833.

Kilpatrick C.F., Zimmerman E.G. Biochemical variation and systematics of Peromyscus pectoralis // J.Mammal. 1976. Vol. 57, N 3. P. 506—522.

Kimura M. On the probability of fixation of mutant genes in a population // Genetics. 1962. Vol. 47, N 6. P. 713—719.

King M. Chromosome change and speciation in lizards // Evolution and speciation. L.: Cambridge Univ. press, 1981. P. 262—285.

King M. A case for simultaneous multiple chromosome rearrangements // Genetica. 1982. Vol. 59, N 1. P. 53—60.

King W.A., Linares T., Gustavsson I. Cytogenetics preimplantation embryos sired by bulls heterozygous for the 1/29 translocation // Hereditas. 1981. Vol. 94, N 2. P. 219—224.

Kleczkowska A., Fryns J.P., van den Berghe H. Pericentric inversions in man: personal experience and review of the literature // Hum. Genet. 1987. Vol. 75, N 4. P. 333—338.

Klingel H. Social organization and reproduction in equiids // J. Reprod. Fertil. Suppl. 1975. Vol. 23. P. 7—11.

Koenig W.D., Pitelka F.A. Relatedness and inbreeding avoidance: cuonterploys in the communally nesting acorn woodpecker // Science. 1979. Vol. 206, N 4422. P. 1103—1105.

Kowalski K. Origin of mammals in the arctic tundra // Folia quatern. 1980. Vol. 51. P. 1—16.

Krohme D. The karyotype of Dicrostonyx hudsonius // J. Mammal. 1982. Vol. 63, N 1. P. 174—176.

Kuro-o M., Jkebe C., Kohno S. Cytogenetic studies of Hynobiidae (Urodela). VIII. Chromosome variation in the pond-type Hynobius; Hynobius lichenatus Boulenger and Hynobius tokyoensis Tago // Proc. Jap. Acad. B. 1987. Vol. 63, N 1. P. 9—12.

Kurtén B. Rates of evolution in fossil mammals // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. Vol. 24. P. 205—215.

Kurtén B. On the longevity of mammalian species in the Tertiary // Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. 1960a. Vol. 21, N 4. P. 1—13.

Kurtén B. Chronology and faunal evolution of the earlier European glaciation // Ibid. 1960b. Vol. 21, N 5. P. 1—61.

Lande R. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement // Evolution. 1979. Vol. 33, N 2. P. 234—251.

Langley C.H., Fitch W.N. An examination of the constancy of the rates of molecular evolution // J. Mol. Evol. 1974. Vol. 3, N 2. P. 161—177.

Larsen R.E., Diaz E., Flores G., Selden J.R. Breeding studies reveal segregation of a canine Robertsomian translocation along Mendelian proportion // Cytogenet. and Cell Genet. 1979. Vol. 24, N 2. P. 95—101.

Larson A., Prager E.M., Wilson A.C. Chromosomal evolution, speciation and morphological change in vertebrates: the role of socia benaviour // Chromosomes Today. N.Y.: Allen and Unwin, 1984. Vol. 8. 215—228.

Le Grande W.H. Karyology of six species of Louisiana flatifishes (Pleuronectiformes: Osteichtyes) // Copeia. 1975. N 3. P. 516—522.

Levin D.A., Wilson A.C. Rates of evolution in seed plants: net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time // Proc. nat. Acad. Sci. USA. 1976. Vol. 73, N 6. P. 2086—2090.

Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation .// Evolution. 1962. Vol. 12, N 3. P. 319—336.

Lewis H. The origin of diploid neospecies // Amer. Natur. 1973. Vol. 107, N. 954. P. 161—170.

Lewis H., Raven P.H. Rapid evolution in Clarkia // Evolution. 1958. Vol. 12, N 3. P. 319—336.

Lewontin R.C., White M.J.D. Interaction between inversion polymorphism of two chromosome pairs in the grasshopper Moraba scurra // Ibid. 1960. Vol. 14, N 1. P. 116—129.

Li W.-N., Tanimura M. The molecular clock runs more slowly in man than in apes and monkeys // Nature. 1987. Vol. 326, N 6108. P. 93—96.

Long S.E. Cytogenetic examination of preimplantation blastocysts of ewes mated to rams heterozygous for the Massey $1(t_1)$ translocation // Cytogenet. and Cell Genet. 1977. Vol. 18, N 2. P. 82—90.

Longue D.N., Harvey M.J.A. Meiosis and spermatogenesis in bulls heterozygous for a presumptive 1/29 Robertsonian translocation // J.Reprod. Fertil. 1978. Vol. 54, N 1. P. 159–165.

Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Korobitsyna K.V et al. A Robertsonian fan in Ellobius talpinus // Genetica. 1980. Vol. 52/53. P. 229–247.

Lyon M.F., Meredith R. Autosomal translocations causing male sterility and viable aneuploidy in the mouse // Cytogenetics. 1966. Vol. 5, N 5. P. 335–354.

Mäkinen A., Kuokkanen M.-T., Valtonen M. A chromosome-banding study in the Finnish and the Japanese racoon dog // Hereditas. 1986. Vol. 105, N 1. P. 97–105.

Mäkinen A., Remes E. Low fertility in pigs with rcp ($4q^+$; $13q^-$) translocation // Ibid. Vol. 104, N 2. P. 223–229.

Mandahl N. Variation in C-stained chromosome regions in European hedgehogs (Insectivora, Mammalia) // Ibid. 1976. Vol. 84, N 2. P. 246–257.

Marks J. C-band variability in the common chimpanzee, Pan troglodytes // J. Hum.Evol. 1985. Vol. 14, N 7. P. 669–675.

Martin J. Biometrical effects of the inversion polymorphism of Kiefferulus intertinctus (Skuse) // Austral. J. Biol. Sci. 1973. Vol. 26, N 6. P. 1371–1377.

Mascarello J.T., Hsu T.C. Chromosome evolution in woodrats, genus Neotoma (Rodentia, Cricetidae) // Evolution. 1976. Vol. 30, N 1. P. 152–169.

Maxson L., Wilson A.C. Rates of molecular and chromosomal evolution in salamanders // Ibid. 1979. Vol. 33, N 2. P. 734–740.

Maxson L., Wilson A.C., Sarich V.M. A comparison of chromosomal, protein and organismal evolution // Genetica. Suppl. 1974. Vol. 77, N 1/2. S. 41–42.

Maynard-Smith J. Sympatric speciation // Amer. Natur. 1966. Vol. 100, N 916. P. 637–650.

Maynard-Smith J., Stenseth N.C. On the evolutionary stability of the female-biased sex ratio in the wood lemming (Myopus schisticolor): the effect of inbreeding // Heredity. 1978. Vol. 41, N 2. P. 205–241.

Mayer E. The growth of biological throught. Cambridge; L.: Belknap press: Harvard Univ. press, 1982. 974 p.

McCracken C.F., Bradbury J.W. Paternity and genetic heterogeneity in the polygynous bat, Phyllostomus hastatus // Science. 1977. Vol. 198, N 4314. P. 303–306.

Merani M.S., Horgan C., Vercellini O. et al. Associacion entre polimorfismos cromosomicos y caracteres métricos en una poblacion de Akodon molinae (Rodentia: Cricetidae) de bioterio // Mendeliana. 1982. Vol. 5, N 2. P. 19–38.

Mewald W.T., Morejohn V. Identity of karyotypes of mainland and Santa Cruz island races of deer mice (Peromyscus maniculatus) // Wasmann J. Biol. 1977. Vol. 35, N 2. P. 149–151.

Meylan A. Répartition geographique des races chromosomiques de Sorex araneus L. in Europe (Mammalia, Insectivora) // Rev. suisse zool. 1965. Vol. 72, N 2. P. 636–646.

Modi W.S. Phylogenetic analysis of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia) // Syst. Zool. 1987. Vol. 36, N 2. P. 109–136.

Monod J. On chance and necessity // Studies in the phylosophy of biology. L.: Macmillan, 1977. P. 357–361.

Morescalchi A. New development in vertebrate cytotaxonomy. I. Cytotaxonomy of the amphibians // Genetica. 1979. Vol. 50, N 3. P. 179–193.

Moritz C. The population biology of Gehyra (Gekkonidae): chromosome change and speciation // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, N 1. P. 46–67.

Morton N.E., Hassold T.L., Funkhouser J. et al. Cytogenetic surveillance of spontaneous abortions // Cytogenet. and Cell Genet. 1982. Vol. 33, N 3. P. 232–239.

Moses M.J., Karatsis P.A., Hamilton A.E. Synaptonemal complex analysis of heteromorphic trivalents in Lemur hybrids // Chromosoma. 1979. Vol. 70, N 2. P. 141–160.

Muleris M., Couturier J., Dutrillaux B. Phylogenie chromosomique des Cercopithecoidea // Mammalia. 1986. Vol. 50, spec. N. P. 38–52.

Müntzing A. Effects of accesory chromosomes in diploid and tetraploid rye // Hereditas. 1963. Vol. 49, N 3. P. 371–426.

Müntzing A. Accessory chromosomes // Annu. Rev. Genet. 1974. Vol. 8. P. 243–266.

Nadachowski A. Late quarternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warsaw; Krakow: Państ. wyd-wo nauk., 1982. 108 p.

Nash H.R., Brooker P.C., Davis S.J.M. The Robertsonian translocation house-mouse populations of North East Scotland: a study of their origin and evolution // Heredity. 1983. Vol. 50, N 3. P. 303–310.

Nelson-Rees W.A., Kniazeff A.I., Baker R.J., Patton J.L. Intraspecific chromosome variation in the bat Macrotus waterhousii Gray // J. Mammal. 1968. Vol. 49, N 4. P. 706–712.

Neri G., Serra A., Campana M., Tedeschi B. Reproductive riscs for heterozygous carriers of chromosomal translocations: a contribution from the study of 31 families and selected cases from the literature // Clin. Genet. 1983. Vol. 23, N 3. P. 218.

Nevo E. Speciation in action and adaptation in subterranean mole rats: patterns and theory // Boll. zool. 1985. Vol. 52, N 1/2. P. 65–95.

Nevo E., Capanna E., Corti M. et al. Karyotype differentiation in the endemic subterranean mole rats of South Africa (Rodentia, Bathyergidae) // Ztschr. Säugetierk. 1986. Bd. 51, N 1. S. 36–49.

Niethammer J., Krapp F. Handbuch der Säugetier Europas. Wisbaden: Akad. Verl.-Ges., 1978. Bd. 1: Nageltiera I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae). 476 S.

Nur U. Harmful supernumerary chromosome in a mealy bug population // Genetics. 1966. Vol. 54, N 5. P. 1225–1238.

O'Brien S.J., Wildt D.S., Bush M. et al. East African cheetah evidence for two population bottlenecks? // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84, N 2. P. 508–511.

Orgel L.E., Crick F.H.C. Selfish DNA: the ultimate parasite // Nature. 1980. Vol. 284, N 5748. P. 604–607.

Packer C. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in Papio anubis // Anim. Behav. 1976. Vol. 27, N 1. P. 1–36.

Patton J.L. Karyotypic variation in the pocket mouse, Perognathus penicillatus Wodhouse (Rodentia–Heteromyidae) // Caryologia. 1969a. Vol. 22, N 4. P. 351–358.

Patton J.L. Chromosome evolution in the pocket mouse, Perognathus goldmani Osgood // Evolution. 1969b. Vol. 23, N 4. P. 645–662.

Patton J.L. Patterns of geographic variation in karyotype in the pocket gopher,Thomomys bottae (Eydox and Gervais) // Ibid. 1972. Vol. 26, N 4. P. 574–586.

Patton J.L., Dingman R.E. Chromosome studies of pocket gophers, genus Thomomys. II. Variation in T.bottae in the American Southwest // Cytogenetics. 1970. Vol. 9, N 2. P. 139–151.

Patton J.L., Feder J.H. Genetic divergence between populations of the pocket gopher, Thomomys umbrinus (Richardson) // Ztschr. Säugetierk. 1978. Bd. 45, N 1. S. 17–30.

Patton J.L., Hafner J.C., Hafner M.S., Smith M.F. Hybrid zones in Thomomys bottae pocket gophers: genetic, phenetic and ecologic concordance patterns // Evolution. 1979. Vol. 33, N 3. P. 860–876.

Patton J.L., MacArthur H., Yang A.Y. Systematic relationships of the four-toed populations of Dipodomys heermani // J. Mammal. 1976. Vol. 57, N 1. P. 159–163.

Patton J.L., Myers P. Chromosomal identity of black rats (Rattus rattus) from the Galapagos Islands, Ecuador // Experientia. 1974. Vol. 30, N 10. P. 1140–1141.

Patton J.L., Sherwood S.W. Genome evolution in pocket gophers (genus Thomomys)

I. Heterochromatin variation and speciation potential // Chromosoma. 1982. Vol. 85, N 2. P. 149—162.

Patton J.L., Sherwood S.W. Chromosome evolution and speciation in rodents // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1983. Vol. 14. P. 139–158.

Patton J.L., Sherwood D.W., Yang S.Y. Biochemical systematics of chaetopodipinae pocket mice, genus Perognathus // J. Mammal. 1981. Vol. 62, N 3. P. 493–500.

Patton J.L., Smith M.F. Molecular evolution in Homomys: phyletic systematics, paraphyly, and rates of evolution // Ibid. P. 500–512.

Patton J.L., Yang S.Y., Myers P. Genetic and morphologic distance among introduced rat populations (Rattus rattus) of the Galapagos Archipelago, Ecuador // Syst. Zool. 1975. Vol. 24, N 3. P. 296–310.

Peccinini-Seale D. New developments in vertebrate cytotaxonomy. IV. Cytogenetic studies in reptiles // Genetica. 1981. Vol. 56, N 1. P. 123–148.

Pembleton E.F., Baker R.J. Studies of a contact zone between chromosomally characterized populations of Geomys bursarius // J. Mammal. 1978. Vol. 59, N 2. P. 233–242.

Pengilly D., Jarrell G.H., MacDonald S.O. Banded karyotypes of Peromyscus sitkensis from Baranof Island // Ibid. 1983. Vol. 64, N 4. P. 682–685.

Penny D.F., Zimmerman E.G. Genic differentiation by random drift in the pocket gopher Geomys // Evolution. 1976. Vol. 30, N 3. P. 473–483.

Perez-Zapata A., Reig O.A., Aguilera M., Ferrer A. Cytogenetics and karyosystematics of South American oryzomyinae rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). I. A species of Oryzomys with a low chromosome number from Northern Venezuela // Ztschr. Säugetierk. 1986. Bd. 51, N 6. S. 368–378.

Pinheiro L.E.L., Ferrari L.R.B. Robertsonian translocation in imported bulls utilized at artificial insemination centers in Brazil // Rev. brazil. genet. 1979. Vol. 2, N 2. P. 135–143.

Pizzimenti J.J. Genetic divergence and morphological convergence in the prairie dogs, Cynomys gunnisoni and Cynomys leucurus. I. Morphological and ethological analyses // Evolution. 1976a. Vol. 30, N 2. P. 345–366.

Pizzimenti J.J. Genetic divergence and morphological convergence in the prairie dogs, Cynomys gunnisoni and Cynomys leururus. II. Genetic analysis // Ibid. 1976б. Vol. 30, N 2. P. 367–379.

Poorman P.A. Banded chromosomes of Galago crassicaudatus monteiri, G.c. garnetti and a subspecific hybrid // Cytogenet. and Cell Genet. 1982. Vol. 34, N 4. P. 296–304.

Popescu C.P. Les anomalies chromosomiques des bovins (Bos taurus L.). Etat actuel des connaissances // Ann. génét. et sélec. anim. 1977. Vol. 9, N 4. P. 463–470.

Popescu C.P., Boscher J. Cytogenetics of preimplantation embryos produced by pigs heterozygous for the reciprocal translocation ($4q^+$; $14q^-$) // Cytogenet. and Cell Genet. 1982. Vol. 34, N 1/2. P. 119–123.

Porter C.A., Sites J.W. Normal disjunction in Robertsonian heterozygotes from a highly polymorphic lizard population // Ibid. 1985. Vol. 39, N 4. P. 250–257.

Qumsiyeh M.B., Hamilton M.J., Schlitter D.A. Problems in using Robertsonian rearrangements in determining monophyly: examples from the genera Tatera and Gerbillurus // Ibid. 1987. Vol. 44, N 4. P. 198–208.

Rausch R.L., Rausch V.R. Observation on chromosomes of Dicrostonyx torquatus stevensoni Nelson and chromosomal divergence in arctic lemmings // Ztschr. Säugetierk. 1972. Bd. 37, N 6. S. 372–384.

Rausch R.L., Rausch V.R. Taxonomy and zoogeography of Lemmus spp. (Rodentia, Arvicolinae) with notes on laboratory-reared lemmings // Ibid. 1975. Bd. 40, N 1. P. 8—34.

Redi C.A., Garagna S., Hilscher B., Winking H. The effects of some Robertsonian chromosome combinations on the seminiferous epithelium of the mouse // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1985. Vol. 85, N 1. P. 1–19.

Reig O.A., Aguilera M., Barros M.A., Useche M. Chromosomal speciarion in a Rassenkreis of Venezuelan spiny rats (genus Proechimys, Rodentia, Echimyidae) // Genetica. 1980. Vol. 52/53. P. 291–312.

Reig O.A., Kiblisky P. Chromosomes in four species of rodents of the genus Ctenomys (Rodentia, Octodontidae) from Argentina // Experientia. 1968. Vol. 24, N 3. P. 274–276.

Roberts S.N., Price H.A., Laurence K.M. Homozygous paracentric inversion 12 in a mentally retarded boy // J. Med. Genet. 1987. Vol. 24, N 4. P. 248.

Rodriguez M.T., Abriqueta J.A. Variation of centric heterochromatin in couples with reproductive wastage // Clin. Genet. 1985. Vol. 28, N 5. P. 460.

Rohlf F.J., Colless D.H., Hart G. Taxonomic congruence re-examined // Syst. Zool. 1983. Vol. 32, N 2. P. 144–158.

Romer A.S. Vertebrate paleontology. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1966. 468p.

Rumpler Y., Dutrillaux B. Chromosomal evolution in Malagasy lemurs. V. Chromosomal banding studies of Lemur fulvus albifrons, Lemur rubiventer and its hybrids with Lemur fulvus fulvus // Folia primatol. 1980. Vol. 33, N 4. P. 253–261.

Russel L.B., Russel S.W., Cacheiro N.L.A. et al. A tandem duplication in the mouse // Genetics. Suppl. 1975. Vol. 80. P. 71.

Sage R.D., Wolff J.O. Pleistocene glaciations, fluctuating ranges, and low genetic variability in a large mammal (Ovis dahli) // Evolution. 1986. Vol. 40, N 5. P. 1092–1095.

Sakoyama Y., Hong K.-J., Byun S.M. et al. Nucleotide sequences of immunoglobulin genes of chimpanzee and orangutan: DNA molecular clock and hominoid evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84, N 4. P. 1080–1084.

Sandler L., Novitski E. Meiotic drive as an evolutionary force // Amer. Natur. 1957. Vol. 91, N 857. P. 105–110.

Savage J.R.K., Breckon G., Goy P., Bigger T.R.L. Tolerance of autosomal imbalance by the Syrian hamster (Mesocricetus auratus) // Cytogenet. and Cell Genet. 1980.Vol. 27, N 2/3. P. 88–97.

Savic I., Soldatovic B. Distribution range and evolution of chromosomal forms in the Spalacidae of the Balkan Peninsula and bordering regions // J. Biogeogr. 1979. Vol. 6, N 4. P. 363–374.

Schindewolf O.H. Grundfragen der Paläeontologie. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verl., 1950. 506 s.

Schmid M., Haaf T., Zirn M. Paracentric inversion in human chromosome 7 // Hum. Genet. 1986. Vol. 74, N 2. P. 197–199.

Schnell G.D., Best T.L., Kennedy M.L. Interspecific morphologic variation in kangaroo rats (Dipodomys): degree of concordance with genic variation // Syst. Zool. 1978. Vol. 27, N 1. P. 34–49.

Schröden J.H., Bornhausen M. Operant performance deficits in male mice carrying a reciprocal translocation, T/4, 19/ or T/10, 13/, in the heterozygous state // Biol. Zentr. Bl. 1987. Bd. 106, N 3. S. 339–342.

Schwartz O.A., Armitage K.B. Genetic variation in social mammals: the marmot model // Science. 1980. Vol. 207, N 4431. P. 665–667.

Schwenk K., Sessions K., Peccinini-Seale D.M. Karyotypes of the basiliscine lizards Corytophanes cristatus and Corytophanes hernandesii, with comments on the relationship between chromosomal and morphological evolution in lizards // Herpetologica. 1982. Vol. 38, N 4. P. 493–501.

Searle J.B. Meiotic studies of robertsonian heterozygotes from natural populations of the common shrew, Sorex araneus L. // Cytogenet. and Cell Genet. 1986a. Vol. 41, N 3. P. 154–162.

Searle J.B. Preferential transmission in wild common shrews heterozygous for Robertsonian rearrangements // Genet. Res. 1986b. Vol. 47, N 2. P. 147–148.

Shaw D. Chromosomal hybrid zones in orthopteroid insects // Evolution and speciation. L.: Cambridge Univ. press, 1981. P. 146–170.

Shaw D.D., Wilkinson P. Chromosome differentiation, hybrid breakdown and the maintenance of a narrow hybrid zone in Caldia // Chromosoma. 1980. Vol. 80, N 1. P. 1–32.

Shellhammer H.S. Supernumerary chromosomes of the harvest mouse, Reithrodontomys megalotis // Ibid. 1969. Vol. 27, N 1. P. 102–108.

Shi L., Ye Y., Duan X. Comparative cytogenetic studies on the red muntjac, Chinese muntjac and their F_1 hybrids // Cytogenet. and Cell Genet. 1980. Vol. 26, N 1. P 22–27.

Schopf T.J.M. A critical assessment of punctuated equilibria. I. Duration of taxa // Evolution. 1982. Vol. 36, N 6. P. 1144–1157.

Sibley C.G., Ahlquist J.B. Phylogeny and classification of birds based on the data of DNA-DNA hybridization // Current ornithology. N.Y.: Plenum press, 1983. Vol. 1. P. 245–292.

Sibley C.G., Ahlquist J.E. The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization // J. Mol. Evol. 1984. Vol. 20, N 1. P. 2–15.

Sibley C.G., Ahlquist J.E., Sheldon F.H. DNA hybridization and avian phylogenetics. Reply to Cracraft // Evol. biol. N.Y.; L.: Plenum press, 1987. Vol. 21. P. 97–125.

Simpson G.G. Tempo and mode in evolution. N.Y.: Columbia Univ. press, 1944. 263 p.

Simpson G.G. The major features of evolution. N.Y.: Columbia Univ. press, 1953. 434 p.

Simpson G.G. The major features of evolution. N.Y.: Columbia Univ. press, 1961. 247 p.

Sites J.W., Moritz C. Chromosomal evolution and speciation revisited // Syst. Zool. 1987. Vol. 36, N 2. P. 153–174.

Sneath P.H.S., Sokal R.R. Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman, 1973. 573 p.

Snyder L.R.C. Selection component affecting hemoglobin in Peromyscus maniculatus: a re-evaluation // Evolution. 1983. Vol. 37, N 3. P. 639–642.

Soma H., Kada H., Mtayoshi K. et al. The chromosomes of Muntiacus feae // Cytogenet. and Cell Genet. 1983. Vol. 35, N 2. P. 156–158.

Sonta S. A Chinese hamster stock with a pericentric inversion of chromosome N 1 // CLS. 1979. N 27. P. 15–16.

Stangl F.B., Baker R.J. Evolutionary relationships in Peromyscus: congruence in chromosomal, genic and classical data sets // J. Mammal. 1984. Vol. 65, N 4. P. 643–654.

Stanley S.M. Rates of evolution // Paleobiology. 1985. Vol. 11, N 1. P. 13–26.

Stenseth N.C. Is the female biased sex ratio in wood lemming Myopus schisticolor maintained by cyclic inbreeding? // Oikos. 1978. Vol. 30, N1. P. 83—89.

Stock A.D. Chromosomal homologies and phylogenetic relationships of the vespertilionid bat genera Euderma, Idionycteris, and Plecotus // Cytogenet. and Cell Genet. 1983. Vol. 35, N2. P. 136—140.

Straney D.O., Patton J.L. Phylogenetic and environmental determinants of geographic variation of the pocket mouse Perognathus goldmani Osgood // Evolution. 1980. Vol. 34, N5. P. 888—903.

Stranzinger G., Emler K., Bauer G., Gaillard C. Konzeptionsergebnisse bei Mischspermaeinsatz von Stieren verschiedener Rassen und Chromosomenzahl // Zuchthygiene. 1981. Bd. 16, N2. S. 49—53.

Tantravahi R., Dev V.G., Firschein I.L. et al. Karyotype of the gibbons Hylobates lar and H.moloch. Inversion chromosome 7 // Cytogenet. and Cell Genet. 1975. Vol. 15, N2. P. 92—102.

Tegelström H., Ebenhard T., Ryttman H. Rate of karyotype evolution and speciation in birds // Hereditas. 1983. Vol. 98, N2. P. 235—239.

Templeton A.R. The theory of speciation via the founder principle // Genetics. 1980. Vol. 94, N4. P. 1011—1038.

Teyssier M., Moreau N. Intérêt des techniques argentiques pour l'étude de translocations impliquant des chromosomes acrocentriques // C.r. Soc. biol. 1983. Vol. 177, N2. P. 183—189.

Thaeler C.S. Karyotypes of sixteen populations of the Thomomys talpoides comlex of pocket (Rodentia-Geomyidae) // Chromosoma. 1968. Vol. 25, N2. P. 172—183.

Thaeler C.S. Chromosome number and systematic relations in the Thomomys (Rodentia: Geomyidae) // J. Mammal. 1980. Vol. 61, N3. P. 414—422.

Therkelsen A.J., Jensen O.M., Jonasson J. et al. Studies on spontaneous abortion // Chromosome identification. N.Y.; L.: Acad. press, 1973. P. 251—257.

Therman E. Human chromosomes. Structure, behaviour, effects. N.Y. etc.: Spinger, 1980. 235 p.

Thomson J.A. Association of karyotype with body weight and resistance to desiccation in Drosophila pseudoobscura // Canad. J. Genet. Cytol. 1971. Vol. 13, N1. P. 63—69.

Thompson J.N., Woodruff R.C. Mutator genes — pacemakers of evolution // Nature. 1978. Vol. 274, N5669. P. 317—321.

Thorneycroft H.B. A cytogenetic study of the white-throated sparrow Zonotrichia albicollis (Gmelin) // Evolution. 1975. Vol. 29, N4 P. 611—621.

Thorpe R.S., Corti M., Capanna E. Morphometric divergence of Robertsonian populations/species of Mus: a multivariate analysis of size and shape // Experientia. 1982. Vol. 38, N8. P. 920—923.

Tranier M. Nouvelles données sur l'evolution non parallele et de la morphologie chez les phylogenies (Rongeurs, Cricétides) // C.r. Acad. sci. D. 1976. Vol. 283, N10. P.1201—1203.

Tucker P.K., Schmidly D.J. Studies of a contact zone among three chromosomal races of Geomys bursarius in east Texas // J. Mammal. 1981. Vol. 62, N2. P. 258— 274.

Van der Straeten E., Verheyen W.N. Karyological and morphological comparisons of Lemniscomys striatus (Linnaeus, 1758) and Lemniscomys bellieri Van der Straeten, 1975 from Ivory Coast (Mammalia: Muridae) // Bull. Carnegie Mus. Natur. Hist. 1978. N6. P.41—46.

Viegas-Péquignot E., Benazzou T., Dutrillaux B., Petter B. Complex evolution of sex chromosomes in Gerbillidae (Rodentia) // Cytogenet. and Cell Genet. 1982. Vol. 34, N1/2. P. 158—167.

Viegas-Pequignot E.,Petit D., Benazzou T. et al. Evolution chromosomique chez les Rongeurs // Mammalia. 1986. Vol. 50, spec. N. P. 164—202.

Volobujev V.T. B-chromosome system of the mammals // Caryologia. 1981. Vol. 34, N1. P. 1—23.

Wahrman J., Goitein R. Hybridization in nature between two chromosome forms of spiny mice // Chromosomes Today. 1972. Vol. 3. P. 228—237.

Wallace B. On coadaptation in Drosophila // Amer. Natur. 1953. Vol. 87, N 837. P. 343—358.

Walsch J.B. Rate of accumulation of reproductive isolation by chromosome rearrangements // Amer. Natur. 1982. Vol. 120, N4. P. 510—522.

Warner R.M. Karyotypic megaevolution and phylogenetic analysis: New World nectar-feeding bats revisited // Syst. Zool. 1983. Vol. 32, N3. P. 272—282.

White M.J.D. Animal cytology and evolution. 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1954. 454 p.

White M.J.D. Models of speciation // Science. 1968. Vol. 159. P. 1065—1070.

White M.J.D. Animal cytology and evolution. 3rd ed. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1973. 962 p.

White M.J.D. Modes of speciation San Francisco: Freeman, 1978. 455 p.

White M.J.D., Andrew L.E. Cytogenetics of the grasshopper Moraba scurra. V. Biometric effects of chromosomal inversions // Evolution. 1960. Vol. 14, N3. P. 284—292.

White M.J.D., Blackhith R.E., Blackhith R.M., Cheney J. Cytogenetics of the viatica group of morabine grasshoppers. I. The coastal species // Austral. J. Zool. 1967. Vol. 15, N 2. P. 263—302.

White M.J.D., Lewontin R.C., Andrew L.E. Cytogenetics of the grashopper Moraba scurra. VII. Geographic variation of adaptive properties of inversion // Evolution. 1963. Vol. 17, N2. H. 147—162.

Wiley E.J. Phylogenetics. N.Y. etc.: Wiley, 1981. 439 p.

Wiley J.E. Chromosome banding patterns of treefrogs (Hylidae) of the Eastern United States // Herpetologica. Vol. 38, N4. P. 507—520.

Wilson A.C., Bush G.L., Case S.M., King M.-C. Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1975. Vol. 72, N12. P. 5061—5065.

Wilson A.C., Carlson S.S., White T.J. Biochemical evolution // Annu. Rev. Biochem. 1977a. Vol. 46. P.573—639.

Wilson A.C., White T.J., Carlson S.S., Cherry L.M. Molecular evolution and cytogenetic evolution // Human cytogenetics. N.Y.etc.: Acad. press, 1977b. Vol. 7. P. 375—393.

Woodruff R.C., Thompson J.N. Genetic factors that affect rates of spontantous mutations and chromosome aberrations in Drosophila melanogaster // Cytogenet. and Cell Genet. 1982. Vol. 33, N1/2. P. 151—159.

Wright S. On the probability of fixation of reciprocal translocations // Amer. Natur. 1941. Vol. 75. P. 513—522.

Wright S. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations // Evolution. 1948. Vol. 2, N2. P. 279—294.

Wu C.-I., W.-H. Evidence for the higher rates of nucleotide substitution in rodents than in man // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1985. Vol. 82, N2. P. 279—294.

Wurster D.H., Atkin N.B. Muntjac chromosomes: new karyotype for Muntiacus muntjak // Experientia. 1972. Vol. 28, N8. P. 972—973.

Wurster D.H., Benirschke K. Indian muntjac, Muntiacus muntjak: a deer with a low diploid number // Science. 1970. Vol. 168, N3337. P. 1364—1366.

Wurster-Hill D.H., Gray C.W. The interrelations of chromosome banding patterns in canids, mustelids, hyena and felids // Cytogenet. and Cell. Genet. 1975. Vol. 34, N 1/2. P. 178—192.

Wurster-Hill D.H., Seidel B. The G-banded chromosomes of Roosevelt's muntjac, Muntiacus rooseveltorum // Ibid. 1985. Vol. 39, N1. P. 75—76.

Yamada K. Relation of stature to length and heterochromatin of the human Y choromosome // The Y chromosome. N.Y.: Liss, 1985. Pt B. P.1—13.

Yamaguchi O., Mukai T. Variation of spontaneous occurence rates of chromosome aberrations in the second chromosome of Drosophila melanogaster // Genetics. 1974. Vol. 78, N4. P. 1209—1221.

Yosida T.H. Evolution of karyotypes and differentiation in 13Rattus species // Chromosoma. 1973. Vol. 40, N3. P. 285—297.

Yosida T.H. Studies on the karyotype differentiation of the Norway rat. III. Segregation of offspring from 1/12 translocation heterozygotes and fertility of the translocation homozygotes // Proc. Jap. Acad. B. 1980a. Vol. 56, N7. P. 437—442.

*Yosida T.H.*Studies on the karyotype differentiation of the Norway rat. IV. Segregation and fertility of the Norway rat with inversion pair N1 // Jap. J. Genet. 1980b.Vol. 55, N5. P. 397—403.

Zimmerman E.G., Kilpatrick W., Hart B.J. The genetics of speciation in the rodent genus Peromyscus // Evolution. 1978. Vol. 32, N3. P. 565—579.

Zimmerman E.G., Nejtek M.E. Genetics and speciation of three semispecies of Neotoma // J. Mammal. 1977. Vol. 58, N3. P. 391—402.

Zimmering S., Sandler L., Nicoletti B. Mechanisms of meiotic drive // Annu. Rev. Genet. 1970. Vol. 4. P. 409—436.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Акроцентрическая хромосома (акроцентрик) — хромосома, центромера которой находится вблизи одной из теломер.

Анеуплоидия — наличие во всех клетках организма или их части числа хромосом, не кратного гаплоидному.

Аутосома — обычная, не половая хромосома.

Бивалент — пара гомологичных хромосом, конъюгирующих в мейозе.

В-хромосомы (добавочные хромосомы) — хромосомы, не гомологичные ни одной из хромосом основного набора; их присутствие необязательно для нормальной жизнедеятельности организма.

Гетерохроматин — генетически неактивная часть вещества, слагающего хромосомы, которая обладает специфическим характером окрашивания по сравнению с эухроматином.

Гетерохромосомы — половые хромосомы (X-хромосома — женская половая хромосома, Y-хромосома — мужская половая хромосома).

Гомологичные хромосомы — хромосомы, которые конъюгируют в мейозе и содержат одинаковые линейные последовательности генов.

Инверсия парацентрическая — поворот на 180° хромосомного сегмента, не включающего центромеру.

Инверсия перицентрическая — поворот на 180° хромосомного сегмента, включающего центромеру.

Кроссинговер — обмен участками гомологичных хромосом в мейозе или митозе.

Метацентрическая хромосома (метацентрик) — хромосома, центромера которой находится приблизительно посередине.

Мультивалент — ассоциация более чем двух хромосом в мейозе, часто связанная с транслокациями.

Рекомбинация — образование новых комбинаций аллелей в результате кроссинговера или мейотической сегрегации.

Сегрегация — расхождение родительских хромосом в мейозе.

Структурная гетерозиготность — гетерозиготность по хромосомным мутациям.

Субметацентрическая хромосома (субметацентрик) — хромосома, центромера которой находится ближе к одному концу (теломере), чем к другому.

Теломера — концевой участок хромосомы.

Телоцентрическая хромосома (телоцентрик) — хромосома, центромера которой находится в концевом положении.

Транслокация — перемещение хромосомного сегмента в пределах той же хромосомы или в другую хромосому.

Реципрокная транслокация — обмен хромосомными сегментами между двумя хромосомами.

Робертсоновская, или центрическая, транслокация может осуществляться в двух вариантах: слияние двух акроцентрических или телоцентрических хромосом в области центромеры с образованием метацентрика или субметацентрика и диссоциация метацентрической или субметацентрической хромосомы на два акроцентрика или телоцентрика.

Тандемная транслокация — слияние хромосом в области теломер или района теломеры одной хромосомы с областью центромеры другой хромосомы.

Хиазмы — участки, в которых в мейозе происходит обмен гомологичными сегментами между хромосомами.

Центромера — район хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена во время клеточного деления.

Цитотип (хромосомная раса) — группа особей данного вида, отличающаяся по кариотипу от других представителей этого вида.

Эухроматин — часть вещества, слагающего хромосомы, которая обладает генетической активностью и отличается от гетерохроматина по характеру окрашиваемости в специфических условиях.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3

ВВЕДЕНИЕ 4

Глава I

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРОМОСОМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ 7

Глава II

ВНУТРИВИДОВАЯ ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ 12
Хромосомная изменчивость как основа эволюционной трансформации кариотипов 12
Эволюционная судьба внутривидовых систем хромосомной изменчивости 20

Глава III

ХРОМОСОМЫ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ 28
Изолирующий эффект гетерозиготности по хромосомным перестройкам 29
Факторы фиксации хромосомных мутаций 35
Популяционная структура и динамика 36
Мейотический драйв 42
Приспособленность гетерозигот по хромосомным перестройкам 44

Глава IV

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ХРОМОСОМНОЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИЕЙ 48
Фенотипический эффект хромосомных перестроек на организменном и внутрипопуляционном уровнях 49
Делеции и дупликации 50
Инверсии 51
Транслокации 54
Изменения количества гетерохроматина в геноме 56
Хромосомная и морфологическая изменчивость у копытного лемминга 57
О возможных механизмах фенотипического эффекта хромосомных перестроек 59
Соотношение цитогенетической и морфологической дифференциации у млекопитающих на внутривидовом уровне 62
Сопоставление скоростей хромосомной и морфологической эволюции у высших таксонов 76

Глава V

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОВ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА 83
Неравномерность скоростей морфологической эволюции 84
Морфологические скорости эволюции 85
Таксономические скорости морфологической эволюции 90
О факторах изменчивости скоростей морфологической эволюции 92
Неравномерность темпов эволюционных преобразований кариотипов у млекопитающих 97

Изменчивость скоростей хромосомной эволюции 97
Изменчивость скоростей внутривидовой дифференциации хромосомных наборов..... 110

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 116

SUMMARY 122

ЛИТЕРАТУРА 123

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ 138

Научное издание

Гилева Эмилия Абрамовна

ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И ЭВОЛЮЦИЯ

Утверждено к печати
Институтом экологии растений и животных
Уральского отделения Академии наук СССР

Редактор издательства *Р.Л. Цыбульская*
Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технический редактор *Л.В. Русская*
Корректор *Т.И. Шеповалова*

Набор выполнен в издательстве
на компьютерной технике

ИБ № 47202

Подписано к печати 08.08.90.
Формат 60X901/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Сов. Кириллица.Печать офсетная
Усл.печ.л. 9,0. Усл.кр.-отт. 9,3. Уч.-изд.л. 10,7
Тираж 750 экз. Тип.зак. 450. Цена 2р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12