

ВАСИЛЬЕВ АЛЕКСЕЙ ГЕННАДЬЕВИЧ

На правах рукописи
УДК 574.3 : 575.2

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
НА ПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЕ

03.00.16 - экология



Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Екатеринбург - 1996

Работа выполнена в лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Новоженов Ю.И.

доктор биологических наук Захаров В.М.

доктор биологических наук Тестов Б.В.

Ведущая организация - Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского.

Защита состоится 14 мая 1996 г. в 9⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д.002.05.01 в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, Екатеринбург, ул. 8-е Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "13" - "апреля" 1996 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

М.Г.Нифонтова



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема сохранения и изучения биологического разнообразия органического мира имеет много уровней и различных аспектов своего решения (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Соколов, Воробьев, 1982; Яблоков, Островумов, 1985; Соколов, Криволушкий, Усачев, 1989; Северцов, 1990; Чернов, 1991). Традиционно под биологическим разнообразием подразумевается разнообразие видового состава биологических сообществ, то есть считается, что изучение биоразнообразия это экологическое исследование на уровне сообществ и экосистем. При этом методология анализа биоразнообразия на популяционном уровне разработана недостаточно, несмотря на значительное число популяционных исследований, которые чаще нацелены на изучение изменчивости, а не биоразнообразия. В этой связи становятся крайне актуальными исследования биологического разнообразия на внутривидовом и популяционном уровне (Alberch, 1980; Захаров, 1985, 1987; Мина, 1986; Atchley, 1987; Северцов, 1990), которые основаны на изучении особенностей протекания процессов развития и нацелены на анализ адаптивной морфогенетической диверсификации и экологической устойчивости популяций и внутривидовых форм. В этих исследованиях групповой (популяционный) уровень анализа позволяет приблизиться к пониманию процессов становления, устойчивого проявления и возможного сохранения биоразнообразия популяций. Решение этой задачи имеет фундаментальное значение как для развития эволюционной экологии (Шварц, 1968), так и для практики экологических, гамма-таксономических (Майр, 1971), микрэволюционных исследований и проведения биомониторинга окружающей среды.

В условиях усиления антропогенного пресса на природные популяции возможен процесс разрушения популяционной структуры и популяционной организации многих видов, а также ускорения перестроек развития, ведущих к непредсказуемым микрэволюционным сдвигам. В этой связи наиболее перспективным представляется изучение биоразнообразия на популяционном уровне в рамках эволюционно-экологических представлений (Шварц, 1980), которые позволяют конструктивно объединить и использовать богатый арсенал популяционной биологии (Яблоков,

1987), в том числе популяционной экологии, морфологии, фенетики и других популяционных дисциплин для изучения начальных этапов микрозволюции, то есть стадии возникновения биоразнообразия. При решении этих эволюционно-экологических задач необходимо, с одной стороны, объединение и использование достижений популяционной морфологии и фенетики в ее российском и западном понимании (Яблоков, 1966, 1980, 1987; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Sneath, Sokal, 1973; Берри, 1977; Новоженов, 1979; Мина, 1986; Atchley, 1987) и популяционной экологии, с другой (Шварц и др., 1968; Большаков, 1972; Ивантер, 1975; Шинов, 1977; Stenseth, 1983; Lidicker, 1985 и др.). Необходимо учитывать также, что в основе всех популяционных и эволюционных явлений лежат фундаментальные онтогенетические (эпигенетические) процессы (Шмальгаузен, 1948; Waddington, 1957; Шишkin, 1982, 1988; Захаров, 1987; Северцов, 1990), от которых во многом зависит, как осуществляется процесс становления, формирования, поддержания и изменения биоразнообразия природных популяций.

В последнее время широко обсуждается связь онтогенеза и филогенеза, исходя из эпигенетических механизмов эволюции и их роли в становлении морфологической диверсификации (Gould, 1977; Alberch, 1980; Alberch, Alberch, 1981; Maynard Smith et al. 1985; Atchley, 1987; Шишкий, 1988). Популяционный уровень рассмотрения проблемы морфологической диверсификации при этом также, как правило, остается без внимания, хотя именно он является узловым при изучении самых начальных этапов становления биоразнообразия и выявлении эволюционно-экологических механизмов этого процесса.

В этой связи крайне актуальным представляется поиск новых теоретических подходов к изучению биоразнообразия на популяционном уровне с позиций эпигенетических представлений о процессе онтогенетического развития и на основе этого разработка фенетической методологии изучения его альтернативных путей, которые, собственно, и формируют фенотипическое разнообразие в популяции.

Цель исследования: Цель работы состоит в разработке теоретических и методологических основ фенетического анализа биоразнообразия на популяционном уровне в свете эпигенетических и эволюционно-

экологических представлений и в изучении становления, поддержания и изменения биоразнообразия популяций в естественной среде и при антропогенных воздействиях.

Задачи исследования:

1. Опираясь на современные эволюционно-экологические и фенетические представления, разработать методологию фенетического анализа биоразнообразия на популяционном уровне, основанную на групповом (популяционном) изучении внутрииндивидуальной или эпигенетической изменчивости неметрических пороговых признаков, фенов и их композиций.
2. На основе анализа проявлений флюктуирующей асимметрии и использования теоретической модели "эпигенетического ландшафта популяции" выявить в популяциях разных видов животных и растений альтернативные пути развития, характеризующие экологическую и эпигенетическую природу популяционного биоразнообразия.
3. Провести экспериментальное изучение проблемы устойчивости фенотипического разнообразия на примере анализа устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям впренатальном онтогенезе.
4. Провести фенетический анализ биоразнообразия природных популяций на внутрипопуляционном и внутривидовом уровнях иерархии и факторов, влияющих на его проявление.
5. Провести эволюционно-экологический анализ биоразнообразия, основанный на изучении дивергенция форм разного уровня таксономической иерархии по комплексу морфометрических и неметрических признаков.
6. Изучить темпы фенетической диверсификации популяций с учетом возможного влияния эколого-генетических факторов: инсуляризации поселений, изоляции расстоянием, гибридизации, транспозиции мобильных элементов генома (при шоковом экологическом воздействии), акклиматизации, урбанизации и техногенного загрязнения среды.
7. Апробировать методы фенетического мониторинга экологического состояния популяций в естественных и антропогенных условиях на основе фенетического анализа биоразнообразия на популяционном уровне

(на примере изучения зон с повышенным содержанием радионуклидов на Урале).

Научная новизна и теоретическая значимость. В диссертации изложены принципиально новые теоретические и методологические подходы к анализу биоразнообразия на популяционном уровне. В рамках этого направления разработана эпигенетическая концепция морфологической диверсификации популяций, основанная на представлении об “эпигенетическом ландшафте популяции” (системе альтернативных путей развития), групповом (популяционном) анализе особой формы внутрииндивидуальной изменчивости - эпигенетической изменчивости, обусловленной пороговыми ограничениями развития, и эволюционно-экологических механизмах становления и устойчивого поддержания популяционной структуры и популяционной организации вида.

Впервые теоретически обоснованы представления о “популяционном онтогенезе” (онгодемогенезе), который определяется как общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования, что создает предпосылки для анализа биоразнообразия на популяционном уровне, основываясь на фенетической характеристике процессов индивидуального развития.

Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне позволил впервые количественно оценить и соотнести вклад ряда эволюционно значимых экологических и эколого-генетических факторов в ускорение процесса диверсификации популяций животных в естественной среде и при антропогенных воздействиях (инсуляризации поселений, гибридизации, транспозиции мобильных элементов генома при шоковых экологических воздействиях, акклиматизации, урбанизации и технологического загрязнения окружающей среды).

Впервые на примере разных таксономических групп показано, что влияние изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций на сплошном участке ареала может быть сопоставимо по эффективности с действием полной изоляции. Впервые установлена корреляция уровня внутривидовой дифференциации с миграционной способностью видов в эколо-

гическом ряду форм, ранжированных по степени вагильности. Показано, что популяции специализированных видов (роющие, горные, аридные) онтогенетически менее дифференцированы, чем популяции широкораспространенных форм без признаков экологической специализации.

Практическая значимость результатов и их реализация. Разработанная методология фенетического анализа биоразнообразия на популяционном уровне может быть использована при решении конкретных популяционно-экологических, эволюционно-экологических и таксономических проблем, связанных с анализом рецентных и ископаемых популяций животных и растений. Групповой (популяционный) анализ эпигенетической изменчивости фенов и их композиций позволяет с высокой степенью надежности прогнозировать и реконструировать потенциальные спектры популяционного фенотипического разнообразия, выявлять микрофилогенетические связи и отношения внутривидовых таксонов, восстанавливать естественно-исторический генезис популяционной структуры видов, а также осуществлять фенетический мониторинг популяционных нарушений морфогенеза у групп организмов, обитающих в условиях техногенного загрязнения окружающей среды. Результаты исследований внедрены в виде экспертных заключений при выполнении научно-хозяйственных договоров с Администрациями Свердловской и Оренбургской областей при экологической оценке отдаленных последствий радиоактивного загрязнения в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) и экологической экспертизе последствий испытаний ядерного оружия на Тотком полигоне и др., а также при написании отчетов о выполнении заданий по Государственным программам "Экологическая безопасность России" по темам 3.4.5 и 1.4.7 и "Биоразнообразие" (1993-1995). Научные итоги работы использованы при чтении лекционных курсов и подготовке курсовых и дипломных работ для студентов биологических факультетов УрГУ и СГНУ.

Длительность работы. Результаты работы были доложены и представлены на I, II, III, и IV Всесоюзных совещаниях по фенетике популяций (Саратов, 1976; Москва, 1979; Саратов, 1985; Борок, 1990), на конференции "Млекопитающие Уральских гор" (Свердловск, 1979), на V Всесоюзной конференции по экологической физиологии, биохимии и морфо-

логии (Фрунзе, 1977); на Школе-семинаре по экологии животных памяти Д.Н.Кашкарова (Свердловск, 1978), на Всесоюзном совещании "Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих" (Пущино, 1983), на III, IV, и V Съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986, 1990), на Всесоюзном совещании "Экологические механизмы преобразования популяций при антропогенных воздействиях" (Свердловск, 1986), на VI и VII Всесоюзных совещаниях по грызунам (Ленинград, 1984; Нальчик, 1988), на Межреспубликанском совещании "Структурно-функциональное и видовое разнообразие млекопитающих в экосистемах" (Киев, 1992); на Региональной научно-практической конференции "Реализация Государственной программы Российской Федерации по радиоактивной реабилитации Уральского региона" (Екатеринбург, 1993); на III Международном симпозиуме "Урал атомный: наука, промышленность, жизнь" (Екатеринбург-Заречный, 1995), на Научно-практическом совещании "Новые методы исследования природных популяций" (Москва, 1995), на II Международном симпозиуме "Экологическая генетика млекопитающих" (Лодзь, Польша, 1994), а также представлены на II Европейском конгрессе по млекопитающим (Саутгемптон, Англия, 1995) и 5 Международном конференции "Грызуны и пространство" (Рабат, Марокко, 1995).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 63 работы.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. На уровне популяции биоразнообразие носит хорошо выраженный функциональный характер, что определяется существованием структурно-функциональных групп фенотипически однородных особей - биотипов, являющихся отражением альтернативных путей развития (эпигенетического ландшафта популяции), которые обеспечивают популяции возможность быстрого адаптивного "маневра" и структурной перестройки при изменении условий среды.
2. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне, основанный на явлении эпигенетической изменчивости, позволяет проводить фенетический мониторинг морфогенетических нарушений популяций как в естественной среде, так и при антропогенных воздействиях.

Структура и объем работы. Рукопись состоит из введения, 10 глав, заключения, выводов, списка цитированной литературы и приложения (каталоги фенов, таблицы). Диссертация изложена на 539 стр. машинописного текста, содержит 90 табл., 88 рисунков. Список литературы включает 530 работ, в том числе 205 на иностранных языках.

ГЛАВА I. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

В последние годы становится ясно, что и западное (Sneath, Sokal, 1963, 1973, Майр, 1971) и российское (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980) направления фенетики феноменологически очень близки: в обоих случаях это популяционный (групповой) уровень исследований, широкое использование различных проявлений индивидуальной фенотипической изменчивости, в том числе анализ дискретных состояний признаков, применение современных методов статистики, включая многомерные подходы, нацеленность на изучение диверсификации популяций и анализ эволюционных проблем. Объединяющей основой обоих направлений фенетики является эпигенетическая теория (Waddington, 1947, 1957; Шмальгаузен, 1948; Alberch, 1980, 1985; Lovtrup, 1982; Шишгин, 1984, 1986, 1988), объясняющая порождение фенетического разнообразия в широком смысле и позволяющая использовать фенетическое разнообразие как инструмент выявления биологического разнообразия на самых разных уровнях организации.

Хорошо известно, что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты (Конюхов, 1986). Эти "надгенетические" взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются эпигенетическими. Эпигенетические взаимодействия обеспечивают весь сложнейший процесс самосборки организма, т.е. развитие с новообразованием или эпигенез. Изначально важные для генетики явления - доминантность и рецессивность - свойства "признаков", а не генов, т.к. гены на молекулярном уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977; Конюхов, Пончев, 1981). Трудно в свете этого сомневаться в том, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенети-

тическими механизмами морфогенеза. Таким образом, представляется, что именно эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должна строиться современная фенетика и изучение явлений биоразнообразия на популяционном уровне.

Фенетика основана на популяционном анализе процессов развития (эпигенеза) и является своеобразным "популяционным окном" в онтогенез и морфогенез (Яблоков, 1974, 1987; Захаров, 1985, 1987; Магомедмирзаев, 1990). Идея необходимости такого популяционного видения онтогенеза отчетливо угадывается уже в первых работах по феногенетике Н.В. Тимофеева-Ресовского и Б.Л. Астнурова. Можно полагать, что фенетика - это популяционная дисциплина, которая на популяционном уровне позволяет изучать развитие (альтернативные пути развития), нацелена на изучение популяционного биоразнообразия и дает возможность сравнительного эпигенетического анализа популяций и внутривидовых таксонов в пространстве и в историческом времени.

Функционирование эпигенотипа, согласно взглядам Уоддингтона, забуферено таким образом, что процесс развития оказывается "канализированным", жестко направленным, несмотря на наличие разного рода помех как со стороны внешней, так и со стороны внутренней, генотипической среды (Уоддингтон, 1947, 1963; Waddington, 1957). По аналогии с предложенной Уоддингтоном моделью эпигенетического ландшафта особи (системой альтернативных путей развития - креодов) вводится представление о эпигенетическом ландшафте популяции и "популяционном онтогенезе" (онтодемогенезе), который определяется как общее для всех особей популяции преюморжение видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования, что создает предпосылки для анализа биоразнообразия на популяционном уровне, основываясь на фенетической (эпигенетической) характеристики процессов индивидуального развития.

Обнаружена особая форма определенной внутривидовой изменчивости - эпигенетическая изменчивость, которая выявляется только при групповом (популяционном) уровне рассмотрения и основана на существовании альтернативных путей развития в популяции. Доказана пороговая природа эпигенетической изменчивости и ее связь с пере-

ключениями развития в онтогенезе и канализированностью развития. Установлено, что на основе эпигенетических пороговых ограничений формируются фены - устойчивые дискретные состояния неметрических признаков и их композиций, частота встречаемости которых маркирует эпигенетические особенности структурно-функциональных групп популяции. С позиций эпигенетических представлений подтверждена принципиальная возможность использования частот фенов и их композиций для характеристики биоразнообразия как популяций, так и внутривидовых форм разного уровня дивергенции.

Хорошо понятно, что синтез невозможен без анализа: описание целостного фенотипа невозможно без разложения его на элементарные признаки и их состояния. Фенетический анализ в аналитической (редукционной) форме описывает изменчивость отдельных признаков фенотипа, а в синтетической (композиционной) - обеспечивает возможность многомерной реконструкции целостного фенотипа и характеристики биоразнообразия. Исходя из этого, изменчивость рассматривается как реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков, а биоразнообразие на популяционном уровне понимается как многомерное отражение в фенотипах особей альтернативных путей развития, присущих эпигенетическому ландшафту популяции.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на популяционно-экологическом, морфометрическом и фенетическом исследовании коллекционных материалов, собранных автором во время экспедиционно-полевых работ с 1972 по 1994 г. Общий объем изученного материала, рассмотренного в данной работе, составил около 15000 экз. по 21 виду животных разных таксонов и 1 виду растений. Основные исследования проведены на грызунах, хищных и насекомоядных (12466 экз.). В ходе исследований автором были обнаружены и использованы 507 фенов - дискретных устойчивых состояний неметрических признаков.

В некоторых случаях, наряду с собственными материалами, использовали коллекционные материалы зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН или коллекции, любезно предо-

ставленные для исследований коллегами из разных научных учреждений: Института экологии и систематики животных СО РАН, Новосибирск; Института биологии ЯНЦ СО РАН, Якутск; Института биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан; Биологического-почвенного института ДВО РАН, Владивосток; Института экологии Польской АН, Варшава (Польша); Национального музея естественной истории, Отдел млекопитающих, Вена (Австрия).

Наряду с данными по природным популяциям были проанализированы экспериментальные материалы, полученные по линиям мышей (*BALB/cSto*, *CBA/Rap*, *BC/IRAE*, *C57BL/6JSto* - 1391 экз.), виварным колониям полевок (*Alticola macrotis macrotis*, *Alticola macrotis vinoquadratus*, *Clethrionomys glareolus* - 984 экз.) и сублиннам дрозофил (*Drosophila melanogaster* - 322 экз.). При изучении внутривидовой (энлогенной) изменчивости метамерных структур растений (Мамаев, 1978) использовали большие серии листовых пластинок ромболистного цискуса (*Cissus rotundifolia* - 940 метамеров).

Для проведения хроно-географического фенетического анализа устойчивости популяций в пространстве и во времени материал из природных популяций модельного вида - рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) направлению собирали с 1972 г. по 1994 г. на Южном Урале (Оренбургская область, Башкирия), в Южном Предуралье (Самарская область), и на Среднем Урале (Свердловская, Челябинская области). Общее число репрезентативных аллохронных и алилотонных выборок только по данному виду составило 38: Одна из популяций - сакмарская (окр. г.Кувандык, Оренбургская обл., пойменный лес р.Сакмары), выбранная в качестве общей ключевой точки как для географических, так и хронографических сравнений, изучалась с небольшими перерывами с 1972 по 1991 г. Репрезентативные популяционные пробы (выборки) по рыжей полевке и большинству других видов собраны за короткие отрезки времени в летний сезон (обычно в июле-начале августа) на основе массового вылова животных стандартными методами. Учеты относительной численности зверьков в популяции проводили методом ловушко-линий в течение трех суток непрерывного вылова (Формозов, 1937; Кучерук и др., 1963). На месте отлова у животных определяли пол,

и репродуктивное состояние. В работе использован метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

Определение относительного возраста и выделение возрастных групп проводили по комплексу признаков, учитывая степень развития тимуса, вес и размеры тела, состояние генеративной системы, степень стертости жевательной поверхности зубов, скелетализированности черепа и формирования дефинитивных структур черепа, а у корнезубых грызунов стадию формирования корней зубов (Кошкина, 1955; Тупикова и др., 1970). При изучении крупных животных с продолжительным жизненным циклом, например, рыси (*Lynx lynx*), использовали данные определения возраста по слоистым структурам клыка (Мина, Клеветаль, 1976; Малафеев, Кряжимский, Добринский, 1986; Васильев, Малафеев, Валеева, 1992). Для статистической обработки материала брали естественные группы одного и того же пола и возрастности. Широко применяли многомерные методы статистики: кластерный, дискриминантный и факторный анализ, многомерное неметрическое шкалирование и анализ главных координат (Иберла, 1980; Терехина, 1986; Ким и др., 1989; Дэвис, 1990).

Фенетический анализ проводили по комплексу неметрических признаков, используя фены и их композиции. Для кодирования фенов использован смысловой полупозиционный буквенно-цифровой код, который является традиционным в аналогичных исследованиях (Яблоков, Ларина, 1985; Ларина, Еремина, 1988; Hartl et al., 1995). В работе приведены правила кодирования и описания фенов, их каталоги и схемы расположения для всех изученных видов. Фенетические дистанции (MMD) между выборками и их стандартные отклонения (MSD) рассчитывали по формулам, предложенными Смитом (Grewal, 1962; Berry, 1964) и Хартманом (Hartman, 1980). Различия статистически значимы на уровне $p < 0.05$ при $MMD > 2MSD$. Меры средней фенетической уникальности (MU) для каждой выборки подсчитывали как сумму MMD данной выборки со всеми остальными (Berry, 1964). С целью дальнейшей ординации сравниваемых групп матрицы фенетических дистанций (MMD) обрабатывали в ходе многомерного неметрического шкалирования методом минимального "стресса" Крускала (Kruskal, 1964) и

методом главных координат (Дэвис, 1990). Статистическая обработка проведена на основе пакетов прикладных программ ECOSTAT (Version 1.0) и PHEN (Version 3.0) которые были разработаны в Институте экологии растений и животных УрО РАН О.А.Жигальским, А.Г.Васильевым и О.А.Лукьяновым, а также NTSYS-pc (Version 1.1-1.40/440) (Rohlf, 1988).

ГЛАВА 3. ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ПОПУЛЯЦИИ

Анализ эпигенетической изменчивости (Васильев, 1988) начинается с группового изучения регулярных стохастических билатеральных нарушений симметрии или флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1987). Это своеобразное окно на популяционном уровне, через которое можно “заглянуть” в процесс развития, зондировать онтогенез на популяционном уровне. Неодинаковая неизвестная реализация признака на разных сторонах особи обусловлена стохастическими сбоями (ошибками) развития, т.е. эпигенетическими причинами, т.к. генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон. Практически все фены билатеральных структур черепа млекопитающих, которые известны автору у нескольких десятков разных видов: грызунов, зайцеобразных, ластоногих, хищных, коньных и др.- в широком смысле подвержены такой флуктуирующей асимметрии, а следовательно, имеют эпигенетическую природу варьирования.

При рассмотрении флуктуирующей асимметрии главный интерес обычно представляют явления, касающиеся различных аспектов популяционного гомеореза или проявления онтогенетического “шума” как маркера стабильности и нестабильности развития, и меньше обращается внимание на главное преимущество этого явления - внутринивидуальной изменчивости: возможность на популяционном (групповом) уровне косвенно изучать альтернативные пути развития (эпигенетический ландшафт популяции), в том числе морфогенез конкретных структур, то есть проявления эпигенетической изменчивости.

При этом одинаково важно изучать как случаи тяготения к направленной асимметрии отдельных фенов или избирательности проявления их композиций, так и случаи, близкие к идеальной флуктуирующей асим-

метрии (случайной, хаотической реализации фенов), поскольку и те и другие, по разному характеризуя изменчивость развития на внутри-индивидуальном и на индивидуальном уровнях, позволяют приблизиться к характеристике эпигенетической системы популяции. Поэтому для наших целей правильнее говорить об использовании явления флуктуирующей асимметрии билатеральных композиций в широком гоlkовании как пути, позволяющем "заглянуть" в процесс развития на популяционном уровне, используя разные проявления асимметрии билатеральных структур.

Сопоставляя все множество теоретически возможных билатеральных композиций фенов с реально существующим эмпирическим множеством, можно выявить и область преобладающих состояний (композиций) у данной группы (таксона), и реальную "структуру крсода", т.е. количественную и качественную характеристику связей и отношений между элементами порождаемого данной эпигенетической системой множества (генетического разнообразия).

В диссертации детально разобраны примеры группового (популяционного) анализа внутрииндивидуальных нарушений билатеральной симметрии на уровне отдельных фенов и их композиций при изучении эпигенетической (аберративной) изменчивости ряда видов млекопитающих, в том числе элементов костной структуры в области овального отверстия у прометеевой полевки (рис.1.), а также aberrаций рисунка надкрыльй усача изменчивого (*Eodinus interrogationis*), рисунка боковых полос окуня (*Perca fluviatilis*), фенов метамеров листовой пластиинки ромбонистого цискуса и др. В работе приводятся примеры пороговой природы эпигенетической изменчивости, один из которых, касающийся формирования дополнительного пятна на надкрылье *Coccinella septempunctata* приведен в автореферате (рис.2). Как видно на рисунке, нормированное распределение надкрыльй, лишенных дополнительного пятна, смешено влево и пороговая зона (зона неопределенности) довольно велика. По модели Фальконера (Falconer, 1960) среднее значение левого распределения соответствует теоретическому месту эпигенетического порога на количественной оси. Согласно этой модели, подсчитав интеграл вероятности в допороговой зоне, можно получить теоретический

процент надкрыльй с дополнительным пятном и без него. Теоретические и эмпирические оценки вполне хорошо согласуются (табл.1).

Таблица 1. Сравнение теоретических и эмпирических частот встречаемости фенов рисунка на надкрыльях пятиточечной божьей коровки и усача изменчивого, %

Фен	Теоретические	Эмпирические
Пятиточечная божья коровка		
Пятна нет	20.8	21.8
Пятно есть	79.2	78.2
Усач изменчивый (екатеринбургская популяция)		
Фен 1	28.9	33.5
Фен 2	93.6	94.9
Фен 3	4.8	4.8
Фен 4	19.7	14.8
Фен 5	12.4	11.4
Фен 6	13.6	12.5
Фен 7	98.4	98.9
Фен 8	7.7	6.8
Фен 9	2.5	2.3
Фен 10	86.5	88.4

Частоты встречаемости элементов (фенов) высокоустойчивы в популяции и маркируют ее эпигенетическую специфику. В каждой популяции существует специфическое местоположение порогов, что определяет единый закон и иерархический порядок формирования композиций. Это же позволяет теоретически предсказать все множество композиций для конкретной популяции. Наличие единого закона формирования структуры рисунка, специфичного для популяции и осуществляющегося через стохастику процессов развития, может объясняться только тем, что каждой популяции присуща своя эпигенетическая система.

Анализ аберративной внутрииндивидуальной изменчивости позволяет прийти к следующим выводам: изменчивость неметрических признаков дискретна, хотя выраженность элементов структуры - фенов, несмотря на дискретность, имеет количественную природу; местоположение

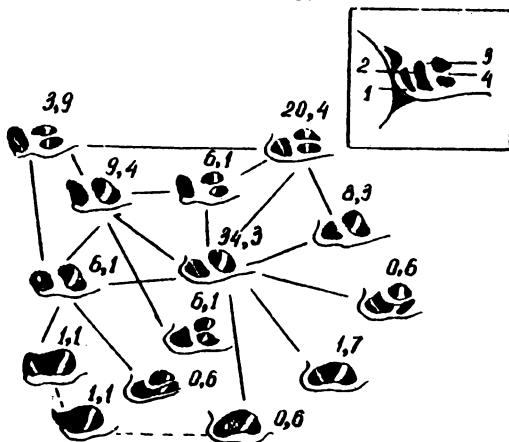


Рис. 1. Билатеральные композиции фенов структуры овального отверстия (1-4), %. Линии соединяют антимерные композиции, встреченные одновременно на разных сторонах у одной и той же особи.

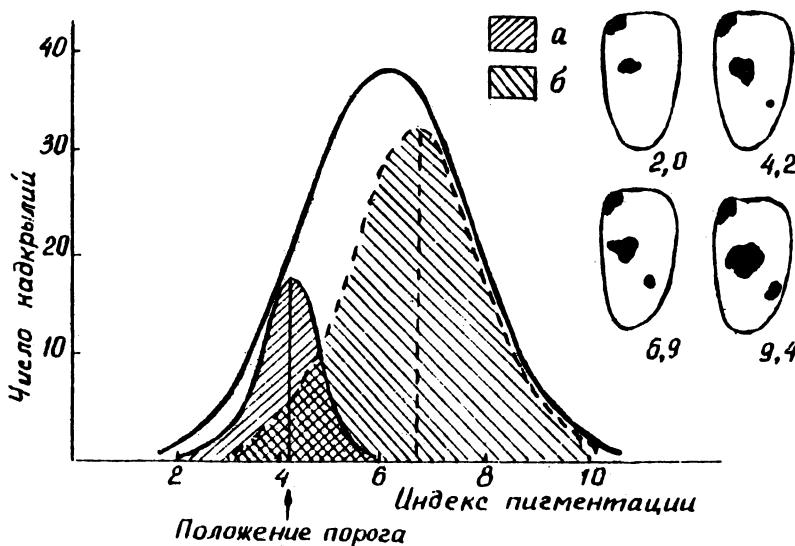


Рис. 2. Распределение надкрыльй *Coccinella 5-punctata* по значениям индекса пигментации: **а** - с отсутствием дополнительного пятна; **б** - с наличием пятна. Справа надкрылья с соответствующими индексами.

каждого элемента структуры по отношению к другим строго определено и не случайно; структура содержит устойчивые и неустойчивые элементы; сочетание элементов в композиции осуществляется стохастически в соответствии с законами комбинаторики на основе вероятностей проявления исходных элементов; частоты проявления фенов устойчивы, в том числе и в возрастном отношении; эпигенетическая изменчивость упорядочена и существует естественная система "переходов" между билатеральными композициями фенов, доминирующая из которых занимает центральное положение (рис.1). Используя эти выводы как некие постулаты, легко прийти к представлению о системном характере наблюдаемой эпигенетической изменчивости.

Все приведенные в работе факты можно истолковать только в пользу реальности существования единой эпигенетической системы, задающей формирование множества композиций фенов разных признаков на основе эпигенетических порогов. Положительными чертами описанного композиционного подхода можно считать резкое уменьшение числа элементарных признаков, возрастание надежности и упрощение процедуры классификации, предсказание в полном объеме редких композиций фенов, а также широкие возможности применения во внутривидовой систематике, популяционной и эволюционной биологии при характеристике фенотипического разнообразия.

Анализ флюктуирующей асимметрии (реализационной изменчивости по терминологии В.А.Струнникова), характеризующей стохастические процессы фенотипической реализации эпигенотипа, и эпигенетической изменчивости, обусловленной канализованной структурой самого эпигенетического ландшафта, позволяет на одних и тех же объектах рассматривать разные и взаимодополняющие аспекты группового развития, изучать на этой основе проявления биоразнообразия на популяционном (групповом) уровне.

ГЛАВА 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ УСТОЙЧИВОСТИ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Возможность использования неметрических вариаций признаков скелета для изучения межлинейной дифференциации и правомерность генетической интерпретации получаемых различий обоснована еще в

работах английских генетиков 50-60-х годов и обобщена Грюнебергом (Grunberg, 1963), сформулировавшим представление о пороговой "квазинепрерывной" природе этой изменчивости. Берри и Сиэл позднее назвали это явление "эпигенетическим полиморфизмом", подчеркивая роль эпигенетических пороговых ограничений в онтогенетическом проявлении дискретных вариаций неметрических признаков (Berry, Searle, 1963). Резкие различия в частотах многих признаков между разными инбредными линиями мышей и связь их проявления с рядом крупных мутаций позволили сделать вывод о том, что рассматриваемые признаки находятся под генетическим контролем.

Решение вопроса о степени устойчивости проявления неметрических пороговых признаков к средовым воздействиям имеет принципиальное методическое значение для исследователей природных популяций и требует специальной экспериментальной проверки на модельных объектах. В этой связи совместно с В.И.Стариченко, Н.М.Любашевским и И.А.Васильевой проведено экспериментальное изучение влияния экологических условий пренатального развития через изменение нейроэндокринного статуса материнского организма на изменчивость неметрических и морфометрических признаков скелета у потомства мышей линии *BALB/c* и сопоставление этих данных с уровнем межлинейных различий. Таким образом можно было оценить соотношение средовых и генотипических факторов варьировании фенов неметрических пороговых признаков скелета мышевидных грызунов.

Эксперименты проведены на мышах линии *BALB/c* (исходный материал был получен из питомника лабораторных животных АМН "Столбовая"). В качестве факторов применены: включение в диету метилтиоурацила (МТУ-ингбитора щитовидной железы); инъекции гормональных препаратов (ПТГ-паратиреоидина и АКТГ-адренокортикотропного гормона), а также два режима охлаждения, экстремальные по отношению к природным ситуациям. Опыты поставлены на взрослых, ранее не рожавших самках (Васильев и др., 1986). Весь скелетный материал классифицировали по фенам 25 неметрических признаков. Для оценки масштаба изменений, вызванных экспериментальными (средовыми) воздействиями, проведено сопоставление их с

уровнем межлинейных (генотипических) различий по тем же весовым, размерным и неметрическим признакам. С этой целью изучен скелетный материал и весовые и размерные характеристики от 45-дневных животных двух других инбредных линий: *CBA* и *C57BL/6J*, а также проанализирована выборка из колонии лабораторных мышей стадного разведения ("нелинейных").

Потомство самок, подвергшихся экспериментальным воздействиям, во всех группах имеет выраженную тенденцию к измельчанию. При сравнении экспериментальных групп мышей *BALB/c* с контрольной по частотам фенов отдельных неметрических признаков только в 13 случаях из 100 возможных обнаружено статистически значимое изменение частот, т.е. в 87,0% случаев частоты признаков оказались устойчивыми по отношению к примененным воздействиям. Значимые фенетические дистанции по комплексу неметрических признаков (MMD) выявлены лишь при сравнении контроля с группами АКТГ ($MMD = 0.040 \pm 0.011$) и Холод I (0.041 ± 0.018). Сезонные различия между контрольными группами статистически недостоверны 0.002 ± 0.011 (по 25 признакам). Межлинейные фенетические дистанции (по 25 признакам) на порядок превышают максимальные различия, полученные в эксперименте (от 0.674 до 0.912). Наиболее удалена от других линия *C57BL/6J*. Колония мышей стадного разведения (нелинейных) занимает промежуточное положение между инбредными линиями, приближаясь к *BALB/c*.

Обнаруженная нами относительно более высокая, чем это считалось ранее, устойчивость частот встречаемости неметрических признаков к средовым воздействиям позволяет проводить более надежную генетическую интерпретацию обнаруживаемых в природе межпопуляционных различий по комплексу неметрических признаков при условии независимости их от общих размсов животных. Показано, что для косвенного выявления генетической дифференциации природных популяций метод оценки фенетических дистанций по частотам фенов неметрических признаков скелета более эффективен и чувствителен, чем "мандибулярный тест" М.Фестинга (Festing, 1972), основанный на дискриминантном анализе формы нижней челюсти.

ГЛАВА 5. УСТОЙЧИВОСТЬ ФЕНООБЛІКА ПОПУЛЯЦІЙ В ПРОСТРАНСТВЕ І ВО ВРЕМЕНІ: ХРОНО-ГЕОГРАФІЧНИЙ АНАЛІЗ ПОПУЛЯЦІОННОЇ СТРУКТУРИ ВІДА

Проблемы изучения популяционной структуры вида, выявления внутривидовой дифференциации и устойчивости фенооблика популяций тесно связаны с проблемой анализа популяционного биоразнообразия, так как формирование популяционной структуры вида - исторически длительный процесс, сопряженный со становлением диверсификации популяций и внутривидовой дивергенции. При этом популяционная структура вида и картина внутривидового разнообразия относительно устойчиво поддерживаются в пространстве и во времени. Популяционная структура вида - во многом результат этого исторического процесса. Поэтому наиболее адекватное представление о ней можно получить при последовательном изучении дифференциации популяций в пределах ареала. Удачные попытки фенетического и морфометрического анализа популяционной структуры вида неоднократно предпринимались как зоологами (Яблоков, Баранов, Розанов, 1981; Валецкий, 1987), так и ботаниками (Мамаев, Махнєв, 1982, 1988; Семериков, 1986).

При проведении географических сравнений в силу случайных колебаний условий среды в разных участках ареала в разные годы, необходим параллельный сбор информации из изучаемых популяционных группировок. Это предполагает синхронный сбор популяционных проб из разных участков ареала в течение нескольких лет для получения адекватного представления о масштабах хронографических колебаний в каждой популяционной группировке по сравнению с географическими различиями. Такой подход к анализу внутрипопуляционной изменчивости можно назвать хроно-географическим. Он включает в себя возможность оценки степени устойчивости фенооблика популяций в пространстве и во времени, а следовательно, и потенциальную возможность выявить устойчивость популяционной структуры в пределах ареала конкретного вида.

5.1. Ізоляція розташуванням і диференціація популяцій. Диференціації популяцій і становленю популяціонної структури вида спосібствует пространственна изоляция, которая в случае островной изоляции

прекращает или резко ослабляет генетический обмен между популяциями. Формирующаяся в ходе внутривидовой дифференциации уникальность эпигенетической системы локальной популяции должна постоянно нарушаться в ходе скрещиваний с мигрантами из смежных соседних популяций. Априори не ясно, каковы механизмы поддержания устойчивости фенооблика популяций в пространстве и во времени. Одним из таких возможных эколого-генетических механизмов, способствующих поддержанию популяционной устойчивости и стабильности популяционной структуры вида, можно рассматривать действие изоляции расстоянием.

Изучение эффективности влияния изоляции расстоянием на дифференциацию популяций проведено на популяциях модельного вида - ряжей полевки в Оренбургской области. Выявление дифференциации популяционных группировок на сплошном участке ареала проводилось на основе сравнения кратковременно взятых синхронных проб на большом пространственном отрезке пойменных лесов р.Урала и р.Сакмары. Анализ показал, что фенетические дистанции (MMD), по которым оценивался уровень дифференциации, между соседними поселениями полёвок внутри одной популяции колеблются от 0.007 до 0.019. Фенетические различия (MMD) между соседними, полностью изолированными 30-ти километровым ландшафтно-экологическим барьером популяциями (сакмарской и приуральской) были существенно выше и устойчиво сохранялись в течение многих лет. Средний уровень заведомо межпопуляционных различий составляет 0.070 ± 0.023 . Оказалось, что такой уровень различий наблюдается лишь между популяционными группировками вида, удаленными на 100-150 км на сплошном участке ареала вдоль пойменных лесов: чем дальше удалены сравниваемые выборки, тем большие обнаруживаемые между ними значения показателя MMD (Васильев, 1984). Границы между популяциями на сплошном участке ареала при этом оказываются размытыми. В целом различия между ландшафтно изолированными соседними популяциями оказались сопоставимы с различиями между значительно более удаленными друг от друга поселениями на сплошном участке ареала. На сплошном участке ареала выявляется сильная положительная корреляция между географи-

фическим расстоянием и фенетическими дистанциями, отражающими дифференциацию популяционных группировок: пропорционально увеличению расстояния усиливается дифференциация популяций. Корреляция значительно выше в тех случаях, когда расстояние измеряется в соответствии с наиболее вероятными путями расселения мигрирующих зверьков (вдоль пойменных лесов $r = 0.87$, а по кратчайшим расстояниям без учета путей расселения $r = 0.17$). С одной стороны, это доказывает сам факт действия изоляции расстоянием на процесс дифференциации, с другой - отражает естественно-исторический генезис рассматриваемых группировок.

5.2. Хроно-географический подход к анализу диверсификации популяций (на примере изучения популяционной структуры рыжей полевки на Южном Урале, 1972-1991 гг.). При ответе на вопрос о степени устойчивости эпигенетической системы популяции, маркируемой частотами фенов пороговых неметрических признаков, наряду с экспериментальными лабораторными исследованиями, необходимо проведение длительного многолетнего слежения за одними и теми же популяциями в естественных условиях. Известно лишь одно долговременное исследование Р. Берри и М. Джекобсона (Berry, Jakobson, 1975), которые за 12 лет (1957, 1960-1968 гг.) проследили по комплексу вариаций неметрических признаков черепа характер изменений изолированной островной популяции домовой мыши у берегов Англии. Нам удалось провести аналогичное многолетнее наблюдение за сакмарской популяцией рыжей полевки на востоке Оренбургской области (найменный лес реки Сакмары, окрестности г. Кувандык) за период с 1972 г. по 1991 г.

При многомерной ординации матрицы фенетических дистанций между альлохронными выборками сакмарской популяции за 20-летний период наблюдений анализ главных координат выделил три неизвестные компоненты межгрупповых различий. Хорошо видно, что по первой оси наблюдается направленный тренд хронографических изменений от 1972 к 1991 году (рис. 3). От 1972 года происходит резкая флуктуация в сторону отрицательных значений координат в 1976 году, затем популяция возвращается в направлении исходного состояния, но после 1982 года выходит на новый уровень относительно стабильного состояния, который

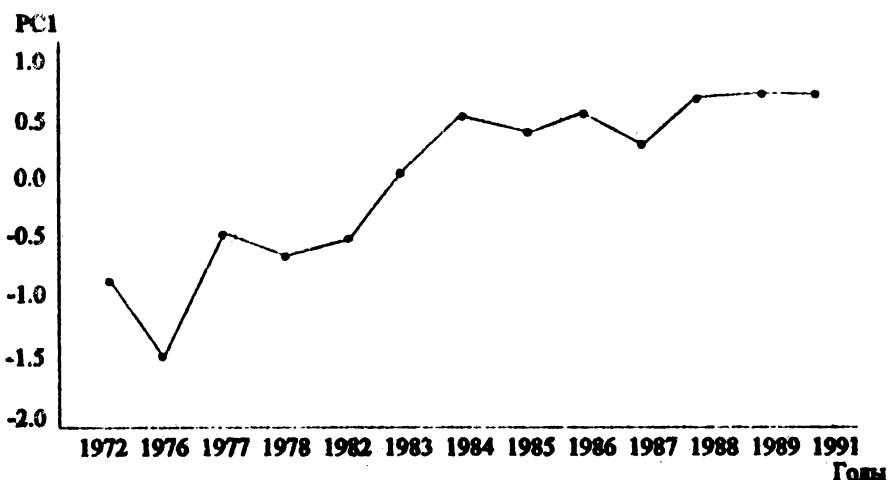


Рис. 3. Фенетическая "траектория" хронографических изменений в сакмарской популяции с 1972 по 1991 г. вдоль первой оси главных координат (РС1).

продолжается вплоть до 1991 года. Вдоль второй и третьей главных координат наблюдаются колебания возле среднего значения. Резкий сдвиг в 1976 г. связан с последствиями сильнейшей засухи 1975 г., которая привела к резкому падению численности ("краху популяции"). Большая часть межгрупповой хронографической дисперсии при сравнении аллохронных выборок носит идиопатический или обратимый характер. По аналогии с известным феноменом "прерывистого равновесия", большую часть времени эпигенетическая система популяции, маркируемая частотами фенов пороговых неметрических признаков, находится в относительно стабильном состоянии (стазисе), однако под действием экстремальных факторов среди в ней могут происходить быстрые направленные изменения, скорее всего, необратимого характера. В силу высокой устойчивости популяционной эпигенетической системы только мощные экстремальные воздействия среды могут привести к заметным ее преобразованиям. Полученные материалы показали также, что экстремальные воздействия среды в масштабе целого региона приводят к параллельным направленным эпигенетическим сдвигам в соседних популяци-

ях и не разрушают исторически сложившуюся популяционную структуру вида.

Анализ структуры географических различий по частотам встречаемости фенов неметрических признаков между пропорционально удаленными друг от друга популяциями рыбей полевки позволяет приблизиться к выявлению популяционной структуры вида в регионе (рис.4 Б). При рассмотрении взаимного расположения собственных векторов популяций в пространстве первых двух главных координат можно заметить, что получившаяся картина в значительной степени совпадает с картиной географического расположения выборок на карте региона (рис. 4 А). Различия между двумя аллохронными пробами из сакмарской популяции (10 а,б) являются мерой внутрипопуляционных межгодовых различий при количественной оценке масштаба межпопуляционных географических различий.

Размах географических межпопуляционных различий с юга на север более чем в два раза превосходит величину внутривидового фенетического разнообразия с востока на запад. Выявлена корреляция значений главных координат, характеризующих фенетическую дифференциацию популяций, с рядом основных климатических показателей. Только исторически длительный процесс адаптации популяций к локальным климатическим условиям в сочетании с механизмом действия изоляции расстоянием могли привести к такой "правильной" картине совпадения фенетических и географических дистанций между популяциями. Между всеми выделевшимися группировками популяций можно проследить викариант через систему промежуточных соседних поселений. На рисунке пунктиром нанесен древовидный граф минимальных дистанций между группировками (minimum spanning tree), который подтверждает викариантный характер отношений между ленточными поселениями вида, расположеннымими вдоль пойменных лесных коридоров.

Установлено, что основные фенетические черты аборигенной сакмарской популяции были полностью воспроизведены в лабораторной выварной колонии, берущей от нее начало ($MMD = 0.021 \pm 0.006$). По величине такой небольшой сдвиг эквивалентен средним сезонным изменениям частот фенов, которые обычно наблюдаются между зверьками

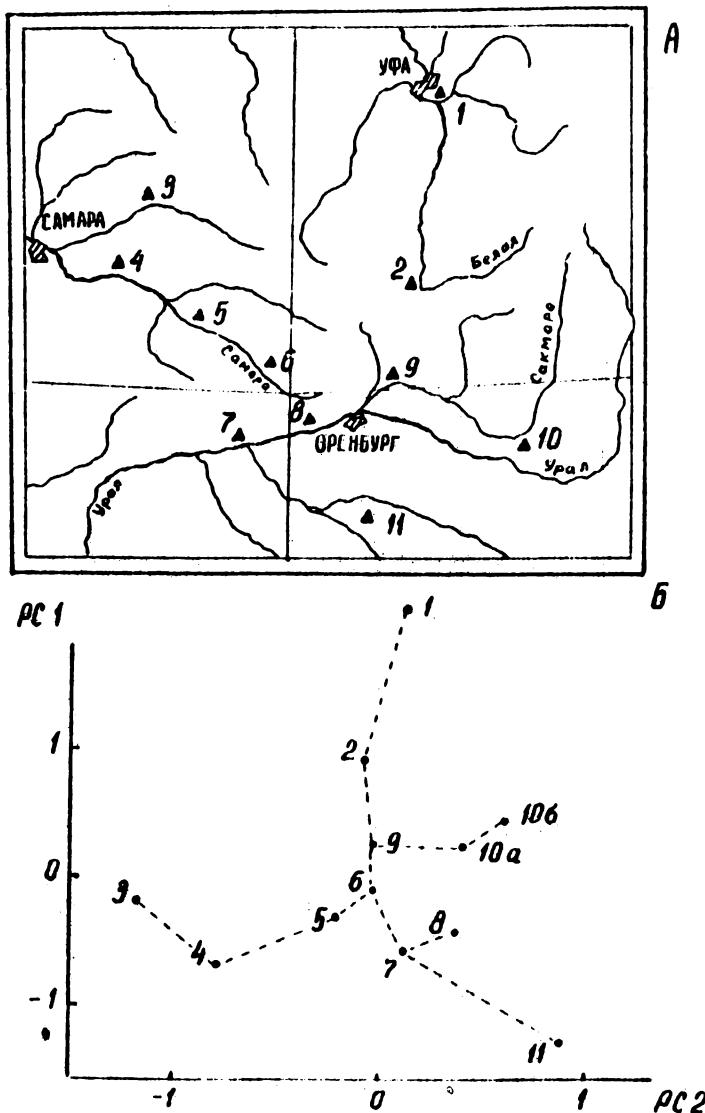


Рис. 4. Географическое положение популяций ряженой полевки (1-11) на Южном Урале и Предуралье (Δ) и их размещение в пространстве первых двух главных координат (Б).

разных сезонных генераций или животными из разных соседних микропопуляций, которые обитают в контрастных биотопах.

ГЛАВА 6. ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ У ВИДОВ С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ВАГИЛЬНОСТИ

Масштабы популяционной дифференциации могут быть относительно жестко связаны с подвижностью самих животных, точнее с их способностью мигрировать на большое расстояние. Для количественного изучения этой проблемы, тесно связанной не только с общей способностью животных к пространственным перемещениям, но и с их экологической и биологической спецификой, был выбран экологический ряд, объединяющий виды млекопитающих с разной степенью вагильности (рис. 5). Фенетическое исследование внутривидовой дифференциации и популяционной структуры этих видов проводилось на территории одного и того же большого региона (Южный и Средний Урал), что делает такой анализ более адекватным. Последовательность этих видов в экологическом ряду отражает переход от почти полной оседлости у вида землероя - обыкновенной слепушонки, ведущего колониальный образ жизни, до мобильного хищника - рыси, который в поисках добычи преодолевает десятки километров. Дополнительно использованы данные по специализированным формам (горным - большеухая и лемминговидная полевки, а также аридной форме - желтому суслику). Для сопоставимости уровня фенетической дифференциации по разным видам были вычислены индексы дифференциированности (IPD), представляющие средние значения фенетических дистанций (MMD) в пересчете на 100 км относительно сплошного участка ареала. Величина MMD, равная 0.001, была принята в качестве условной единицы, которой дали название 1 берри (по имени английского зоолога Р.Берри). Поэтому индекс IPD может быть выражен в берри на 100 километров. Результаты расчетов в логарифмическом масштабе приведены на рисунке 5. Видно, что средний уровень популяционной фенетической дифференциации (IPD) резко различен у сравниваемых форм и в целом укладывается в ожидаемую схему. Проявляется хорошо заметная обратная зависимость этого показателя от ранга подвижности животных. Величины IPD колеб-

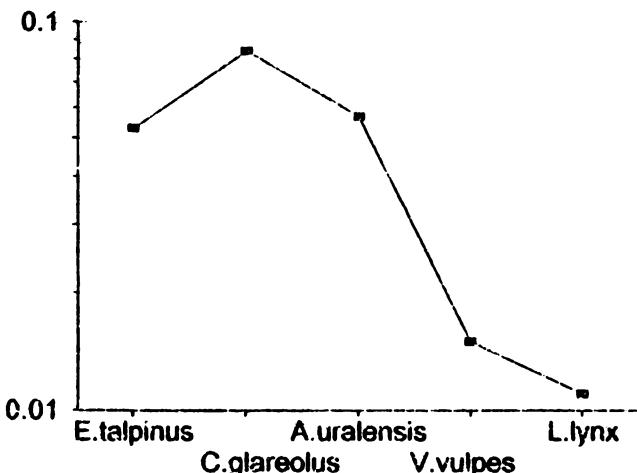


Рис. 5. Изменение индекса фенетической дифференцированности (IPD) в экологическом ряду видов, ранжированных по степени вагильности.

лются от 11 берри на 100 км у рыси до 84 у ряжей полевки. Исключение из общего правила составляет слепушонка. При ее низкой подвижности в сравнении с другими видами можно было бы ожидать резкого повышения фенетической дифференциации между локальными популяциями вида, но этого не наблюдается. Величина показателя IPD у слепушонки составила 44 берри на 100 км, то есть оказалась ниже, чем у других грызунов. При общей лабильности фенооблика, выраженной по морфометрическим признакам, эпигенетическая система слепушонки оказывается весьма устойчивой и консервативной на большой части ареала. Непропорционально низкий уровень внутривидовой дифференциации по сравнению с общей подвижностью и изолированностью животных наблюдается и у других специализированных форм: горных форм - большеухой и лемминговидной полевок и аридной формы - желтого суслика. Возможно, что специализация приводит к большей консервативности и стабильности развития животных. Показатель IPD для человека в среднем составляет 2.5 берри на 100 км (расчитано по Рычков, Мовсесян, 1972). Таким образом, человек при максимальным

уровне подвижности замыкает по значениям индекса IPD экологический ряд видов, обладая крайне низкой величиной межпопуляционной дифференциированности.

ГЛАВА 7. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕ: РОЛЬ ФЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА В РЕШЕНИИ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

Концепция эпигенетической изменчивости позволяет иначе взглянуть на использование фенетического подхода при попытке решать чисто популяционно-экологические задачи. Многие внутрипопуляционные функциональные группы, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность популяции, с этих позиций могут рассматриваться как проявление альтернативных путей развития (креодов Уоддингтона). Поиск таких канализированных путей индивидуального развития в популяции и выявление их связи с функциями по поддержанию популяции как надорганизменной системы наполняет новым смыслом изучение внутрипопуляционного фенотипического разнообразия. Дальнейшее понимание адаптационной роли тех или иных внутрипопуляционных модусов развития, приводящих к формированию определенных структурно-функциональных групп в популяции, позволит приблизиться к выявлению "развитийных" механизмов эволюции. Таким образом, эволюционно-экологические (Шварц, 1980) взгляды на популяцию, опирающиеся на экологические механизмы эволюционного процесса, в этом понимании приобретают новое развитие и аргументацию.

В данной главе обсуждаются примеры сравнения по комплексу частот фенов неметрических признаков черепа однородных в фенотипическом отношении внутрипопуляционных структурно-функциональных групп животных, которые выполняют в популяции различную экологическую роль: мигранты и оседлые; обитатели контрастных биотопов и экотона между ними; толерантные и восприимчивые к инвазии; окрасочные морфы сплешуонки, различные по стрессоустойчивости. Эти исследования были проведены совместно с Ю.К.Галактионовым и В.М. Ефимовым (ИЭиС СО РАН) на водяной полевке (Галактионов и др., 1991), с А.Банах (Варшавский Университет, Польша), О.А.Лукьяновым и И.А.Васильевои (ИЭРиЖ УрО РАН) на рыжей полевке (Banach, Vasilyev,

Vasilyeva, 1995 a,b; Васильев и др., 1996, in litt.),, с Н.Г.Евдокимовым и В.П.Позмоговой (ИЭРиЖ УрО РАН) на слепушонке (Васильев и др., 1992).

Проведенный фенетический анализ показал, что между "мигрирующими" и "оседлыми" оссбями рыжей полевки из насыщенных местообитаний, разделение которых возможно на основе метода многодневного вылова, разработанного К.И.Бердюгным (1983) и О.А.Лукьяновым (1988), существуют значительные различия по комплексу частот фенов неметрических признаков черепа, которые косвенно указывают на эпигенетическую специфику индивидуального развития данных категорий особей, а следовательно, могут быть истолкованы как генетически обусловленные различия в онтогенезе этих двух категорий зверьков. Фенетическое сравнение мигрирующих и оседлых животных позволило выявить скрытую феногенетическую гетерогенность в популяции рыжей полевки, маркированную особенностями территориального поведения зверьков.

При изучении населения рыжей полевки из двух контрастных лесных биотопов и экотона между ними в Северо-Восточной Польше показано, что фенетические различия между двумя биотопическими группировками, разделенными экотоном статистически достоверны, хотя по уровню ниже межпопуляционных (0.034 ± 0.007). Население экотона в фенетическом отношении занимает промежуточное положение, существенно приближаясь к одной из биотических групп (0.008). Это согласуется с гипотезой проявления "буферных" свойств населением животных из экотонов, разделяющих обитателей основных биотопов в качестве невидимого экологического барьера. Данные CMR, полученные А.Банах в ходе прямых экспериментов по мечению и повторному отлову изученных животных, подтверждают этот вывод (Banach, 1988). Установлено, что население экотона характеризуется повышенным уровнем флюктуирующей асимметрии, что указывает на дестабилизацию развития этой группы животных.

Известно, что в популяциях диких животных может существовать генетический контроль восприимчивости и устойчивости к паразитарным болезням (Кеннеди, 1978; Уэйклин, 1983). В этой связи нами,

совместно с большим коллективом коллег из Института химизации сельского хозяйства СО РАСХН, было проведено исследование возможной скрытой эколого-генетической структурированности популяции водяной полевки по толерантности к инвазии одним из видов нематод (*Longistriata minuta*) на основе дискриминантного анализа встречаемости фенов неметрических пороговых признаков (Галактионов и др., 1991). Полевок разбили на две группы: зараженных (если встречен хотя бы один паразит данного вида) и не зараженных. Для учета возможных различий частот фенов у оседлой и мигрирующей частей популяции, каждая из выборок была разделена на две части: отлов в первую и вторую половину лета. Анализировали только перезимовавших самцов для того, чтобы избежать влияния половых и возрастных различий в частотах фенов. Дискриминантный анализ полевок по встречаемости 33 фенов с учетом зараженности нематодой *L. minuta* выявил статистически достоверные различия между всеми четырьмя выборками по всем трем дискриминантным функциям ($p < 0.001$). Таким образом, в ходе многомерного фенетического анализа выявились скрытая эколого-генетическая структурированность популяции. Интерпретируя полученные данные, можно полагать, что толерантность и восприимчивость к инвазии нематодой связаны в первую очередь с эпигенетической спецификой животных, которая маркируется устойчивыми различиями частот фенов пороговых неметрических признаков у этих двух групп животных. Различия выборок первой и второй половины лета, по-видимому, отражают фенетическую (эпигенетическую) специфику особей из оседлой и мигрирующей частей популяции. Каждая такая группа сходных фенотипов, дискретно отличающаяся от других однородных групп, формируется в ходе онтогенеза как альтернативный путь развития и связана с тем или иным крецом или субкрецом по терминологии К. Уоддингтона (1970).

Фенетический анализ полиморфной по окраске популяции слепушонки из Башкирии выявил резкие различия между темной и бурой морфами по частотам встречаемости фенов неметрических признаков черепа. Фенетическая дистанция в этом случае по своей величине приближается к уровню межпопуляционных различий ($MMD = 0.055$, 0.011), то есть указывает на существенные эпигенетические различия

между морфами. Важно отметить, что при фенетическом сравнении двух случайно выбранных групп (нечетные и четные порядковые номера) в смеси животных обеих морф оказалось, что различия практически не выражены ($MMD = 0.001 \pm 0.005$). Установлено, что темная и бурая морфы резко различны в физиологическом отношении и отличаются по стрессоустойчивости (Большаков и др., 1989; Мошкин, 1989).

Таким образом, в популяции выявляются структурно-функциональные группы животных (биотипы), характеризующиеся устойчивыми эпигенетическими особенностями, маркированными частотами встречаемости фенов пороговых признаков (сезонные генерации, мигранты и оседлые, толерантные и восприимчивые к инвазии, обитатели контрастных биотопов, окрасочные морфы и др.). Можно поэтому определить биотип (термин, предложенный Иоганнсеном) как группу биологически сходных фенотипов в популяции, формирующихся на основе единого альтернативного пути развития, соответствующего определенному эпигенетическому креоду (в понимании Уоддингтона) и различающихся по экологической роли в популяции. Свообразными примерами устойчивых биотипов в зоологии, совпадающими по своему масштабу скорее с экотипами, можно рассматривать эпигенетические группировки лососевых рыб (проходные, озерные, речные, неотенические), о которых сообщает М.К.Глубоковский (1995). Биотипы различны и в эпигенетическом и в генетическом отношении, так как являются результатом действия генов-переключателей развития и исторически формируются и поддерживаются в популяции как адаптивный резерв эпигенетической системы в меняющейся экологической обстановке.

ГЛАВА 8. ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ФОРМ РАЗНОГО УРОВНЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЕРАРХИИ

Согласно эволюционной экологии, необратимость внутривидовых преобразований определяется не морфофизиологическими и генетическими особенностями популяций (степень морфофизиологических различий, степень генетической дифференциации), а их экологическими особенностями, то есть изменением нормы реакции на изменение внешней среды (Шварц, 1969, 1980). На этой основе формируются специ-

фичные морфогенетические реакции, делающие возврат к исходной форме невозможным. Такой взгляд на проблему формообразования позволяет использовать неонтологический материал из современных географически удаленных популяций вида для изучения начальных стадий микроэволюции и видаобразования. Подход, предложенный С.С.Шварцем, созвучен взглядам, высказанным позднее С.В.Мейеном (1984), о возможности реконструкции эволюционных событий, протекавших в историческом времени, опираясь на меру дифференциации современных групп биологических объектов. С.В.Мейен (1984) определил эту процедуру как "процессуальную реконструкцию", то есть путь замены анализа различий во времени, изучением их в пространстве. Исходя из высказанных представлений, эволюционно-экологическая "процессуальная реконструкция" микроэволюционного процесса на основе фенетического анализа удаленных в пространстве внутривидовых группировок выглядит вполне обоснованной, так как внутривидовой уровень сравнения не позволяет сомневаться в высокой гомологии одноименных структур (неметрических пороговых признаков) и их дискретных состояний (фенов) у разных популяций.

В этой главе диссертации рассмотрены примеры фенетического анализа эпигенетической дивергенции спорных и неясных в таксономическом отношении форм при изучении конкретных проблем эволюционной экологии: островной вариант длительной полной изоляции командорской популяции красной полевки, имеющей неясное материальное происхождение (в связи с возможным влиянием "принципа основателя" Э.Майра) и эпигенетическая дивергенция экологически специализированных к горным условиям изолированных внутривидовых форм большесухой и лемминговидной полевок (*Aschizomys*), имеющих недавнее голоценовое происхождение (Васильева, Васильев, 1992). Показано, что принципы "процессуальной реконструкции" внутривидовых отношений на основе фенетического анализа форм разной степени внутривидовой иерархии позволяют принять обоснованные таксономические решения.

Установлено, что несмотря на вскую изоляцию островная изолированная популяция красной полевки острова Беринга не вышла за

пределы материкового подвида *Cl. r. jochelsoni* Allen (1903), хотя различия между островной и исходной материковой популяциями отражают некоторую степень их морфологической, эпигенетической, а следовательно, и генетической дифференциации. Фенетические различия между сахалинской и камчатской популяциями достигают подвидового уровня (Васильев, 1982). Показано, что "принцип основателя", не является основной причиной сокращения фенетического разнообразия в популяции (низкий уровень разнообразия типичен и для камчатской популяции), но может способствовать ускорению процессов преобразования эпигенетического ландшафта популяции.

Фенетический анализ выявил сложную иерархическую картину эпигенетической дивергенции форм подрода *Aschizomys*, которая согласуется с существующими представлениями о его таксономической структуре и позволяет объяснить причины неоднозначного толкования ранга отдельных форм. Наиболее приемлемой трактовкой таксономических отношений в изученной группе на наш взгляд следует признать выделение надвида *Alticola macrotis* с полувидами: *A. macrotis* и *A. lemminus*, каждый из которых в свою очередь представлен несколькими подвидами. Наличие промежуточных форм на уровне полувидов и широких зон интерградации между подвидами, по-видимому, не позволяет сегодня прийти к окончательному решению, поэтому вопрос о числе подвидов остается открытым (Васильева, Васильев, 1992).

В работе показана принципиальная возможность эпигенетической интерпретации результатов многомерного морфометрического анализа при решении эволюционно-экологических и тесно связанных с ними таксономических проблем. Установлено, что и количественные, и качественные признаки имеют в своей основе количественную природу вариации, на которую и в том, и в другом случае накладываются эпигенетические пороговые ограничения, приводящие к альтернативным переключениям развития. Все это позволяет включить методы многомерного морфометрического анализа, в частности "генетический мандинбулярный тест" Фестинга (1972), в арсенал фенетических методов и в равной мере использовать их при оценке биологического разнообразия и при решении эволюционно-экологических задач.

ГЛАВА 9. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПОВ ФЕДЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

Проблема скоростей морфологических преобразований в процессе эволюции издавна привлекает к себе исследователей. В настоящее время, в связи с обсуждением хорошо известной гипотезы "прерывистого равновесия" (punctuated equilibria) Н.Элдриджа и С.Гулда (Eldridge, Gould, 1972; Gould, Eldridge, 1977) подробные обзоры на эту тему можно встретить во многих крупных теоретических обобщениях (Воробьева, 1987; Воронцов, 1988; Орлов, 1988; Татаринов, 1988; Гилева, 1990; Rieppel, 1990; Sounders, 1990). Гипотеза Гулда и Элдриджа дала новый импульс в изучении темпов эволюции на разных иерархических уровнях: от популяций до биомов. Привлекательность этих взглядов для многих исследователей связана не только с хорошо документированной эмпирикой, но и с привлечением авторами гипотезы "прерывистого равновесия" в качестве одного из главных объяснений быстрой фазы эволюции перестроек регуляторных систем онтогенетического развития. П.Олберч (Alberch, 1980) предлагает в этой связи эпигенетическое объяснение морфологической диверсификации на уровне макроэволюционных событий. Однако становление и проявление биоразнообразия, обусловленное эпигенетическими факторами, зарождается на популяционном и внутривидовом уровнях, то есть в рамках микроэволюционного процесса (Шварц, 1980). Поэтому фенетический анализ темпов микроэволюционных преобразований является самостоятельной важной и актуальной задачей эволюционной экологии. В этой связи в работе обсуждаются наиболее вероятные эколого-генетические факторы, способствующие ускорению процесса фенетической диверсификации популяций и внутривидовых групп. Исследования, проведенные автором, и анализ литературы показали, что к числу наиболее вероятных эколого-генетических факторов ускорения эпигенетических преобразований могут быть отнесены: инсуляризация поселений; гибридизация; быстрые перестройки генома из-за транспозиций, спровоцированных шоковыми экологическими воздействиями; акклиматизация; урбанизация среды и различные их сочетания на фоне общего прогрессирующего техногенного загрязнения среды. Полная пространственная изоляция в отличие от

изоляции расстоянием приводит к быстрому уклонению популяций в эпигенетическом отношении (Васильев, 1984). При гибридизации разных подвидов большеухой полевки установлено, что уже в первом поколении складывается характерный эпигенетический ландшафт гибридной популяции, который сохраняется в чреде поколений. Наиболее важные результаты были получены на экспериментальных сублиниях дрозофилы, маркированных мутацией *radius incompletus* (неполная радиальная жилка) и различающихся по локализации мобильно диспергированных элементов генома. Материал был любезно предоставлен для фенетических исследований д.б.н. Л.А.Васильевой (ИЦиГ СО РАН).

Открытие мобильных диспергированных элементов генома (транспозонов или МГЭ) у животных в самом конце 80-х привело многих исследователей к мысли о возможном влиянии этого явления на процесс быстрой перестройки генома, а следовательно, быстрой эволюции (Георгиев, Гвоздев, 1980; Gvozdev et al., 1981; Гвоздев, Кайданов, 1986; Васильева, Ратнер, Забанов, 1987; Ratner, 1988; Гилева, 1990). Связь транспозонов с экспрессией количественного признака *radius incompletus* была показана в лаборатории Л.А.Васильевой (ИЦиГ СО РАН) в серии исследований по шоковому температурному воздействию на личинок *Drosophila melanogaster* в разные чувствительные моменты онтогенеза. Оказалось, что размещение транспозонов по сайтам хромосом почти идентично у сублиний с одинаковой фенотипической экспрессией мутации *r1*, полученных как при шоковых температурных воздействиях, так и при направленном отборе (Васильева и др., 1987, 1995). Проведенный нами многомерный морфометрический и фенетический анализ выявил два устойчивых фенотипических состояния, соответствующих полному исчезновению радиальной жилки и полному ее восстановлению, а также третье-неустойчивое состояние - неполное проявление (типичное выражение мутации *r1*), что хорошо соответствует схеме переключения развития и проявлению его альтернативных путей в аналогичных экспериментах К.Уоддингтона (Waddington, 1947) по генетической асимиляции признака. Эти данные позволяют предполагать сильную связь транспозиций генома с "эпигенетической наследственностью", приводящей к формированию устойчивых альтернативных путей развития в

популяции. Таким образом, можно предполагать особую роль транспозиций генома в ускорении эпигенетических преобразований природных популяций.

Показано, что акклиматизация животных (ондатра, желтый суслик) сопровождается быстрыми морфологическими и феногенетическими изменениями на первой фазе быстрого подъема численности, которые затем после нормализации динамики численности почти не происходят, и популяция длительное время сохраняет морфологическую стабильность (Большаков, Васильев, Менчиков, 1986; Васильев и др., 1992). При анализе популяционной структуры полевой мыши на территории г. Нижнего-Новгорода установлено, что эколого-генетический фактор урбанизации также приводит к усилению феностической дифференциации смежных популяционных группировок, которое непропорционально их взаимной удаленности (Лисин, Васильев, 1985).

ГЛАВА 10. ФЕНОТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ В ЕСТЕСТВЕННОЙ И АНТРОПОГЕННОЙ СРЕДЕ

10.1. Фенотипический мониторинг популяций красной полевки в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) на Среднем Урале. Фенотипический мониторинг популяций красной полевки, проводившийся в Каменском районе Свердловской области в течение двух лет (1992-1993 гг.), показал, что на импактной территории в окрестностях оз. Тыгиш (по оси Восточно-Уральского радиоактивного следа - ВУРС) устойчиво проявляется повышенное феностическое разнообразие, обусловленное увеличением доли малых морфогенетических аберраций (фенов) и уродств в строении черепа, связанных с нарушением остеогенеза. В импактной выборке и в 1992 г и в 1993 г были обнаружены характерные окнообразные выпадения фрагмента небной кости, а также крупное отверстие в теменной кости, которые могут быть связаны с замедлением процесса окостенения черепа. Известно, что аналогичные эффекты отмечались другими авторами при повышенном содержании стронция-90 в скелете животных. Анализ, проведенный в 1992 г., показал, что средняя доля собственно аберрантных фенов в этой популяции оказалась достоверно выше в импактной группе животных ($p < 0.05$). Выявлено устойчивое одннаправленное уклонение импактной выборки от контрольных.

расположенных за пределами ВУРС, по частотам фенов неметрических признаков черепа, которое не зависит от условий года, что свидетельствует о генетической природе различий. Предполагается, что они обусловлены хроническим влиянием малых доз радиации на процесс индивидуального развития красной полевки и накоплением мелких генетических аберраций, приводящих к проявлению повышенной концентрации фенотипических уродств в зоне ВУРС. Эти данные хорошо согласуются с многолетними материалами, полученными А.И.Ильинко и Т.П.Крапивко (1993) по более загрязненной радионуклидами части ВУРС о том, что из поколения в поколение в этих условиях возрастает радиорезистентность популяции, которая сопровождается изменениями генотипического состава популяции, а также с выводами Б.В.Тестова (1980, 1983, 1993) о том, что в популяциях грызунов хорошо развиты восстановительные, репарационные процессы после облучения в малых дозах. Дальнейший мониторинг может показать усиливается ли уровень своеобразия импактной популяции или она уже достигла нового устойчивого адаптивного состояния.

10.2. Анализ флюктуирующей асимметрии композиций фенов в популяциях обыкновенной бурозубки в зоне ВУРС. Исследование, проведенное В.М.Захаровым с Б.И.Шефтелем и Д.Ю.Александровым (1984) по изучению нарушения стабильности развития на фазе пика численности в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) показало, что этот вид может быть потенциально пригоден для целей биомониторинга по показателям флюктуирующей асимметрии (FA). В этой связи нами была оценена возможность использовать этот вид, обитающий на загрязненной радионуклидами территории ВУРС, для целей биомониторинга состояния наземных экосистем Среднего Урала. Материалы по красной полевке и обыкновенной бурозубке собирались параллельно. По данным, полученным совместно с В.С.Беззелем и С.Э.Мухачевой, общая концентрация смеси бета-активных веществ и накопление стронция-90 в зольных остатках костно-мышечной ткани землероек, обитающих на импактной территории (окр. оз. Тынши), оказались существенно выше, чем на обоих контрольных участках так же, как и у красной полевки - вида, который считается радиофором (Ильинко, Крапивко, 1994).

Проведенный анализ показал, что в обеих контрольных выборках уровни флюктуирующей асимметрии по фенам неметрических признаков и их композициям довольно низки и сходны по величине, тогда как в импактной популяции (ось следа) значение индекса FA было существенно выше ($p < 0.05$). Таким образом, полученные данные указывают на большую стрессированность процесса развития у землероск импактного участка, а следовательно и относительно более пессимальный характер окружающей среды в районе оз. Тыгиш (зона ВУРС).

10.3. Опыт фенетической оценки возможных отдаленных последствий испытаний ядерного оружия на Тоцком полигоне в Оренбургской области. В 1954 году на Тоцком полигоне в Оренбургской области были проведены испытания ядерного оружия в воздушной среде. После ядерного взрыва образовался радиоактивный след, протянувшийся на северо-восток региона. Нами были проведены фенетические исследования по оценке возможных отдаленных последствий ядерных испытаний на модельные популяции рыжей полевки в районах, расположенных по осевой части следа (импактные популяции) и за его пределами (контроль). Сборы материала проводились в основном в сходных пойменных лесных биотопах, расположенных в понижениях рельефа местности, где, как правило, потенциальное накопление радионуклидов наиболее существенно (Криволуцкий и др., 1988). Фенетический анализ проведен на группе сеголеток рыжей полевки по 28 мелким морфогенетическим aberrациям в строении черепа - фенам неметрических признаков (исходно анализировали 53 фена). По метеорологическим причинам (скорость ветра до 80-90 км/ч) загрязнение радионуклидами в районе села Тоцкое было минимальным и основным фактором воздействия на местную популяцию индикаторного вида - рыжей полевки было облучение в момент сразу после взрыва атомной бомбы. На импактных участках, расположенных вдоль оси следа, воздействие в основном определялось сильным загрязнением радионуклидами в первые годы после взрыва. Полученные в работе данные доказывают наличие сильного феногенетического сдвига в импактной популяции (окрестности с. Кинзелька) по сравнению с контрольной (окр. дер. Кристалка). Однако фенетическое разнообразие по спектру мелких aberrаций строения чере-

па на импактных участках оказалось достоверно ниже, чем на контрольном и в тоцкой популяции, что, косвенно указывает на снижение генетического разнообразия в этих популяциях. Эти данные позволяют прийти к выводу о том, что последствия самого ядерного взрыва при отсутствии последующего сильного радиоактивного загрязнения местности в меньшей степени сказываются на процессах индивидуального развития последующих поколений млекопитающих, чем при хроническом воздействии слабых доз радиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этом разделе сформулированы основные положения работы. Показано, что фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне, основанный на изучении альтернативных путей развития, характерных для "популяционного онтогенеза", позволяет решать многие задачи популяционной и эволюционной экологии как фундаментального, так и прикладного характера, являясь теоретической и методологической базой для организации и проведения фенетического мониторинга природных популяций.

ВЫВОДЫ

1. На основе изучения закономерностей проявления билатеральных композиций фенов неметрических признаков в популяциях различных систематических групп животных и растений обнаружено явление эпигенетической изменчивости - особой формы определенной внутрииндивидуальной изменчивости, которая выявляется только при групповом (популяционном) уровне рассмотрения, имеет пороговую природу и отражает альтернативные пути развития. Разработан композиционный подход к анализу биоразнообразия популяций, основанный на групповом изучении проявлений внутрииндивидуальной (эпигенетической) изменчивости билатеральных неметрических признаков.
2. Проведенный анализ показал, что фены - устойчивые состояния неметрических пороговых признаков, дискретное билатеральное проявление которых обусловлено переключениями развития, а частота встречаемости маркирует разнообразие альтернативных путей развития или эпигенетический ландшафт популяции. В фенах реализуется

эпигенетическая изменчивость. Составлены каталоги для 507 фенов 22 видов животных и растений.

3. При экспериментальном изучении линейных мышей и лабораторных (виварных) колоний полевок разных видов обнаружена высокая устойчивость частот встречаемости фенов неметрических признаков к различным стрессирующим факторам развития, что позволяет использовать фенетические методы для характеристики биоразнообразия природных популяций.

4. Фенетический анализ популяционной структуры видов на сплошном участке ареала показал, что популяции реально существуют, сохраняя свое своеобразие в пространстве, но границы между ними "размыты" (относительны) и население вида представляет собой почти сплошной популяционный "континуум". На сплошных участках ареала за счет изоляции расстоянием проявляется пропорциональность уровня дифференциации популяций и их удаления друг от друга. Представляется методически оправданным использовать этот феномен для выявления популяционной структуры вида в ареале.

5. На основе регионального хроно-географического анализа популяционной структуры модельного вида (рыжей полевки) за 20-ти летний период наблюдений показано, что экстремальные воздействия среды в масштабе целого региона приводят к параллельным направленным фенетическим сдвигам в соседних популяциях и не разрушают исторически сложившуюся популяционную структуру вида. Показано, что ведущими факторами дифференциации популяций и формирования популяционной структуры вида являются аутэкологические условия среды, исторически складывающаяся экологическая уникальность каждого местообитания и эколого-эволюционные механизмы изоляции расстоянием.

6. В экологическом ряду видов, ранжированных по степени vagильности, наблюдается обратная зависимость уровня дифференциации вида от его способности к расселению, что позволяет оценивать относительный масштаб популяций у конкретных видов, выявлять картину их естественной эволюционно-генетической структурированности. Показано, что популяции специализированных видов млекопитающих

(роющие, горные, аридные) онтогенетически менее дифференцированы, чем популяции широкораспространенных форм без признаков экологической специализации.

7. На индивидуальном уровне элементами биоразнообразия являются целостные фенотипы, на уровне популяции - классы сходных фенотипов - "биотипы", являющиеся отражением альтернативных путей развития, характерных для данной популяции. Биотипы, выполняют определенные экологические функции как структурно-функциональные группы, что обеспечивает популяции возможность быстрого адаптивного "маневра" и структурной перестройки при изменении условий среды.

8. Эволюционно-экологический анализ биоразнообразия на примере спорных в таксономическом отношении форм (командорская популяция красной полевки, полевки подрода *Aschizotus*) показал возможность оценки эпигенетической дивергенции форм различного уровня внутривидовой иерархии при использовании фенов гомологичных неметрических признаков и перспективность фенетических методов для решения вопросов внутривидовой систематики и изучения процесса становления биоразнообразия.

9. Показано, что у разных таксономических групп млеконитающих на внутривидовом уровне наблюдается иерархичность темпов фенетической диверсификации популяций: фаза быстрых изменений сменяется длительным стазисом аналогично макроэволюционному феномену "прерывистого равновесия". Фенетические исследования показали, что скорость эпигенетических преобразований возрастает при влиянии: инсуляризации поселений, гибридизации, транспозиции мобильных элементов генома при шоковых экологических воздействиях, акклиматизации, урбанизации и техногенного загрязнения среды.

10. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне, основанный на явлении эпигенетической изменчивости, позволяет проводить фенетический мониторинг морфогенетических нарушений популяций как в естественной среде, так и при антропогенных воздействиях, включая радиоактивное загрязнение территории.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации.

1. Васильев А.Г. Экологические особенности популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) на южной границе ее ареала // МОИП, Доклады II полугодия 1972 - I полугодия 1973 гг. Зоология и ботаника. - Изд-во МГУ, 1976. - С. 130-132.
2. Васильев А.Г. О некоторых методических приемах применения фенетического подхода в популяционных исследованиях // Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. - Свердловск, 1976. - С. 21.
3. Васильев А.Г. Биотопические различия изменчивости краинологических признаков рыжей полевки по сезонам // Фауна, морфология и изменчивость животных. - Свердловск, 1976. - С. 18-19.
4. Большаков В.Н., Васильев А.Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала// Популяционная изменчивость животных.- Свердловск,1975.- С.3-31.
5. Большаков В.Н.,Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pail.; возможная роль "принципа основателя" // Журн.общ.биол.-1976. - Т.37, № 3.- С.378-385.
6. Смирнов Н.Г., Васильев А.Г. Об изменчивости формы жевательной поверхности M₁ водяной полевки и возможности отнесения этого признака к категории фенов // Физиологическая и популяционная экология животных. -Саратов, 1978. Вып.5(7).- С. 82-85.
7. Васильев А.Г. Популяционный анализ рыжей полевки на сплошном участке ареала в пойме р.Урал (Оренбургская область) // Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. - Свердловск, 1979. - С.16-17.
8. Васильев А.Г. Оценка дифференциации пространственно изолированных популяций красной полевки // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979.- С.9-10.
9. Васильев А.Г. Пространственная изоляция и дифференциация популяций рыжей полевки на периферии ареала // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. - Свердловск, 1980.- С.79-80.

10. Васильев А.Г. Дифференциация изолированных популяций рыжей и красной полевок // III Съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. - М.: Наука, 1982.- Т.2.- С.15-16.
11. Васильев А.Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций.- М.: Наука, 1982.- С. 15-24.
12. Васильева И.А., Васильев А.Г. Фенетический анализ таксономических отношений якутской и чукотской форм лемминговидной полевки по комплексу неметрических признаков черепа // Грызуны. Материалы VI Всесоюзного совещания. Ленинград: Наука, 1983.- С.67-69.
13. Васильев А.Г. Популяционная организация вида, дифференциация популяций и проблема изоляции расстоянием // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. - М., 1983. - С. 16-18.
14. Васильев А.Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций// Журн. общ. биол.- 1984 а.- Т.45, N 2. - С.164-176.
15. Васильев А.Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*) //Популяционная экология и морфология млекопитающих.- Свердловск, 1984 б.- С.3-19.
16. Васильев А.Г., Васильева И.А., Faustov L.B. Фенетическая оценка историко-генетической связи между оренбургскими и поволжскими популяциями рыжей полевки // Исследования мелких млекопитающих на Урале.- Свердловск, 1985.- С.7-9.
17. Большаков В.И., Васильев А.Г., Мендаков М.Н. Изолированная популяция желтого суслика *Citellus fulvus* на острове Барсакельмес (фенетический и морфометрический аспекты сравнения островной и материковых популяций)// Экология, 1985. - N 5. - С.43-52.
18. Лисин С.Р., Васильев А.Г. Дифференциация населения полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) на урбанизированной территории// Экология, 1985. - N 6. - С.37-43.
19. Васильев А.Г., Васильева И.А., Любашевский Н.М.,Стариченко В.И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических

- пороговых признаков скелета у линейных мышей// Генетика.- 1986, Т.22, N 7.- С.1191-1198.
20. Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. Межпопуляционная дифференциация лемминговидной полевки (оценка фенетических дистанций) // XI Всесоюзный симпозиум "Биологические проблемы Севера" - Вып.3. Териология, орнитология и охрана природы.- Якутск, 1986.- С.10-11.
21. Васильева И.А., Васильев А.Г. Дивергенция полевок группы *Allicola (Aschizomys) macrotis-lemminus* // Проблемы микроэволюции.- М.: Наука, 1988.- С.89-90.
22. Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии// Генетика.- 1988.-Т.24, N 7. - С.1209-1214.
23. Васильев А.Г., Чепраков М.И., Юрова Е.А. Дивергенция насто-ящих леммингов Палеарктики по размерам и форме нижней челюсти // Грызуны. Материалы VII Всесоюзного совещания. (Нальчик, 27 сентября - 1 октября 1988) Свердловск, 1988.-Т.1.- С.17-19.
24. Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции// Фенетика природных популяций.-М.:Наука,1988.- С.158-169.
25. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики// Фенетика природных популяций.- М.: Наука, 1990. - С.38-40.
26. Балеевских В.Г., Васильев А.Г. Эпигенетическая система формирований криптической окраски у обыкновенного окуня: фенетический анализ изолированных популяций на Урале // Фенетика природных популяций.- М.: Наука, 1990. - С.12-14.
27. Васильев А.Г., Бахмутов В.А. Стабилизация популяционной структуры ондатры в Ямало-Ненецком национальном округе: фенетический и морфометрический анализ // V Съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР . - М.: Наука, 1990.- Т.2.- С.137-138.
28. Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Николаева Н.Ф., Ковальчук Е.С., Васильева И.А., Васильев А.Г. Неметрическая изменчивость водяной полевки на нике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению

- нematодами *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур: Сб. научн. тр. / РАСХН Сиб. отд.-е. СибНИИЗХим.- Новосибирск, 1991.- С. 64-84.
29. Васильев А.Г., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. - Екатеринбург: Наука, Уральское отделение, 1992. - С.37-51.
30. Васильев А.Г., Шарова Л.П. Соотношение географической и хронографической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале // Там же. - С.94-108.
31. Васильев А.Г., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. Популяционная структура рыси на Среднем Урале (фенетический анализ) // Экология млекопитающих Уральских гор.- Екатеринбург, 1992.- С.135-139.
32. Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих.- Киев.- 1992. - 46 с.- (Препринт/ АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).
33. Васильев А.Г., Большаков В.Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология.- 1994.- N3.- С.4-15.
34. Vasilyev A., Vasilyeva I. Non-metrical variation in Red vole (*Clethrionomys rutilus*) populations within East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // The second symposium "Ecological genetics of mammals":- Lodz, Poland, 1994. - P.32-33.
35. Vasilyeva I., Vasilyev A. Experimental study of morphometric and non-metric skull variations in inbred strains of mice under various environmental factors // The second symposium "Ecological genetics of mammals".- Lodz, Poland, 1994. - P.30-31.
36. Banach A., Vasilyev A., Vasilyeva I. Differences in the ecological and craniometric parameters of *Clethrionomys glareolus* individuals inhabiting forest biotopes and ecotone // Fifth International Conference Rodens & Spatium. Biodiversity and Adaptation, 1995.- Rabat, Maroc.- P.87.
37. Banach A., Vasilyev A., Vasilyeva I. Ecological and non-metric skull variability of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) inhabiting two forest

biotopes and ecotone // 2nd European Congress of Mammalogy, - Southampton, 1995.- P.1.

38. Васильев А.Г., Васильева И.А. Морфогенетические эффекты низких доз радиации в популяциях красной полевки на загрязненных территориях Урала // III Международный симпозиум "Урал атомный: наука, промышленность, жизнь".- Екатеринбург, 1995. - С.62-64.

39. Vasilyev A., Vasilyeva I. Non-metric variation in Red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriologica, 1995.- Suppl.3.- P.55-64.

40. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys glareolus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа// Экология, 1996. - N 2.- С.113-121.

