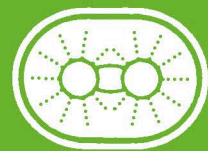




ОНТОГЕНЕЗ

Главный редактор
С.Г. Васецкий



<http://www.maik.ru>



“НАУКА”

МАИК “НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА”

СОДЕРЖАНИЕ

Том 32, номер 6, 2001

IV ВСЕРОССИЙСКИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СЕМИНАР “ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ” (Москва, 18–19 мая 2001 г.)

Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях <i>В. М. Захаров, Н. П. Жданова, Е. Ф. Кирик, Ф. Н. Шкиль</i>	404
Возможность использования показателей стабильности развития и фотосинтетической активности для исследования состояний природных популяций растений на примере березы повислой <i>Е. К. Чистякова, Н. Г. Кряжева</i>	422
Цитогенетические и анатомические особенности березы повислой из тридцатикилометровой зоны Нововоронежской АЭС <i>А. К. Буторина, Е. В. Кормилицына</i>	428
Оценка стабильности развития и цитогенетического гомеостаза в популяциях европейских зеленых лягушек (комплекс <i>Rana esculenta</i>) в естественных и антропогенных условиях <i>А. Т. Чубинишвили</i>	434
Онтогенетический подход к исследованию природных популяций птиц <i>П. Д. Венгеров</i>	440
Оценка цитогенетического гомеостаза в природных популяциях некоторых видов мелких мышевидных грызунов <i>С. Г. Дмитриев, В. М. Захаров</i>	447
Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений <i>Л. А. Жукова, Н. В. Глотов</i>	455
Гены, контролирующие структуру соцветия, и их возможная роль в эволюции <i>Т. А. Ежова, О. А. Склярова</i>	462
Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий <i>М. В. Мина</i>	471
Ретроспективная оценка истории жизни особей при исследовании популяций млекопитающих <i>Г. А. Клевезаль</i>	477

Contents

Vol. 32, No. 6, 2001

Simultaneous English language translation of the journal is available from MAIK "Nauka/Interperiodica" (Russia).
Distributed worldwide by Kluwer Academic/Plenum Publishers. Russian Journal of *Developmental Biology* ISSN 1062-3604.

IV National Population Workshop: "Ontogenesis and Population" (Moscow, May 18–19, 2001)

Ontogenesis and Population: Evaluation of Developmental Stability in Natural Populations <i>V. M. Zakharov, N. P. Zhdanova, E. F. Kirik, and F. N. Shkil'</i>	404
Possible Application of the Indices of Developmental Stability and Photosynthetic Activity for Studying the States of Natural Plant Populations Using the Weeping Birch as an Example <i>E. K. Chistyakova and N. G. Kryazheva</i>	422
Cytogenetic and Anatomic Features of the Weeping Birch in the 30-km Zone Surrounding the Novovoronezh Nuclear Power Plant <i>A. K. Butorina and E. V. Kormilitsyna</i>	428
Evaluation of Developmental Stability and Cytogenetic Homeostasis in Populations of European Green Frogs (<i>Rana esculenta</i> -Complex) under Natural and Anthropogenic Conditions <i>A. T. Chubinishvili</i>	434
Ontogenetic Approach to Studying Natural Avian Populations <i>P. D. Vengerov</i>	440
Estimate of Cytogenetic Homeostasis in Natural Populations of Some Small Murid Rodents <i>S. G. Dmitriev and V. M. Zakharov</i>	447
Morphological Polyvariance of Ontogeny in Natural Plant Populations <i>L. A. Zhukova and N. V. Glotov</i>	455
Genes Controlling Inflorescence Structure and Their Possible Role in Evolution <i>T. A. Ezhova and O. A. Sklyarova</i>	462
Morphological Diversification of Fish as a Consequence of the Divergence of Ontogenetic Trajectories <i>M. V. Mina</i>	471
Retrospective Estimate of the Individual History of Life in Population Studies on Mammals <i>G. A. Klevezal</i>	477

Сдано в набор 31.07.2001 г.

Подписано к печати 10.10.2001 г.

Формат бумаги 60 × 88¹/₈

Офсетная печать

Усл. печ. л. 10.0

Усл. кр.-отг. 2.6 тыс.

Уч.-изд. л. 10.1

Бум. л. 5.0

Тираж 248 экз.

Зак. 2633

Свидетельство о регистрации № 0110200 от 4.02.93 г.
в Министерстве печати и информации Российской Федерации
Учредители: Российская академия наук, Отделение общей биологии РАН

Адрес издателя: 117864, Москва, Профсоюзная ул., 90

Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099, Москва, Шубинский пер., 6

Налоговая льгота – общероссийский классификатор продукции ОК-005-93, том 2; 952 000 – журналы

IV ВСЕРОССИЙСКИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СЕМИНАР “ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ”

(Москва, 18–19 мая 2001 г.)

В этом номере журнала представлены доклады IV Всероссийского популяционного семинара “Онтогенез и популяция”, проходившего 18–19 мая 2001 г. в Москве на базе Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН. Как говорит само название семинара, его назначение – попытка объединить популяционные и онтогенетические направления исследований, которые по традиции развиваются автономно.

Перспективным направлением таких популяционно-онтогенетических исследований является оценка гомеостаза развития в природных популяциях. Это направление оказывается полезным для решения ряда основных проблем популяционной биологии (статья В.М. Захарова, Н.П. Ждановой, Е.Ф. Кирика и Ф.Н. Шкиля). На оценке гомеостаза развития основан и мониторинг состояния популяций разных видов растений и животных, оказавшийся эффективным как в естественных условиях, так и при антропогенных воздействиях. При этом можно использовать не только морфологические, но и цитогенетические и физиологические показатели, которые обнаруживают согласованные изменения (статьи Е.К. Чистяковой и Н.Г. Кряжевой; Л.В. Шержуковой, А.Н. Кривцовой, М.И. Мелузовой, Ю.Н. Мишаленковой*; А.К. Буториной и Е.В. Кормилицыной; А.Т. Чубиншвили; П.Д. Венгерова; С.Г. Дмитриева и В.М. Захарова). Оценка морфологической поливариантности онтогенеза позволяет подойти к пониманию структуры популяций и ее динамики в связи с экологическими условиями (статьи Л.А. Жуковой и Н.В. Глотова; О.В. Смирновой, М.М. Паленовой и А.С. Комарова*). Использование данных о генетическом контроле морфогенеза позволяет представить пути морфологической

эволюции (статья Т.А. Ежовой и О.А. Склярской). Новые возможности для понимания механизмов возникновения внутри- и межвидового морфологического разнообразия открывает анализ многомерных онтогенетических каналов (статья М.В. Миной). Крайне важная для решения проблем популяционных исследований информация об особенностях истории жизни особи может быть получена путем анализа регистрирующих структур (статья Г.А. Клевезаль).

Таким образом, в представленных работах дан очерк современного состояния популяционно-онтогенетического направления, его успехов, проблем и перспектив использования как для теоретических исследований в области популяционной и эволюционной биологии, так и для практики мониторинга здоровья среды. Мы надеемся, что это направление представит определенный интерес для биологов развития и дальнейшие исследования в этой области будут способствовать инициированию новых популяционных исследований.

Мы искренне признательны всем, благодаря кому стало возможным подготовить этот выпуск журнала, и в особенности: Н.В. Глотову за идею проведения и организацию серии популяционных семинаров, что и побудило нас к проведению настоящего семинара; С.Г. Васецкому и редакции журнала “Онтогенез” за возможность опубликования материалов семинара на страницах настоящего издания; Н.П. Ждановой, М.С. Чечёте и рецензентам за большую работу по подготовке материалов к печати; фонду Элтона Джонса (W. Alton Jones Foundation) за поддержку проведения семинара и подготовки материалов журнала.

*Чл.-кор. РАН,
зав. лабораторией ИБР РАН
В.М. Захаров*

IV National Population Workshop: “Ontogenesis and Population” (Moscow, May 18–19, 2001)

V. M. Zakharov

*Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru*

Papers presented at the IV National Population Workshop “Ontogenesis and Population” held in Moscow May 18–19, 2001, at the Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, are published in this issue. As follows from the title of the workshop, its goal was to unite the population and ontogenetic trends of research, which have traditionally been separate fields of study.

УДК 574.3.591.3

ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ: ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ¹

© 2001 г. В. М. Захаров, Н. П. Жданова, Е. Ф. Кирик, Ф. Н. Шкиль

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

119991 Москва, ГСП-1, ул. Вавилова, д. 26

Поступила в редакцию 12.07.01 г.

Онтогенетические и популяционные исследования традиционно развиваются достаточно автономно. В то же время становится все более очевидным, что специальный анализ особи как онтогенеза необходим не только для корректной оценки популяций и их динамики во времени и пространстве, но и для понимания механизмов популяционных процессов. Стабильность развития выступает как наиболее общая характеристика состояния развивающегося организма. Главным показателем стабильности развития является уровень онтогенетического шума, обычно оцениваемого по флуктуирующей асимметрии. Высокая стабильность развития поддерживается на базе генетической коадаптации при оптимальных условиях развития. Согласованность изменения стабильности развития с другими показателями гомеостаза организма, включая генетические, физиологические, биохимические и иммунологические, свидетельствует о возможности говорить об общем состоянии организма при анализе стабильности развития. Наиболее перспективным представляется анализ стабильности развития как меры среднего стресса. В практическом плане это открывает возможность для оценки и мониторинга здоровья среды как в естественных условиях, так и при разных видах антропогенного воздействия. Рассматриваются перспективы дальнейшего развития подхода, связанного с исследованием стабильности развития.

Ключевые слова: онтогенез, популяция, стабильность развития, популяционная изменчивость, средней стресс, генетическая коадаптация.

Объектом онтогенетических исследований является развитие индивидуума. Предмет популяционных исследований – совокупности особей, называемые популяциями. Причем эти два направления исследований традиционно развиваются автономно. При анализе особей оценивается состояние организма на определенной стадии развития и его динамика во времени (исследование собственно онтогенеза, которое нередко ограничивается анализом эмбрионального развития) и в пространстве (выявление различий между особями). При исследовании популяций оценивается состояние совокупностей особей в определенный момент времени и его динамика во времени (оценка динамики популяций) и в пространстве (выявление межпопуляционных и межвидовых различий). При этом обычно не учитывается, что каждая особь представляет собой онтогенез и оценка популяции оказывается срезом траекторий индивидуального развития. В тех же случаях, когда это принимается во внимание, возможные онтогенетические изменения рассматриваются как-то, что мешает популяционной оценке, и задача обычно сводится к их устранению путем анализа особей одного возраста. В то же время специальный анализ особи как онтогенеза необходим не только для корректной оценки популяций и их ди-

намики во времени и в пространстве, но и для понимания механизмов популяционных процессов. В настоящей работе рассматривается, что может дать подход, основанный на оценке популяций при учете онтогенетических изменений, для решения задач популяционной биологии.

Стабильность развития является одной из наиболее общих характеристик развивающегося организма. Было показано, что высокая стабильность развития поддерживается на базе генетической коадаптации при оптимальных условиях развития (Захаров, 1987; *Developmental stability...*, 1992; *Developmental instability...*, 1994; *Developmental homeostasis...*, 1997; Moller, Swaddle, 1997). Все возрастающее число работ по исследованию стабильности развития и несмолкающая дискуссия о значимости таких исследований для характеристики состояния популяций определяют необходимость оценки возможности использования стабильности развития как меры среднего стресса для мониторинга состояния популяций, а также причин неудач и перспектив дальнейшего развития этого подхода. Это и является целью настоящей работы.

ЧТО ТАКОЕ СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ?

Ключевой характеристикой популяционного подхода является оценка состояния популяций. На популяционном уровне она проводится по де-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-15-97792).

мографическим параметрам, среди которых можно указать численность, возрастной и половой состав, успех размножения (отношение числа потомков к числу размножающихся особей).

С онтогенетических позиций она может быть дана по состоянию особей, характеризующему стабильностью развития. Задача при этом сводится к оценке нормальности, совершенства процессов развития, в качестве основных показателей которых были предложены нарушения развития и онтогенетический шум. Если собственно нарушения развития, фенотипические, представляющие собой существенные изменения морфологии, встречаются крайне редко, то онтогенетический шум оказывается операциональным критерием оценки стабильности развития (Mather, 1953; Захаров, 1987). Онтогенетический шум (Waddington, 1957) – случайная спонтанная изменчивость развития (Астауров, 1974), или реализационная изменчивость (Струнников, Вышинский, 1991), наиболее четко и просто может быть оценен по флуктуирующей асимметрии билатеральных структур. Преимущество подхода состоит в том, что при этом известна генетически заданная норма – симметрия, отклонения от которой в ходе развития и представляют собой онтогенетический шум. Практически идентичный фенотипический эффект слева и справа, достигаемый в ходе индивидуального развития независимо, – едва ли не наиболее впечатляющее свидетельство мощи и точности фенотипической реализации генотипа.

Возможны два принципиально различных подхода к оценке биологических процессов. Согласно первому, все строго детерминировано, и любые явления, которые нам кажутся случайными, отражают лишь уровень нашего незнания, поэтому актуальной задачей является поиск механизмов для их объяснения. Согласно второму, есть люфт, допуск, в пределах которого и находится случайная по своей природе изменчивость. Уровень этой изменчивости отражает состояние системы и воздействие средового стресса. Наличие шума и флуктуирующей асимметрии как его наиболее обычного проявления, видимо, и является свидетельством справедливости второго подхода. У каждого признака есть свой допуск, люфт, который соответствует необходимому уровню точности его реализации в онтогенезе. Если число конечностей у большинства видов животных – обычно высоко канализованный признак, то число щетинок на них слева и справа варьирует достаточно широко.

Идея о возможности отделить шум от стабильности развития представляется необоснованной (Palmer et al., 1994). Шум не существует без развивающейся системы, и никакая развивающаяся система не существует без определенного уровня шума. Сильная система характеризуется минимальным шумом, слабая – высоким. Шум – харак-

теристика этой системы, отражение ее стабильности развития. Здесь уместно сравнение с работой наборщика текста. Опечатки не существуют без наборщика, они – характеристика его работы. Опечатки неизбежны, но их уровень может быть сведен к минимуму и зависит, очевидно, как от мастерства наборщика, так и от условий, при которых он работает.

Оказалось, что ранее рекомендованная мера нестабильности развития – частота фенотипических (собственно нарушения, аномалии развития) (Lerner, 1954; Rasmuson, 1960) не может служить операциональным показателем. Они редки, но не потому, что элиминируются естественным отбором, а потому, что обычно не возникают вовсе. Экспериментальные исследования воздействия естественных факторов, например температуры, на различные объекты свидетельствуют, что существенные нарушения развития обычно не возникают на всем пригодном для развития диапазоне температур. Если в силу определенных причин они все же возникают, то встречаются и у взрослых особей даже в природных популяциях. Оказалось, что классическая схема часто не работает – фенотипические нарушения не возникают при обычном средовом стрессе.

Нормальное развитие легко узнаваемого нами организма по определенному пути обеспечивается во всем диапазоне пригодных для его жизни условий, что является свидетельством мощи канализованности развития. Фенотипические нарушения возникают при необычных воздействиях, особенно при определенном химическом загрязнении, нарушающем или имитирующем обычные вещества-регуляторы, – морфогены и гормоны. При каких-то воздействиях они возникают сразу и с большой частотой. Среди таких факторов – полихлоридбифенилы (ПХБ), пестициды, которые нарушают работу обычных биологически активных соединений (“endocrine disruption”). В качестве примера можно указать, что частота крупных фенотипических, таких как разделение теменной кости, встречалась у потомства самок американской норки *Mustela vison*, интоксцированных в течение беременности ПХБ с частотой до 30% (Borisov et al., 1997a). При этом оказалось, что фенотипические с большой частотой появляются при наличии определенных соединений, но не зависят от общего уровня стрессирующего воздействия среды, скажем, степени общей антропогенной нагрузки, и их оценки не совпадают с показателями флуктуирующей асимметрии. Так, например, при оценке стабильности развития по величине флуктуирующей асимметрии у плотвы *Rutilus rutilus* в Москве на уровне четвертого балла (по пятибалльной шкале отклонений состояния организма от нормы) частота различных фенотипических была крайне высока – 76% (Захаров и др., 2001). В то же время при крайне серьезном загрязнении в районе г. Чапаевска (Средняя Волга), который,

в том числе и благодаря нашим оценкам, был отнесен к зоне экологического бедствия, при крайне высоком уровне флуктуирующей асимметрии (пятый балл пятибалльной шкалы отклонений от нормы, критическое состояние) у двух исследованных видов рыб фенотипы не были обнаружены (Захаров и др., 2000а). Еще один пример. При токсическом воздействии крайне высокой эвтрофикации в водоеме в районе г.Одессы было обнаружено резкое возрастание частоты серьезных аномалий развития, причем у совершенно разных видов – у беспозвоночных и рыб (Захаров и др., 2000а). Таким образом, фенотипы оказываются показателем наличия определенного специфического воздействия и не могут служить для характеристики общей стабильности развития. В качестве практически единственного критерия оценки стабильности развития выступает онтогенетический шум.

КАК ОЦЕНИТЬ СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ?

Охарактеризовать стабильность развития можно путем оценки уровня онтогенетического шума. Задача при этом сводится к рассмотрению любых отклонений от известной генетически заданной нормы. С этой целью можно использовать всевозможные виды асимметрии, различия между гомодинамичными структурами и другие проявления случайной изменчивости развития.

Главным показателем при этом является величина флуктуирующей асимметрии, определяемая как незначительные ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии. Обычно эта форма асимметрии противопоставляется направленной асимметрии и антисимметрии, которые, как правило, представляют собой существенные различия между сторонами и являются строго наследственно детерминированными (Ludwig, 1932; Van Valen, 1962; Neville, 1976). При всей привлекательности предположения об эволюционной связи флуктуирующей асимметрии, антисимметрии и направленной асимметрии (Mather, 1953), для этого нет никаких генетических и морфогенетических оснований (Захаров, 1987). При наличии морфогенетического градиента от оси тела влево и вправо и его отсутствии слева направо флуктуирующая асимметрия представляет собой проявление случайной изменчивости развития, некоторого различия в независимой фенотипической реализации признака слева и справа. По образному высказыванию Левонтина (1978), известна лишь одна безуспешная попытка ведения отбора у дрозофилы – превращение флуктуирующей асимметрии в направленную. При нарастании стресса идентичная независимая реализация признака слева и справа становится маловероятной, вследствие чего частота особей с несколько большим раз-

витиём признака слева и справа становится значительно большей, чем частота симметричных вариантов. Предполагать, что при этом возникает какое-то особое биологическое явление (антисимметрия), нет никаких оснований. Тем более что такая бимодальность распределения различий между сторонами (со знаком) в исследуемой выборке особей неизменно возникает при нарастании генетического или средового стресса и исчезает при его устранении (McKenzie, Clarke, 1988; Leary, Allendorf, 1989).

Оценка стабильности развития по каждому признаку состоит в учете асимметрии, различий в значениях признака слева и справа. Принципиально для этого годятся любые морфологические признаки, пригодные для точного учета. Для меристического признака величина асимметрии у каждой особи определяется по различию числа структур слева и справа, а для пластического рассчитывается как различие в промерах слева и справа, отнесенное к сумме промеров на двух сторонах. Использование такой относительной величины необходимо для того, чтобы нивелировать зависимость величины асимметрии от величины самого признака. Популяционная оценка выражается средней арифметической.

Для оценки общей стабильности развития лучше использовать ряд морфологических признаков. При анализе комплекса признаков нужно использовать интегральные показатели стабильности развития. Для меристических признаков, связанных с подсчетом числа определенных структур, наиболее простой и надежной мерой является средняя частота асимметричного проявления на признак (ЧА):

$$ЧА = (\sum X_i)/n,$$

где X_i – число асимметричных признаков у каждой особи, поделенное на число используемых признаков, а n – число особей в выборке.

Для пластических признаков, связанных с промерами, в качестве интегрального показателя можно рекомендовать среднюю величину относительного различия между сторонами на признак (ОР). Она рассчитывается по той же формуле, но при этом X_i – суммарное относительное различие между сторонами (различие измерений слева и справа, деленное на сумму измерений на двух сторонах) по всем признакам, деленное на число используемых признаков.

Эти показатели дают интегральную характеристику флуктуирующей асимметрии по всем рассматриваемым признакам. Они в значительно меньшей степени, чем другие показатели, зависят от величины конкретного различия между сторонами и отдельных уклоняющихся вариантов. Такой подход устраняет многие затруднения, связанные с широко используемыми ранее, в том числе и нами, величинами дисперсии и средней арифметической абсолютного различия между сторонами или величиной корреляции между сто-

ронами (Захаров, 1987). Статистическая значимость различий между выборками по величине интегральных показателей стабильности развития определяется по *t*-критерию Стьюдента.

Расчет показателей на признак дает возможность сравнения результатов, получаемых по разному числу признаков. Поскольку не все признаки имеют сходную асимметрию, оценки, получаемые для отдельных признаков, будут различны. Но если мы используем ряд признаков, скажем десять, которые не отбирались специально по уровню изменчивости и величине асимметрии, то такие интегральные оценки оказываются сопоставимыми. Например, оценки стабильности развития, полученные по признакам черепа, оказались сходными не только для близких видов, но и для столь различных видов, как полевки, тюлени и зубры (Захаров и др., 2000б).

При сравнении выборок может быть зафиксировано определенное различие и оценена его статистическая значимость. Затруднение при этом вызывает оценка степени выявленных отклонений, их места в общем диапазоне возможных изменений показателя. Такая оценка особенно важна для сравнения различных территорий и видов. При получении данных по различным природным популяциям возможна разработка балльной шкалы для оценки степени отклонения от нормы. Базовые принципы для ее построения следующие. Диапазон значений показателя, соответствующий условно нормальному фоновому состоянию, принимается за первый балл (условная норма), а соответствующий критическому состоянию – за пятый. Весь диапазон между этими пороговыми уровнями ранжируется в порядке возрастания значений показателя. На практике первый балл соответствует уровню стабильности развития при оптимальных условиях развития в лабораторных экспериментах и в природных популяциях, которые не подвержены какому-либо явному стрессующему воздействию. Пятый балл соответствует результатам, полученным в случаях серьезного стрессующего воздействия с явным неблагоприятным эффектом для жизнеспособности. Поскольку при этом суммируются данные по ряду независимых показателей, мы получаем в действительности интегральную оценку. Эта система представляет собой балльную оценку изменений состояния организма по уровню стабильности развития. Такие балльные системы оценок к настоящему времени разработаны по величине интегральных показателей стабильности развития для ряда видов растений, рыб, земноводных и млекопитающих (Захаров и др., 2000б). Некоторые примеры таких балльных оценок представлены в данной работе.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ: ГЕНОТИП И СРЕДА

С самого начала анализ стабильности развития, главным образом по флуктуирующей асимметрии, проводился отдельно по оценке воздействия генетических или средовых факторов. Рассмотрение флуктуирующей асимметрии как онтогенетического шума привело к постановке вопроса о возможности выявления ее зависимости от каких бы то ни было факторов (Waddington, 1957), а при ее наличии – к необходимости ответа на вопрос о том, какой из факторов, генотип или среда, является определяющим в изменении уровня шума.

Генотип

Еще с первых работ по анализу генетической детерминации флуктуирующей асимметрии был поставлен вопрос о вероятной ее зависимости даже для отдельного признака (наиболее пристальное внимание было уделено числу стерноплевральных щетинок у дрозофилы) не от конкретного локуса, а от общих характеристик генотипа (Mather, 1953; Thoday, 1958). В качестве таковых был предложен общий уровень гомозиготности, а в дальнейшем – генетической коадаптации (Захаров, 1987; Zakharov, 1989; Clarke, 1993; Developmental homeostasis..., 1997). Несмотря на то что в ряде случаев было обнаружено возрастание асимметрии при высокой гомозиготности, в более общем виде зависимость стабильности развития от генетических особенностей может быть сформулирована как зависимость от генетической коадаптации. В пользу этого свидетельствуют следующие данные.

В ряде случаев повышение гомозиготности не приводит к ощутимым изменениям флуктуирующей асимметрии.

При очевидной зависимости флуктуирующей асимметрии различных признаков от гомозиготности одних локусов такой эффект не наблюдается по другим локусам. Это привело к заключению о том, что наличие или отсутствие такой связи зависит от выбора локусов.

Было показано, что в отдельных случаях определенные изменения хромосом или даже отдельных локусов могут приводить к нарушению стабильности развития, выражающемуся в возрастании асимметрии разных признаков.

Многочисленные данные по гибридизации различных форм показали, что стабильность развития в большей степени зависит не от общего уровня гетерозиготности, а от того, какие гены сочетаются в генотипе. Это может быть представлено в следующем виде.

Скрещивание близких форм с достаточно высокой стабильностью развития не приводит к изменению этой характеристики (это наблюдается при скрещивании близких лабораторных линий,

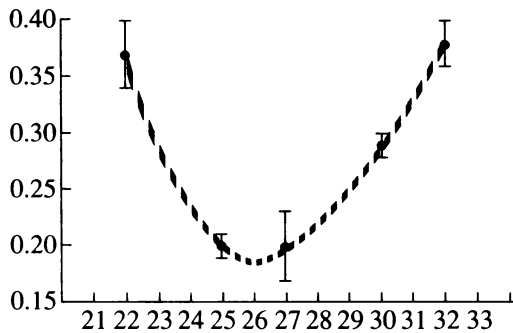


Рис. 1. Зависимость стабильности развития от температуры инкубации яиц прыткой ящерицы *Lacerta agilis*.

По оси абсцисс: температура инкубации, °C; по оси ординат: величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак, оцененная по 13 меристическим признакам фоллидоза).

природных популяций и даже близких, в особенности близнецовых, видов).

При скрещивании близких форм с низкой стабильностью развития вследствие повышенной гомозиготности стабильность развития повышается за счет снятия инбредной депрессии (это обычно наблюдается при скрещивании близких высокогомозиготных лабораторных линий).

При скрещивании далеких форм, генетически существенно различных, адаптированных к разным условиям, происходит снижение стабильности развития (это наблюдается при скрещивании далеких линий, внутри- и межвидовых форм). При этом может наблюдаться даже обратная тенденция – снижение стабильности развития при повышении гетерозиготности (Graham, Felley, 1985).

Следует иметь в виду, что высокая гомозиготность сама по себе не ведет к нарушению стабильности развития и ухудшению общего состояния организма. Это связано с повышенной чувствительностью к изменению условий развития и переходом в гомозиготное состояние неблагоприятных аллелей. Специально проведенные эксперименты на дрозофиле и шелкопряде (Астауров, 1974; Струнников, Струнникова, 2000) показали, что при обеспечении высокогомозиготных особей оптимальными условиями развития (температура, корм, плотность посадки и пр.) и устранении путем специального отбора “плохих” генов показатели их жизнеспособности остаются на прежнем уровне. Таким образом, общим итогом этого направления исследований является заключение о зависимости стабильности развития, оцениваемой по флуктуирующей асимметрии отдельных признаков, от генетической коадаптации.

Среда

Оценка влияния средовых факторов позволила сделать вывод о нарушении стабильности разви-

тия при средовом стрессе. На рис. 1 представлен пример экспериментальной оценки зависимости стабильности развития от температуры инкубации для прыткой ящерицы *Lacerta agilis* (Захаров, 1987; Zakharov, 1989, 1993). Очевидно, что минимальная флуктуирующая асимметрия имеет место лишь при определенном режиме, возрастающая как при понижении, так и при повышении температуры, что свидетельствует о снижении стабильности развития. Сходные данные были получены и при исследовании воздействия температуры на некоторые виды насекомых и рыб (Thoday, 1953; Leary et al., 1992; Clarke, McKenzie, 1992). Снижение стабильности развития в течение пренатального и ранних этапов постнатального развития было обнаружено для мышей и крыс (Siegel et al., 1992) при воздействии пониженной и повышенной температуры, а также у разных видов при повышении плотности при социальном стрессе (Valetsky et al., 1997) и при воздействии различных химических загрязнителей (Valentine, Soule, 1971; Graham et al., 1993; Borisov et al., 1997a).

Общим выводом явилось то, что при оценке естественного фактора, в данном случае температуры, зависимость показателей нестабильности развития имеет форму кривой с минимумом, который соответствует оптимуму. При оценке неблагоприятных факторов, оптимальным значением которых для развивающегося организма является нуль (как в случае химического загрязнения), зависимость имеет форму лишь одной ветви этой кривой. Это соответствует снижению стабильности развития по мере нарастания степени воздействия неблагоприятного фактора. Причем, что важно отметить, при нарушении стабильности развития возрастание флуктуирующей асимметрии прослеживается не только по интегральному показателю, но и по отдельным признакам, относящимся к совершенно разным морфологическим структурам (Захаров, 1987; Zakharov, 1989). Об этом говорят результаты, полученные при оценке воздействия ПХБ на организм норок (Borisov et al., 1997a). Нарушение стабильности развития наблюдается по трем независимым группам признаков: числу отверстий на черепе, числу небных валиков и дерматоглифу носо-губного зеркала. Отмеченное в ряде случаев ограничение в дальнейшем возрастании показателей флуктуирующей асимметрии при нарастании степени стрессировочного воздействия среды выше определенного критического уровня (Clarke, McKenzie, 1992) представляется не столь существенным, так как последствия столь сильного воздействия могут быть обнаружены и при использовании иных подходов.

Зависимость стабильности развития как от генетических, так и от средовых факторов можно проиллюстрировать на примере двух экспериментов, проведенных на разных группах животных: тутовом шелкопряде *Bombix mori* и крысе *Rattus norvegicus*.

Для тутового шелкопряда была проанализирована зависимость стабильности развития от температуры инкубации для трех линий, существенно различных по уровню гетерозиготности (Захаров, Щепоткин, 1995). Определенный уровень общей гетерозиготности был получен и зафиксирован для этих линий путем мейотического и амейотического партеногенеза. Оказалось, что зависимость стабильности развития от температуры для всех линий одна и та же, но кривые зависимости идут параллельно. При всех температурных режимах уровень стабильности развития минимален для высокогомозиготной линии и максимален для гетерозиготной.

В другом эксперименте на лабораторных линиях крыс была показана зависимость стабильности развития от ряда генетических факторов и социального стресса (Vorisev et al., 1997b). На инбредной линии было показано, что гомо- и гетерозиготность по отдельному локусу не сказывается на стабильности развития, а дальнейший инбридинг ведет к ее снижению. Скрещивание близких линий способствует повышению стабильности развития, в то время как скрещивание далеких – снижению. На той же линии было показано, что снижение стабильности развития имеет место и при социальном стрессе.

Таким образом, стабильность развития обнаруживает зависимость как от генетического, так и от средового стресса. Представления о генетическом и средовом стрессах во многом смыкаются. При изменении среды можно считать недейственной прежнюю генетическую коадаптацию и, наоборот, при нарушении коадаптации можно считать, что прежние оптимальные условия становятся неоптимальными для данного генотипа. Ответ на любые неблагоприятные воздействия как со стороны генотипа, так и со стороны среды оказывается одним и тем же: изменяется состояние организма, которое и фиксируется по нарушению стабильности развития. Лишь по природе факторов, его вызывающих, оно может быть определено как средовой или генетический стресс. Стабильность развития дает оценку состояния организма, которое зависит как от мощи самой системы (генетическая коадаптация), так и от внешних условий (средовой стресс) и выступает как онтогенетическая характеристика состояния организма, морфологическая мера генетической коадаптации и воздействия средового стресса.

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Исследование стабильности развития в природных популяциях перспективно для обнаружения изменения состояния развивающегося организма при генетическом или средовом стрессе.

Генетический стресс

Возможности для оценки генетических изменений связаны с выявлением случаев нарушения генетической коадаптации. В случае скрининга природных популяций такие ситуации встречаются редко. В подавляющем большинстве случаев в природных популяциях поддерживается генетическая коадаптация. Ее нарушение может наблюдаться при гибридизации, в зонах вторичной интерградации генетически различных форм, адаптированных к существенно различным условиям (Захаров, 1987; Zakharov, 1993). В большинстве своем такие зоны известны. Задача при этом сводится не к их выявлению, а к проверке того, приводит ли эта гибридизация к нарушению генетической коадаптации. Известны как отдельные положительные (Clarke, 1993), так и многочисленные отрицательные примеры (Jackson, 1973; Felley, 1980; Lamb et al., 1990; Chubinishvili, 1997). Было бы странно ожидать, что нарушение генетической коадаптации имеет место при всех формах гибридизации и допускается в природных популяциях в течение большого числа поколений.

Другой причиной изменения стабильности развития может быть высокий уровень гомозиготности. Такие случаи также редки. Большинство известных примеров так или иначе связаны с антропогенным воздействием. К ним относятся резкое сокращение численности вида, полуискусственное разведение, популяции, изолированные от основного населения вида. В этом ключе можно привести лишь один пример – снижение стабильности развития европейского зубра в Беловежской популяции вследствие восстановления современной популяции от небольшой группы основателей. Снижение стабильности развития в этой популяции еще не сопровождается изменением других показателей приспособленности, в то время как в другой, Плесской, популяции еще более серьезное нарушение стабильности развития сопровождается явным изменением жизнеспособности (вследствие еще более высокого уровня инбридинга) (Baranov et al., 1997). Обычными генетическими методами было показано, что в данном случае в действительности имеет место высокая гомозиготность (Hartl, Pucek, 1994). В то же время в других случаях несомненное снижение гомозиготности не сопровождалось снижением стабильности развития (Fouler, Whitlock, 1994; Hartl et al., 1995). Это вновь привело к постановке вопроса о том, насколько флуктуирующая асимметрия может рассматриваться в качестве показателя стабильности развития и состояния развивающегося организма в целом. На самом деле это означает лишь то, что повышение гомозиготности в данном случае не привело к изменению состояния развивающегося организма. Это лишь еще одно свидетельство того, что далеко не любые изменения гетерозиготности приво-

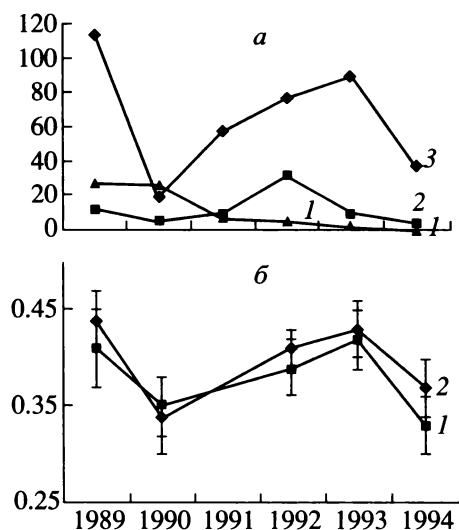


Рис. 2. Динамика численности (а) и стабильность развития (б) разных видов мелких млекопитающих в Центральной Сибири (Туруханский район): 1 – красносерой полевки *Clethrionomys rufocanus*, 2 – красной полевки *Clethrionomys rutilus*, 3 – восьми видов землероек.

По оси абсцисс: годы, по оси ординат: а – показатель плотности популяции (число пойманных особей на 100 цилиндров за 1 сут); б – величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак, оцененная по 10 признакам черепа).

дят к ухудшению состояния организма. Оценка стабильности развития как раз и является наиболее простым и адекватным способом ответа на вопрос, сопровождается ли в каждом конкретном случае изменение уровня гетерозиготности изменением состояния организма.

Еще одна ситуация, представляющая интерес для таких исследований, – это возможное нарушение стабильности развития вследствие изменения генетической коадаптации на определенном этапе микроэволюционных преобразований: при генетических изменениях на пути адаптации к новым условиям. В качестве примера можно указать на известную ситуацию нарушения коадаптации при появлении возможности существования при воздействии инсектицида (Clarke, 1993). Оценка стабильности развития в этом случае как раз и позволила ответить на вопрос, наблюдается ли при этом общее нарушение генетической коадаптации, которое может приводить к изменению общего состояния развивающегося организма, что улавливается по разным признакам фенотипа.

Средовой стресс

Существенно бóльшие возможности при исследовании природных популяций предоставляет изучение стабильности развития как показателя средового стресса.

Динамика популяций. Динамика численности популяций по-прежнему является одной из ключевых проблем популяционной биологии. В рассматриваемом здесь аспекте в качестве основных вопросов можно указать следующие: как изменяется состояние популяции в ходе популяционных циклов; какова связь этих изменений с популяционной плотностью; какова роль биотических и абиотических факторов; какова роль плотности в изменении численности популяции? Исследования были проведены на обыкновенной бурозубке *Sorex araneus* (Zakharov et al., 1991). В циклической популяции Центральной Сибири, для которой предполагается авторегуляторный механизм регуляции численности, обнаружена отрицательная связь стабильности развития с численностью. Это означает, что при относительно невысокой плотности популяции имеет место высокая стабильность развития, в то время как на пике численности вследствие переуплотнения мы видим нарушение стабильности развития, ведущее к последующему сокращению численности. Позднее сходные данные были получены для пяти разных видов землероек, имеющих синхронную динамику численности (Zakharov et al., 1997a). Было предположено, что высокая численность может оказывать стрессирующее воздействие на особей не только этого, но и других видов (Zakharov et al., 1997a; Dmitriev et al., 1997). Это предположение было подтверждено данными, полученными для двух видов полевок. Оказалось, что изменение стабильности развития этих видов происходит независимо от их численности, но обнаруживает корреляцию с численностью видов землероек, которые определяют динамику сообщества мелких млекопитающих в исследуемом местообитании (рис. 2). Для нециклической популяции Южной Финляндии были обнаружены свидетельства положительной связи стабильности развития с численностью. Здесь наблюдается обратный эффект: при снижении численности вследствие неблагоприятных внешних условий (например, климатических условий) наблюдается снижение стабильности развития. Повышение численности, которое не достигает порогового уровня переуплотнения, оказывающего стрессирующее воздействие, при благоприятных условиях сопровождается высокой стабильностью развития. Такая ситуация характерна и для беспозвоночных, численность которых возрастает при благоприятных внешних условиях (Захаров, 1987). Полученные результаты свидетельствуют о перспективности данного подхода для выявления механизмов динамики численности: положительная связь стабильности развития с плотностью свидетельствует о большей роли факторов внешней среды, отрицательная – говорит в пользу авторегуляторной циклической, стрессирующем воздействии переуплотнения.

В качестве примера изменения стабильности развития во времени при стрессирующем факторе антропогенного воздействия можно взять исследование тюленей Балтики. На основании анализа музейных коллекций (стабильность развития оценивали по величине флуктуирующей асимметрии признаков черепа) было обнаружено, что нарушение имело место при наиболее серьезном уровне загрязнения Балтики в 1960–1970 гг. по сравнению со временем до и после этого периода (Zakharov et al., 1997b). В качестве главных причин такого изменения рассматривалось загрязнение ДДТ и ПХБ, подтвержденные результатами экспериментального воздействия интоксикации ПХБ на стабильность развития у норки. Оказалось, что потомство норок, интоксигированных ПХБ, характеризуется пониженной стабильностью развития (Borisov et al., 1997a). Тот факт, что оценка стабильности развития может быть ограничена лишь морфологическими признаками, свидетельствует о возможности мониторинга изменений состояния популяций даже на основе анализа музейных коллекций.

Межпопуляционные различия. Одной из наиболее интересных задач при исследовании межпопуляционной изменчивости является оценка периферии ареала, причем не столько географической, сколько экологической. Снижение стабильности развития является индикатором ухудшения состояния организма на экологической периферии ареала (Soule, Baker, 1968; Kat, 1982; Захаров, 1987). Например, при исследовании прыткой ящерицы *Lacerta agilis* нарушение стабильности развития было обнаружено по мере продвижения к северной экологической периферии ареала (рис. 3). При этом надо иметь в виду, что сейчас условия экологической периферии могут встречаться повсеместно за счет антропогенного воздействия. На том же примере видно, что градиент изменения стабильности развития при продвижении в северном направлении резко нарушается при стрессирующем воздействии антропогенных факторов. Важно отметить, что условия экологической периферии ареала могут возникать в разных частях ареала и в силу естественных причин; особенно ярко это проявляется у растений. Например, для березы повислой *Betula pendula* было показано, что в затененных условиях стабильность развития существенно ниже, чем на освещенных участках (Захаров, Крысанов, 1996).

Это говорит о необходимости развития популяционных исследований, нацеленных на выявление роли географической изоляции и условий среды в формировании внутривидового фенотипического разнообразия. Стабильность развития – важный операциональный критерий определения оптимальных местообитаний для исследуемого вида. Это особенно актуально для широко распространенных видов с неясной историей происхождения, достаточно обычных и многочисленных в

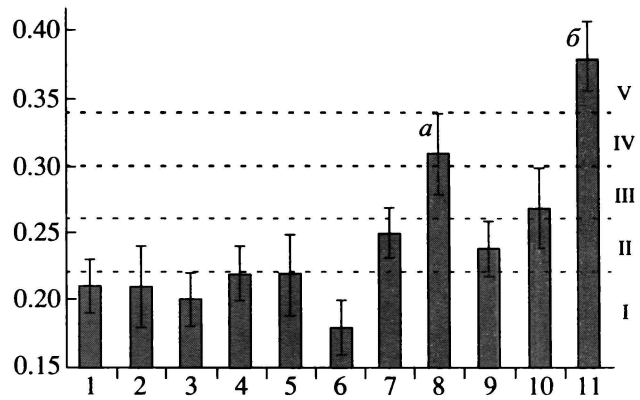


Рис. 3. Изменение стабильности развития в направлении северной экологической периферии ареала прыткой ящерицы *Lacerta agilis*; выборки: а – из химически загрязненного района, б – с экологической периферии ареала.

По оси абсцисс: номер популяционной выборки в направлении с юга (Ростовская обл.) на север (Ленинградская обл.); I–V – балльная шкала (здесь и далее); по оси ординат – величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак, оцененная по 13 меристическим признакам фоллидоза).

разных ландшафтно-климатических зонах. Такой анализ был проведен для итальянского щитника *Graphosoma lineatum* – вида клопов, широко распространенного в разных зонах. Величина интегрального показателя нестабильности развития при сравнении разных популяций закономерно уменьшается при снижении влажности и росте инсоляции, причем это прослеживается как в целом по ареалу вида, так и в пределах каждой зоны: лесной, лесостепной и степной (рис. 4). Пропуски в представленной гистограмме соответствуют отсутствию остепненных биотопов в лесной зоне и лесных биотопов – в степной.

Важно, что многие популяции, в том числе и пространственно удаленные друг от друга, характеризуются сходным уровнем стабильности развития. В то же время его отклонения наблюдаются при существенном изменении среды и на значительном пространстве. Это приводит к выводу о том, что многие популяции вида, несмотря на некоторые различия, имеют сходный оптимум по стабильности развития, что позволяет выделять популяции, существующие и при неоптимальных условиях. Каждый вид рассчитан на определенные условия, и на периферии ареала могут быть выявлены те популяции, где “что-то началось”, и нарушение стабильности развития здесь является платой за существование в новых условиях.

Разные виды. Наиболее интересно сравнение симпатрических популяций разных видов для выявления их реакции на одни и те же условия. Такие данные были получены для насекомых и рептилий (Захаров, 1987). Разная реакция означает,

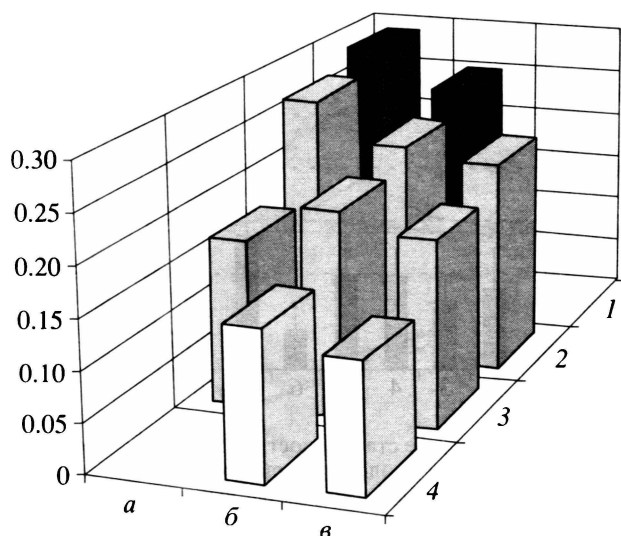


Рис. 4. Стабильность развития итальянского щитника *Graphosoma lineatum* из разных местообитаний.

По оси абсцисс: а – лесная, б – лесостепная, в – степная зоны; 1–4 – разные местообитания, расположенные в направлении возрастания инсоляции и снижения влажности (выделены на основании геоботанического описания местообитания).

По оси ординат: величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак, оцененная по восьми признакам пигментации).

что одни и те же условия оказываются оптимальными для одного и неоптимальными для другого вида. Наличие таких различий свидетельствует о том, что “что-то уже произошло”, и в силу определенных адаптивных изменений популяция может благополучно существовать в новых для нее условиях.

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ И ОБЩЕЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

При популяционных исследованиях крайне важна ориентировочная оценка природы наблюдаемого фенотипического разнообразия. Получение даже такой оценки в природных популяциях обычно затруднительно. В качестве основной причины фенотипического разнообразия обычно подразумевается генотипическое. Это лишь отчасти верно, а в ряде случаев неверно вовсе. Оказалось, что значительная доля общей фенотипической изменчивости (до 50% и более) в природных популяциях может происходить от онтогенетического шума (Захаров, 1987). Она во многом может определять и наблюдаемую в природных популяциях динамику уровня фенотипического разнообразия. В качестве лишь одного примера можно назвать упоминавшиеся выше данные по динамике численности обыкновенной бурозубки в разных регионах. Если в нециклической популяции Южной Финляндии уровень шумовой онтогенетической изменчивости изменяется параллельно

уровню общего фенотипического разнообразия, то в циклической популяции Центральной Сибири шумовая изменчивость, резко возрастающая при стрессе, во многом определяет фенотипическое разнообразие на пике численности (Zakharov et al., 1997c).

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Для оценки механизмов микроэволюционных преобразований важно учитывать два аспекта гомеостаза развития: не только стабильность, но и канализированность, или пластичность, развития как способность к развитию сходного фенотипического эффекта при разных условиях среды (Mather, 1953; Захаров, 1987). При этом возможна экспериментальная оценка того, что происходит в природе, при учете определенных факторов среды. Наиболее простой путь такой оценки – инкубация потомства от производителей из разных частей ареала при разных температурах (Zakharov, 1993). Например, оказалось, что у плодовой мушки *Drosophila subobscura* из двух популяций (Норвегия и Италия) зависимость длины крыла от температуры одна и та же, но кривые идут параллельно со сдвигом в направлении модификационных изменений, сходных для обеих популяций. Значимые межпопуляционные различия при каждом температурном режиме свидетельствуют о генетической детерминации новой нормы реакции. Сходные данные были получены для ящериц рода *Lacerta*. Зависимость числа бедренных пор от температуры вновь оказалась сходной для всех исследованных форм, кривые зависимости идут параллельно и смещаются в направлении модификационных изменений: у прыткой ящерицы *Lacerta agilis* от широко распространенного подвида *L. a. exigua* к южному подвиду *L. a. boemica* и далее к южному виду – полосатой ящерице *L. strigata*. Эти данные говорят в пользу механизма возникновения современных межпопуляционных и межвидовых различий путем генетической детерминации новой нормы реакции, возникающей на основе модификационного ответа. При оценке стабильности развития оказалось, что то, что достигается у одной формы лишь при повышенной температуре и нарушении развития, у другой имеет место уже при более низкой температуре и на фоне высокой стабильности развития. Приведенный ранее пример сравнения двух видов в природе – свидетельство прохождения указанного микроэволюционного процесса, в результате которого первоначально неоптимальные условия стали оптимальными.

Таким образом, механизм эволюционного преобразования может начинаться не с мутаций, а с онтогенетических изменений. Согласно классическим популяционно-генетическим моделям, при этом вообще ничего не происходит. Основные эта-

пы эволюционного преобразования в этом случае можно представить в следующем виде.

Изначальная ситуация характеризуется высокой стабильностью развития при существовании популяции в оптимальных условиях и при высокой генетической коадаптации (первый этап). В случае стрессирующего воздействия новых условий наблюдается снижение стабильности развития, причем уже в первом поколении на основе того же генотипа в виде прямой реакции организма на воздействие среды (второй этап). При длительном, в течение большого числа поколений, существовании популяции в этих условиях обычно наблюдаются адаптивные генотипические изменения, которые позволяют не только выживать, но и приспособливаться к новым условиям, в результате стрессирующее воздействие среды существенно снижается. Но улучшения гомеостаза еще не происходит, видимо, в большей степени за счет генетического стресса. Причина этого в том, что генотипические изменения, которые позволяют выживать в новых условиях, приводят к нарушению прежней генетической коадаптации (третий этап). В ходе дальнейших генотипических преобразований возможно достижение новой генетической коадаптации и восстановление высокого гомеостаза развития, что знаменует собой превращение неоптимальных условий в оптимальные (четвертый этап).

Весь процесс, включающий описанные четыре этапа, представляет собой микроэволюционное преобразование на пути адаптации к новым условиям. При этом происходит смена оптимума, т.е. изначально неоптимальные условия становятся оптимальными. Этот процесс, видимо, далеко не всегда заканчивается и может стабилизироваться на любой из описанных стадий. Такие ситуации мы обычно характеризуем как экологическую периферию ареала. Пониженный гомеостаз в этих популяциях является платой за выживание в новых условиях на пределе возможностей вида.

К сожалению, проследить весь процесс от начала до конца затруднительно, прежде всего в связи с большими временными интервалами, необходимыми для этого. Но в реальности описанного процесса можно убедиться путем сравнения различных популяций, находящихся на разных стадиях. Неоднократно отмечавшееся нарушение стабильности развития на экологической периферии ареала по сравнению с популяциями, обитающими при обычных условиях (Soule, 1967; Soule, Baker, 1968; Захаров, 1987), соответствует начальным этапам (второму и третьему) описанного процесса. Различие в уровне стабильности развития между симпатрическими популяциями близких видов с большой долей вероятности свидетельствует о возможности перехода от нарушения к восстановлению стабильности развития в результате процесса адаптации (от третьей к четвертой стадии). Нарушение стабильности разви-

тия на экологической периферии ареала для широко распространенного вида и высокая стабильность для специализированного вида говорят о разной реакции на одни и те же условия. Зона симпатрии, являясь для одного вида экологической периферией, вызывающей нарушение стабильности развития, оказывается для другого вида оптимальным местообитанием, характеризующимся высокой стабильностью развития.

ЧТО ОЗНАЧАЕТ СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ?

Получив достаточно большой объем данных о возможных изменениях стабильности развития, оцениваемой по флуктуирующей асимметрии отдельных признаков, вполне естественно поставить вопрос о том, что они означают: характеризуют ли в большей степени особенности развития определенного признака или морфогенез в целом, в какой степени годятся для характеристики общего состояния организма и могут ли быть использованы для оценки состояния популяции определенного вида, сообщества и экосистемы в целом.

Связь оценок стабильности развития по разным признакам

Определенная информация об общей стабильности развития может быть получена даже при использовании отдельных признаков, но для получения более надежной оценки лучше использовать ряд признаков. Особенностью флуктуирующей асимметрии является то, что величина различий между сторонами оказывается не связанной даже у высокоскоррелированных признаков отдельных особей, как, например, у промеров листа растений. Другой яркий пример – число жабренных тычинок на четырех жабренных дугах у рыб. При скоррелированности этих признаков, близкой к единице, связь их асимметрии значимо не отличается от нуля (Захаров и др., 2000б).

В то же время на уровне популяционных оценок асимметрия разных признаков обычно оказывается высокоскоррелированной. Согласованность их изменений как раз и является надежным свидетельством того, что в исследуемой группе выборки в действительности существуют различия по общей стабильности развития. И, напротив, при отсутствии таких различий отклонения величины асимметрии по отдельным признакам носят случайный характер и, естественно, оказываются несогласованными (Захаров, 1987). В качестве лишь одного примера можно указать на данные, полученные при исследовании воздействия ПХБ на норки (Borisov et al., 1997a). Согласованные изменения величины асимметрии при этом были выявлены не только в пределах каждой из исследованных групп признаков, но и по разным

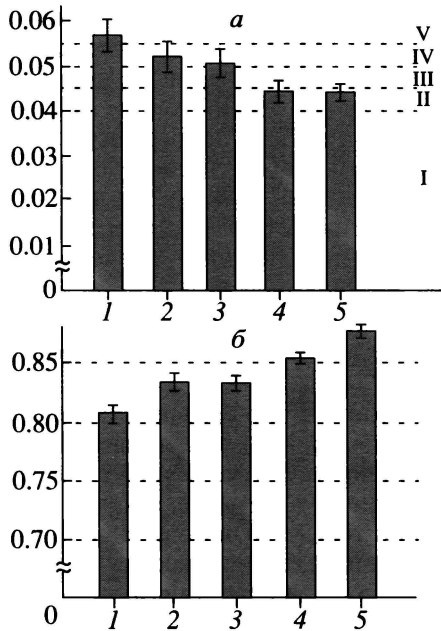


Рис. 5. Величина показателей гомеостаза развития в выборках березы повислой *Betula pendula* из разных точек (р-он г. Чапаевска Самарской обл.); лесополосы: 1 – на территории города (между заводом химических удобрений и заводом “Полимер”), 2 – у завода химических удобрений, 3 – у завода “Полимер”, 4 – в 3 км от города (условный контроль), 5 – в 10 км от города (условный контроль).

По оси ординат: а – величина интегрального показателя стабильности развития (среднее относительное различие между сторонами на признак, оцененное по пяти промерам листа); б – величина показателя эффективности фотосинтетических процессов (отношение переменной флуоресценции к максимальной).

группам (согласованность этих изменений подтверждается критерием Фридмана, $p < 0.05$).

Связь оценок стабильности развития с другими показателями гомеостаза развития

Крайне важным для выяснения значимости изменений стабильности развития является их согласованность с изменением других показателей состояния организма, которые с разных сторон характеризуют гомеостаз развития.

Можно привести ряд примеров. Нарушение стабильности развития при снижении гетерозиготности и стрессирующем воздействии пониженной или повышенной температуры развития у тутового шелкопряда (Захаров, Щепоткин, 1995) сопровождается сходным изменением такой физиологической характеристики гомеостаза, как экономичность энергетического обмена – суммарное потребление кислорода, необходимое для прохождения определенной стадии развития (Алексеева, Губанов, 1993). Несмотря на то что продолжительность развития при понижении температуры увеличивается, а интенсивность обмена снижается, минимальное суммарное потреб-

ление кислорода возможно лишь при определенном температурном режиме, который и может быть охарактеризован в качестве оптимального. Оказалось, что зона оптимума по экономичности энергетического обмена совпадает с таковой по стабильности развития. Таким образом, в данном случае наблюдается связь асимметрии промеров крыла с суммарным потреблением кислорода. В качестве другого примера можно указать на связь возрастания асимметрии признаков черепа с повышением частоты aberrаций хромосом в соматических клетках при воздействии повышенной плотности в популяциях мелких млекопитающих (Dmitriev et al., 1997). В экспериментах по социальному стрессу у крыс было показано, что возрастание асимметрии признаков черепа сопровождается изменением иммунного статуса (Valetsky et al., 1997; Pronin et al., 1997).

Многочисленные примеры таких согласованных изменений совершенно разных показателей гомеостаза организма были получены при исследовании воздействия антропогенных факторов (Захаров и др., 2000а):

- возрастание асимметрии промеров листа сопровождалось снижением интенсивности фотосинтетических процессов у растений (рис. 5);

- возрастание асимметрии признаков черепа сопровождалось возрастанием частоты хромосомных aberrаций в соматических клетках, изменением показателей иммунного статуса, активности супероксиддисмутазы в качестве показателя оксидантного стресса и ростовых процессов у млекопитающих (рис. 6).

В целом, видимо, можно говорить о согласованных изменениях различных параметров организма по пяти основным подходам: морфологическому, биохимическому, генетическому, иммунологическому и физиологическому (Биотест..., 1993; Захаров, Крысанов, 1996; Захаров и др., 2000а). При нарушении гомеостаза развития организма неизменно наблюдаются согласованные изменения всех этих показателей. Эта согласованность и является надежным свидетельством изменения гомеостаза развития и общего состояния организма при генетическом или средовом стрессе. Во всех исследованных нами примерах изменения различных показателей функционирования организма сопровождалась изменениями стабильности развития. Из этого следует крайне важный вывод о том, что выявляемые при исследовании стабильности развития изменения в действительности отражают изменения общего состояния организма.

Связь оценок стабильности развития с показателями приспособленности

Многочисленные примеры выявления связи стабильности развития с обычно используемыми показателями приспособленности организма свидетельствуют о возможности использования та-

кого метода для ориентировочной оценки приспособленности (Clarke, 1995; Moller, 1997). Это представляется перспективным, но не в смысле учета числа оставляемых потомков и вклада в следующее поколение (что крайне затруднительно при работе с природными популяциями), а для характеристики состояния, здоровья организма. Преимуществами такого подхода являются интегральность и чувствительность оценки, операциональность и пригодность для широкого использования. Показать значимость подхода можно на примере результатов, полученных при экспериментальной оценке воздействия ПХВ на американских норок *Mustela vison* (Borisov et al., 1997a). Если в контроле стабильность развития у мертворожденных норок была существенно ниже (высокая асимметрия), чем у живорожденных, то в опыте при интоксикации и те и другие имели сходно высокий уровень нарушений развития. Таким образом, нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма в силу различных факторов, но не является причиной его гибели. Это открывает возможность для использования данной характеристики в качестве тонкого показателя состояния организма.

Использование разных подходов к оценке гомеостаза развития показало, что они изменяются согласованно с оценкой стабильности развития (Захаров, Крысанов, 1996; Захаров и др., 2000a). Следовательно, анализ стабильности развития дает не только характеристику морфогенетических процессов, но и общего состояния организма. Кроме того, эти оценки оказались скоррелированными и с собственно популяционным показателем, успехом размножения. Такая корреляция была обнаружена в ходе популяционного цикла у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Zakharov et al., 1991). Кроме того, обнаруженное в ходе дальнейших исследований неожиданное и синхронное для пяти исследованных видов землерек-бурозубок рода *Sorex* снижение стабильности

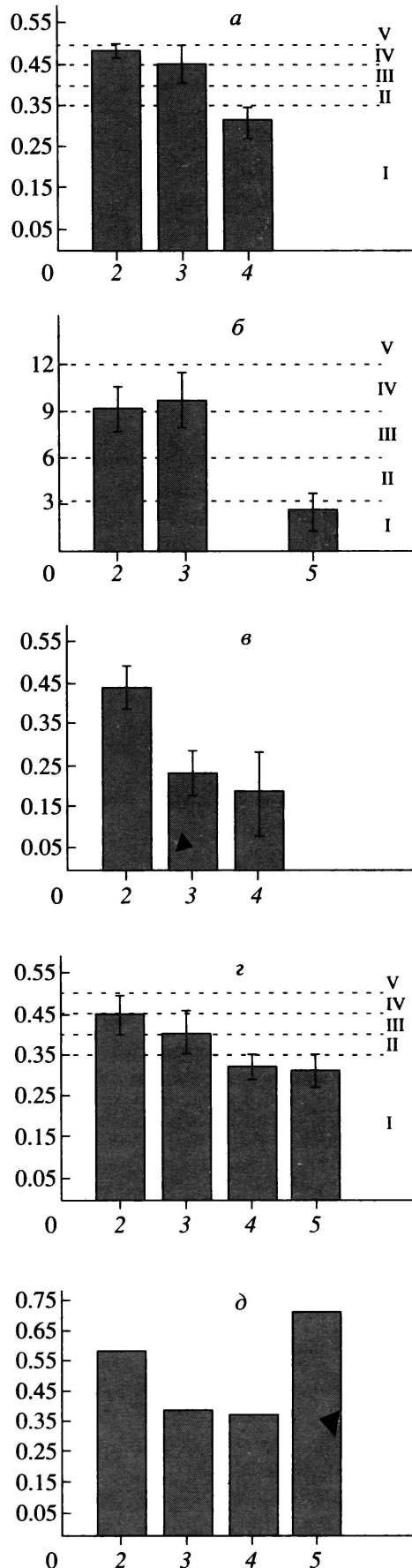


Рис. 6. Величина показателей гомеостаза развития и видового разнообразия мелких млекопитающих в точках 1–5 (см. на рис.5).

По оси ординат: а – стабильность развития в выборках рыжей полевки *Clethrionomys glareolus*, величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак по десяти краниологическим признакам); б – цитогенетический гомеостаз в выборках рыжей полевки *Clethrionomys glareolus*; частота aberrантных клеток, %; в – иммунный статус в выборках рыжей полевки *Clethrionomys glareolus*, средний индекс отклонений значений ряда иммунологических показателей; г – стабильность развития в выборках малой мыши *Ardemus uralensis*, величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак, оцененная по десяти краниологическим признакам); д – видовое разнообразие, величина показателя видового разнообразия мелких млекопитающих, оцененная по восьми видам (индекс Шенона).

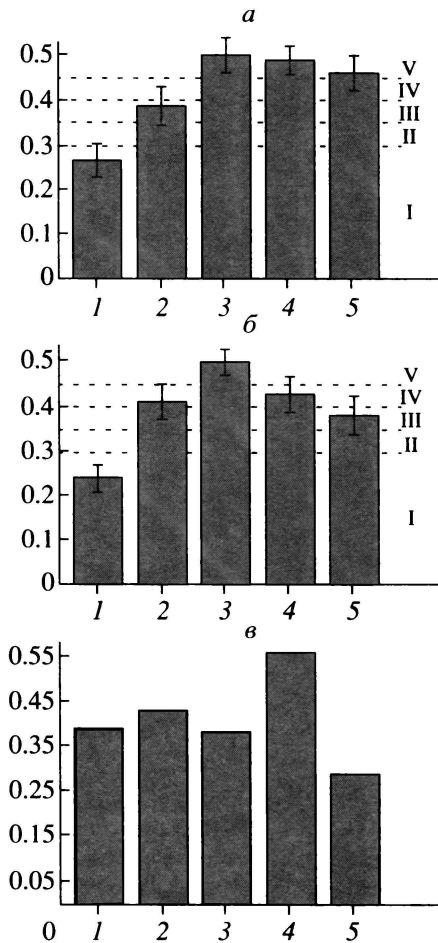


Рис. 7. Стабильность развития в выборках леща *Abramis brama* (а) и плотвы *Rutilus rutilus* (б) (величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак, оцененная по семи меристическим признакам)) и видовое разнообразие рыб (в) (величина показателя, оцененная по 11 видам) (индекс Шенона) в разных точках:

1 – участок реки выше по течению от города, 2 – озеро на территории города, 3 – участок реки у завода химических удобрений, 4 – участок реки в месте сброса сточных вод, 5 – участок реки ниже по течению от места сброса сточных вод.

развития подтвердилось снижением показателей успеха размножения (Zakharov et al., 1997b). В целом это свидетельствует о значимости такой оценки для характеристики состояния популяций при ее большей чувствительности по сравнению с другими подходами.

Связь оценок стабильности развития у разных видов

Если оцениваемое стрессирующее воздействие среды затрагивает лишь данный вид, то изменение стабильности развития может быть обнаружено лишь у него. В то же время, если воздействие определенного фактора затрагивает группу

видов, то сходная реакция может быть обнаружена у разных видов. В качестве лишь одного примера можно указать на сходную реакцию разных видов мелких млекопитающих на переуплотнение, что наблюдается в случае синхронной динамики численности этих видов (Zakharov et al., 1997b). Еще более четко это прослеживается при наличии воздействия, которое оказывается стрессирующим практически для всех видов оцениваемой экосистемы, особенно ярко это видно при исследовании последствий антропогенного загрязнения (химического или радиационного). В этом случае можно видеть сходное нарушение стабильности развития у самых разных, не только близких, видов одной группы, но и у разных групп. К настоящему времени накоплено достаточно много таких фактов (Захаров и др., 2000а), например, в районе химического загрязнения на Средней Волге. Нарушение стабильности развития, в общем сходное по величине, наблюдается по наземным экосистемам для растений и млекопитающих, а по водным – для рыб и амфибий (рис. 5–8). Согласованность изменения показателей состояния организма для разных видов свидетельствует о надежности получаемого результата и позволяет на основе анализа стабильности развития разработать оценку здоровья среды по состоянию населяющих ее видов.

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ И ОЦЕНКА ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ

Перспективным подход оказался и для практики – для фоновоего мониторинга (в естественных условиях) и оценки последствий антропогенного воздействия. Принципиальным преимуществом такого онтогенетического подхода является возможность выявления изменений состояния организма при разных видах загрязнения, когда ни по показателям биоразнообразия (на уровне сообществ), ни по популяционным показателям изменения обычно не наблюдаются (Захаров, Крысанов, 1996; Захаров, 2000а).

Этот подход дает возможность оценить здоровье среды, понимая под этим оценку ее благоприятности для живых существ, включая и человека. Почему здоровья? Потому что оценка качества среды проводится по здоровью населяющих ее живых организмов. Суть предлагаемого подхода состоит в оценке состояния живых существ по гомеостазу развития как наиболее общей характеристике функционирования живого организма. В научном плане это направление может быть определено как оценка состояния природных популяций по состоянию здоровья составляющих ее живых организмов, в практическом – как оценка здоровья среды.

В качестве примера можно опять же привести результаты, полученные при использовании разных подходов для разных видов на Средней Волге (рис. 5–8). В целом такие оценки были проведены

в разных районах при разных антропогенных воздействиях, включая химическое и радиационное воздействие, промышленное и сельскохозяйственное загрязнение и комплексное антропогенное воздействие. Принципиально важным моментом является оценка степени отклонения от нормы. Пятибалльная шкала была разработана для основных подходов предлагаемой методологии. В результате в рамках каждого подхода мы могли говорить о степени изменения состояния организма по данной характеристике (морфологической, генетической, иммунологической). При сопоставлении баллов по разным подходам у разных видов оказалось, что в большинстве случаев шкала универсальна для разных видов, а результаты, получаемые при использовании разных подходов, обычно дают сходную картину. Это позволяет говорить о возможности балльной оценки состояния живого организма в целом (Захаров и др., 2000а).

В результате, несмотря на некоторые различия между данными, получаемыми по разным параметрам и видам, выявляемая картина оказывается сходной. Вместо обычной мозаики биологических ответов по разным методам и для разных объектов основные показатели предлагаемого подхода дают скоррелированный ответ. Эта согласованность ответов является одним из базовых принципов предлагаемой методологии оценки здоровья среды и неизменно имеет место при соблюдении двух условий: если все используемые показатели характеризуют состояние организма по гомеостазу развития и если в рассматриваемой группе выборок имеет место реальное изменение этой характеристики. Согласованность изменения разных показателей онтогенетического шума для разных морфологических признаков свидетельствует об изменении общей стабильности развития. Согласованность изменения показателей для разных подходов к оценке гомеостаза развития говорит об изменении общего состояния организма. Согласованность ответов разных видов свидетельствует об изменении здоровья среды.

Предлагаемая методология оценки состояния (здоровья) живых систем по гомеостазу развития – не просто один из методов, а принципиально новый подход, позволяющий по-новому подойти к решению вопроса оценки и мониторинга среды.

Оценка здоровья среды позволяет выявлять последствия воздействия даже в тех случаях, когда они не видны при использовании иных подходов. Серьезные изменения состояния организма зачастую наблюдаются на фоне неизменного биоразнообразия. Общим выводом таких экологических исследований является то, что уровень биоразнообразия и численность отдельных видов в зонах химического или радиационного загрязнения сохраняется на прежнем уровне или оказывается даже выше, чем на окружающей территории. Например, вблизи химических предприятий

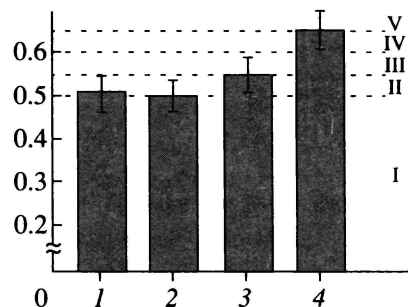


Рис. 8. Величина интегрального показателя стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак по 13 меристическим признакам) в выборках озерной лягушки *Rana ridibunda* из разных точек (см. на рис.7).

в исследованном районе на Средней Волге на фоне крайне серьезных нарушений стабильности развития уровень биоразнообразия мелких млекопитающих и рыб оказался выше, чем на условно контрольной территории (рис. 6, 7). Можно указать на ряд причин такого эффекта. Прежде всего, обитающие здесь виды не ощущают этого воздействия. Кроме того, они не могут быть замещены другими видами, так как ни для каких других видов такие условия не являются оптимальными. Главным фактором исчезновения определенных видов является физическое изменение местообитания, а в зонах загрязнения такая деятельность человека обычно крайне ограничена. Промышленные предприятия часто строятся в местах, представляющих собой крайне богатые местообитания (например, пойменные участки). Еще одним важным фактором для поддержания богатого разнообразия является то, что в таких местах обычно имеет место эвтрофикация, что также является привлекательным для многих видов.

Не является универсальным и подход, основанный на оценке видов-индикаторов. Так, широко известные виды-индикаторы – лягушки и раки в сильно загрязненном районе в окрестностях г. Чапаевска были крайне многочисленны. Важный момент, который может быть выявлен при оценке здоровья среды, это то, что на фоне неизменного ландшафта многочисленные представители различных видов, выполняя свою экосистемную функцию, могут находиться в плачевном состоянии.

Сходство результатов, получаемых по разным подходам, свидетельствует о возможности получения рекогносцировочной оценки состояния организма при использовании немногих или даже одного подхода. В качестве такового можно рекомендовать морфологический, основанный на оценке стабильности развития, который в силу высокой чувствительности, относительной простоты и согласованности с другими подходами в оценке состояния организма представляется особенно перспективным для самого широкого использования.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДХОДА, ОСНОВАННОГО НА ОЦЕНКЕ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ: ЗАТРУДНЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕГО РАЗВИТИЯ

Все возрастающее число работ, посвященных исследованию стабильности развития, с одной стороны, и несмолкающая дискуссия о значимости таких исследований и правомочности использования флуктуирующей асимметрии в качестве показателя стабильности развития, а стабильности развития в качестве характеристики состояния организма – с другой, говорят о необходимости специального рассмотрения этого метода.

Мощь и перспективность использования любого подхода, видимо, определяются успешностью решения методических вопросов и обоснованностью представлений о причинной обусловленности рассматриваемых при этом характеристик.

Первой, а возможно, и главной причиной получения противоречивых данных при исследовании стабильности развития (главным образом связанных с оценкой флуктуирующей асимметрии) является неоднозначность получения первичных данных, т. е. измерений и просчетов морфологических признаков. При достаточно большом внимании к теоретическому обоснованию работы и особенно к интерпретации получаемых результатов, а также к методам их статистической обработки способы получения первичных данных обычно не обсуждаются. Метод в действительности прост и предполагает лишь проведение аккуратных подсчетов или измерений признаков на двух сторонах тела. В то же время каждый, кто занимался этим на практике, знает, что при простоте постановки задачи ее практическое осуществление для каждого объекта сопряжено со значительными трудностями. Точное определение границ для проведения замеров или критического размера структур для просчета зачастую затруднительно. Преодоление этого предполагает как четкое описание методики учета морфологических признаков, так и наличие практического опыта в проведении такой работы. Если при использовании других методов, скажем, учете частоты хромосомных aberrаций соматических клеток, вряд ли кто-то отважится получать большие объемы данных и публиковать результаты, в особенности противоречащие общепринятым представлениям, без стажировки в одной из лабораторий, профессионально этим занимающихся, то в связи с кажущейся простотой оценки флуктуирующей асимметрии каждый зачастую получает большие объемы данных сам или с помощью своих ассистентов без должного внимания к надежности получаемых данных. Проведение работ по интеркалляции методов получения первичных данных для достижения сопоставимых результатов путем

совместной или параллельной обработки одного и того же материала представителями разных групп исследователей, занимающихся исследованием флуктуирующей асимметрии по определенной системе признаков у сходных объектов, во многом бы сняло теоретическую дискуссию о возможных генетических и морфогенетических механизмах стабильности развития, необходимую для объяснения противоречивых результатов.

Важность этой проблемы известна из опыта работы нашей лаборатории. Многие специалисты обращаются к нам за методической помощью. Общий итог этой работы: получение надежных результатов, пригодных для сравнения с другими группами исследователей, возможно лишь при практическом навыке. Любых практических рекомендаций в этом плане оказывается явно недостаточно. В качестве примера можно привести наш последний опыт по распространению методики оценки стабильности развития в десяти заповедниках. Они использовали в своей работе разные объекты исследований – от растений до млекопитающих. Проверка показала, что лишь в трех заповедниках, где большинство исследователей имели ранее опыт такой работы, были получены надежные результаты, в остальных – совершенно противоречивые. Наладить нормальное получение результатов удалось лишь после совместной работы с нашими специалистами. Без проведения такой специальной методической работы можно было бы подготовить ряд публикаций о том, что мы не получаем ожидаемых результатов, и еще раз поставить вопрос о правомочности использования такого подхода. Необходимо методическое обоснование подхода, причем акцент должен быть сделан не на статистической обработке данных, которая, как показывает практика, может быть достаточно простой и не вызывает больших затруднений в использовании, а на получение первичных данных. Дальнейшее распространение подхода должно быть связано не только с подготовкой методических рекомендаций, но и с определением основных центров для прохождения стажировки специалистов.

При методическом обосновании подхода естественно встает вопрос о сфере его возможного применения и возможности интерпретации получаемых результатов. Любой подход требует такого теоретического обоснования. Для методически сложного исследования необходимость теоретической обоснованности нередко оказывается очевидной, для более простого – представляется особенно важной. Именно к таким методам относится оценка стабильности развития по морфологической изменчивости.

Первое, что необходимо отметить, это то, насколько обоснован подход. Нам представляется, что к настоящему времени подход, основанный на оценке стабильности развития, в достаточной степени обоснован как теоретически, так и под-

твержден результатами практических исследований (Захаров, 1987; 2000a; Moller, 1997; Developmental homeostasis..., 1998). Дальнейшее наращивание числа примеров вряд ли имеет смысл. Общий итог: стабильность развития является онтогенетической характеристикой состояния организма, которое изменяется при генетическом или средовом стрессе. Это означает, что отсутствие искомого результата – различий по стабильности развития – должно рассматриваться как свидетельство отсутствия влияния исследуемых генетических или средовых различий на состояние организма, характеризующее по стабильности развития. Попытки же всякий раз в такой ситуации ставить под сомнение правомочность использования флуктуирующей асимметрии для характеристики стабильности развития и, в свою очередь, стабильности развития как характеристики состояния организма сейчас выглядят как желание при отсутствии различий по цитогенетическим или биохимическим методам поставить под сомнение возможность их использования для характеристики кариотипа или биохимических процессов. Таким образом, оценку стабильности развития не следует использовать для подтверждения уже известной ситуации, она должна носить такой же поисковый характер, как и использование любого другого подхода.

Далее, надо четко представлять круг вопросов, на который может быть дан ответ оценка стабильности развития. Есть положительные примеры изменения стабильности развития при гибридизации и загрязнении. Но это вовсе не означает, что стабильность развития может быть использована для выявления зон гибридизации или оценки степени загрязнения. Это можно сделать гораздо более надежно, используя другие подходы. При оценке стабильности развития может быть получена лишь уникальная информация о том, сопровождаются ли определенные генетические или средовые изменения изменением состояния развивающихся организмов. Именно в этом и состоит значение исследования стабильности развития. Определенные генетические и средовые изменения, последствия которых очевидны при использовании других подходов (например, при исследовании фенотипических), могут и не оказывать влияния на общую стабильность развития, в то время как последствия генетического и средового стресса для общего состояния организма могут быть определены именно по стабильности развития. Уникальность подхода как раз и состоит в простоте и однозначности оценки, которая может проводиться даже в природных популяциях. При надежном решении указанных выше методических вопросов возможности использования оценки стабильности развития для решения этих задач открывают большие перспективы.

Надо иметь в виду, что главным показателем стабильности развития является онтогенетический шум. Вряд ли перспективно проследивать адаптивную значимость каждого случая определенного раз-

личия величины морфологического признака между сторонами тела или любого изменения уровня шума. Тем более что сами по себе наблюдаемые при этом морфологические различия вряд ли могут вести к существенному снижению жизнеспособности организма, а важны лишь как индикаторы изменения общего состояния организма. Можно только удивляться энтузиазму тех, кто предпринимает такие попытки и даже получает положительные результаты. Здесь уместно привести высказывание знаменитого русского генетика Четверикова (1968): “Систематика знает тысячи примеров, где виды различаются не адаптивными, а безразличными (в биологическом смысле) признаками, и стараться подыскать им всем адаптивное значение является столь же малопродуктивной, как и неблагодарной работой, где подчас не знаешь, чему удивляться – бесконечному ли остроумию самих авторов или их вере в неограниченную наивность читателей”. В то же время существенные изменения уровня шума, которые могут и не быть обнаружены другими методами, являются несомненным свидетельством начальных изменений общего состояния организма, которые в дальнейшем несомненно скажутся и на других обычно используемых показателях приспособленности.

Все это и определяет перспективы развития исследований стабильности развития. Этот подход так же, как и любой другой, имеет четко определенный круг задач, для решения которых его целесообразно использовать. На фоне уже полученных многочисленных примеров в дальнейшем вряд ли нужно их наращивать. Не вызывает сомнений, что при корректной постановке задачи и методической грамотности ее решения искомый эффект будет получен. Главное – это адекватное использование подхода. На наш взгляд, это наиболее действенная мера для снятия дискуссионности подхода и обеспечения его широкого практического использования. Стабильность развития выступает как мера генетического и средового стресса. В соответствии с этим подход представляется перспективным для решения целого ряда задач как в экспериментальных условиях, так и в природных популяциях. Учтявая, что случаи генетического стресса, в особенности в природных популяциях, видимо, встречаются достаточно редко, эта характеристика выступает главным образом как показатель средового стресса. Наиболее перспективным направлением использования подхода представляется оценка здоровья среды по онтогенетической характеристике состояния организма составляющих ее видов живых существ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Совсем недавно мы были свидетелями крайне важного внедрения генетических представлений в популяционные исследования. Звучавшее часто предостережение о том, что организм – не мешок

с бобами (генами), во многом воплотилось в жизнь. В то же время настоятельный призыв надеть “генетические очки” привел к существенному искажению зрения у целого ряда популяционистов – за любым фенотипическим изменением стали мерещиться изменения генотипа. Сейчас все более очевидной становится важность “онтогенетических очков”, а популяционные исследователи понимают, что видят без них все хуже и хуже. Осознание того, что путь от генотипа к фенотипу определяется стабильностью и канализированностью развития, позволяет понять, за счет чего не все изменения в генотипе проявляются в фенотипе и не все фенотипические изменения происходят от изменений в генотипе.

Возможно, что дальнейшее развитие такого подхода будет стимулировать новое оживление популяционных исследований, явный спад которых наблюдается сейчас на основе традиционного популяционно-генетического подхода. В целом развитие подхода, основанного на анализе природных популяций при учете онтогенетических изменений, представляется крайне важным на пути дальнейшего развития популяционных исследований от феноменологии к механизмам и выявлению причинной обусловленности наблюдаемых различий, перехода от выделения популяций и видов, популяционно-генетических моделей эволюции и видообразования к оценке состояния популяций и его динамики, механизмов эволюционных преобразований.

Мы искренне признательны сотрудникам лаборатории постнатального онтогенеза Института биологии развития РАН за неоценимую помощь в выполнении работы и обсуждении результатов. Мы благодарны Дмитрию Щепоткину за подготовку рисунков и Майе Воробьевой – за помощь в подготовке текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.А., Губанов Е.А. Энергетический обмен при разных температурах у куколок тутового шелкопряда с различной степенью гетерозиготности // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 5. С. 684–693.
- Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 362 с.
- Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Клarka. М.: Биотест, 1993. 68 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных: популяционно-фенотипический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Щепоткин Д.В. Влияние температуры на стабильность развития линий тутового шелкопряда (*Bombix mori*), различающихся по уровню гетерозиготности // Генетика. 1995. Т. 31. № 9. С. 1254–1260.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Последствия чернобыльской катастрофы: здоровье среды. М.: Центр эколог. политики России, 1996. 170 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. Там же. 2000а. 318 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С. и др. Здоровье среды: методика оценки. Там же. 2000б. 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Баранов А.С. и др. Здоровье среды: методика и практика оценки в Москве. Там же. 2001. 68 с.
- Левонтин П. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 354 с.
- Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 99–114.
- Струнников В.А., Струнникова Л.В. Природа гетерозиса, методы его повышения и закрепления в последующих поколениях без гибридизации // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 6. С. 679–687.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968. С. 133–170.
- Baranov A. S., Pucek Z., Kiseleva E.G. et al. Developmental stability of skull morphology in European bison *Bison bonasus* // Acta Theriolog. 1997. Suppl. 4. P. 79–87.
- Borisov V.I., Baranov A. S., Valetsky A.V. et al. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // Ibid. 1997a. P. 17–26.
- Borisov V.I., Valetsky A.V., Dmitrieva I.L. et al. Inbreeding and outbreeding impact on developmental stability of laboratory rat *Rattus norvegicus* // Ibid. 1997b. P. 67–72.
- Chubinishvili A.T. The status of natural populations of the *Rana esculenta* – complex in response to anthropogenic influences: a morphogenetic approach // Advances on Amphibian Research in the Former Soviet Union. Pensoft Publishers. 1997. V. 2. P. 117–124.
- Clarke G.M. The genetic basis of developmental stability. I. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation // Genetica. 1993. V. 89. P. 15–23.
- Clarke G.M. Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology // Conserv. Biol. 1995. V. 9. P. 18–24.
- Clarke G.M., McKenzie J.A. Fluctuating asymmetry as a quality control indicator for insect mass rearing processes // Entomolog. Soc. Amer. 1992. V. 85. № 6. P. 1–6.
- Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach / Eds. V.M. Zakharov, A.V. Yablokov // Acta Theriolog. 1997. Suppl. 4. 92 p.
- Developmental instability: its origins and evolutionary implications / Ed. T.A. Markow. Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 1994. 444 p.
- Developmental stability in natural populations / Eds. V.M. Zakharov, J.H. Graham // Acta Zool. Fennica. 1992. № 191. 200 p.
- Dmitriev S.G., Zakharov V. M., Sheftel B.I. Cytogenetic homeostasis and population density in red-backed voles *Clethrionomys glareolus* and *Cl. rutilus* // Acta Theriolog. 1997. Suppl. 4. P. 49–56.
- Felley J. Analysis of morphology and asymmetry in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) in the southeastern United States // Copeia. 1980. № 1. P. 18–29.
- Fowler K., Whitlock M.C. Fluctuating asymmetry does not increase with moderate inbreeding in *Drosophila melanogaster* // Heredity. 1994. V. 73. P. 373–376.
- Graham J.H., Felley J.D. Genomic co-adaptation and development stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obesus* (Pisces, Centrarchi dae) // Evolution. 1985. V. 39. P. 104–114.
- Graham J.H., Roe K.E., West T.B. Effects of lead and benzene on developmental stability of *Drosophila melanogaster* // Ecotoxicology. 1993. V. 2. P. 185–195.

- Hartl G.B., Pucek Z. Genetic depletion in the European bison (*Bison bonasus*) and the significance of electrophoretic heterozygosity for conservation // *Conservat. Biol.* 1994. V. 8. P. 167–174.
- Hartl G.B., Suchentrunk F., Willing R., Petznek R. Allozyme heterozygosity and fluctuation asymmetry in the brown hare (*Lepus europaeus*): a test of the developmental homeostasis hypothesis // *Phil. Trans. Royal. Soc. Lond. B.* 1995. V. 350. P. 313–323.
- Jackson J.F. A search for the population asymmetry parameter // *System. Zool.* 1973. V. 22. № 2. P. 166–170.
- Kat P.W. The relationship between heterozygosity for enzyme loci and developmental homeostasis in peripheral populations of aquatic bivalves // *Amer. Natur.* 1982. V. 119. № 6. P. 824–832.
- Lamb T., Novak M., Mahoney D.L. Morphological asymmetry and interspecific hybridization: a case study using hylid frogs // *J. Evol. Biol.* 1990. V. 3. P. 295–309.
- Leary R.F., Allendorf F.W. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress in conservation biology // *Trends Ecol.* 1989. V. 4. P. 214–217.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout // *Acta Zool. Fennica.* 1992. № 191. P. 79–95.
- Lerner I.M. Genetic homeostasis. L.: Oliver and Boyd, 1954. 134 p.
- Ludwig W. Das Rechts-Links Problem in Tierreich und beim Menschen. Berlin: Springer, 1932. 496 S.
- Mather K. Genetical control of stability in development // *Heredity.* 1953. V. 7. P. 297–336.
- McKenzie J.A., Clarke G.M. Diazinon resistance, fluctuating asymmetry and fitness in the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina* // *Genetics.* 1988. V. 120. P. 213–220.
- Moller A.P. Developmental stability and fitness: a review // *Amer. Natur.* 1997. V. 149. P. 916–932.
- Moller A.P., Swaddle J.P. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: University Press, 1997. 291 p.
- Neville A.C. Animal asymmetry. L.: Arnold (Inst. Biol. Stud. Biol.), 1976. 60 p.
- Palmer A. R., Strobeck C., Chippindale A.K. Bilateral variation and the evolutionary origin macroscopic asymmetries // *Developmental instability: its origins and evolutionary implications.* Dordrecht et al.: Kluwer Acad. Publ., 1994. P. 203–220.
- Promin A.V., Nikolaeva T.N., Deyeva A.V. et al. Social stress in laboratory rats *Rattus norvegicus* results in decreased immune competence of the offspring // *Acta Theriolog.* 1997. Suppl. 4. P. 33–40.
- Rasmuson M. Frequency of morphological deviations as a criterion of a developmental stability // *Hereditas.* 1960. V. 46. P. 511–536.
- Siegel M.I., Mooney M.P., Taylor A.B. Dental and skeletal reduction as a consequence of environmental stress // *Acta Zool. Fennica.* 1992. V. 191. P. 145–149.
- Soule M. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard // *Amer. Natur.* 1967. V. 101. P. 141–160.
- Soule M.E., Baker B. Phenetics of natural populations. IV: The populations asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia* // *Heredity.* 1968. V. 23. Pt. 4. P. 611–614.
- Thoday J.M. Components of fitness // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1953. V. 7. P. 96–113.
- Thoday J.M. Homeostasis in a selection experiment // *Heredity.* 1958. V. 12. P. 401–415.
- Valentine D.W., Soule M. Effect of p,p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion *Leuresthes tenuis* // *Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.* 1971. V. 71. P. 921–925.
- Valetsky A.V., Dmitrieva I. L., Krushinskaya N.L. et al. Social stress impact on developmental stability of laboratory rat *Rattus norvegicus* // *Acta Theriolog.* 1997. Suppl. 4. P. 27–32.
- Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution.* 1962. V. 16. P. 125–142.
- Waddington C. H. The Strategy of the genes. L.: George Allen & Unwin, 1957. 262 p.
- Zakharov V. M. Future prospects for population phenogenetics // *Sov. Sci. Rev. F Physiol. Gen. Biol.* 1989. V. 4. P. 1–79.
- Zakharov V. M. Appearance, fixation and stabilization of environmentally induced phenotypic changes as a microevolutionary event // *Genetica.* 1993. V. 89. P. 227–234.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. et al. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // *Amer. Natur.* 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.
- Zakharov V.M., Demin D.V., Baranov A.V. et al. Developmental stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia. // *Acta Theriolog.* 1997a. Suppl. 4. P. 41–48.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. Phenotypic diversity and population dynamics: another look (with particular reference to the common shrew *Sorex araneus* // *Ibid.* 1997b. P. 57–66.
- Zakharov V. M., Valetsky A.V., Yablokov A. V. Dynamics of developmental stability of seals and pollution in the Baltic Sea // *Ibid.* 1997c. P. 5–8.

Ontogenesis and Population: Evaluation of Developmental Stability in Natural Populations

V. M. Zakharov, N. P. Zhdanova, E. F. Kirik, and F. N. Shkil'

Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru

Abstract—Ontogenetic and population studies traditionally develop independently. At the same time, the relevance of specific analysis of a specimen as ontogenesis for both correct assessment of populations and their dynamics in time and space and understanding the mechanisms underlying population processes is becoming more and more clear. Developmental stability serves as the most general description of the developing organism status. The level of developmental noise commonly evaluated by fluctuating asymmetry is the main index of developmental stability. High developmental stability is maintained on the basis of genetic coadaptation under optimal developmental conditions. Coordinated changes in developmental stability and other homeostatic indices, including genetic, physiological, biochemical, and immune indices suggest that we consider the general status of the organism by evaluating its developmental stability. Evaluation of developmental stability as a measure of environmental stress, apparently, is the most promising. In practical terms, this allows us to evaluate and monitor environmental health under both natural and various anthropogenic conditions. Outlooks of this approach as relates to studies of developmental stability are discussed.

Key words: ontogenesis, population, developmental stability, population variability, environmental stress, genetic coadaptation.

УДК 581.151

ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ СОСТОЯНИЙ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ¹

© 2001 г. Е. К. Чистякова, Н. Г. Кряжева

Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН

119991 Москва, ГСП-1, ул. Вавилова, д.26

Поступила в редакцию 23.04.2001 г.

В работе приведено обобщение материала, полученного при популяционно-феногенетических исследованиях березы повислой в зависимости от различных воздействий окружающей среды методом анализа стабильности развития и измерения фотосинтетической активности.

Ключевые слова: растения, популяция, стабильность развития, флуктуирующая асимметрия, фотосинтетические реакции.

Стабильность развития – одна из наиболее общих характеристик индивидуального развития, означающая способность организма к минимизации случайных нарушений развития (Mather, 1953). Показано, что максимальный уровень стабильности развития наблюдается в условиях, оптимальных для существования живых организмов (Захаров, 1982). Стабильность развития снижается при среднем и генотипическом стрессе (Захаров, 1987).

Оценка стабильности развития была предложена в качестве общей и неспецифической меры состояния организма (Биотест..., 1993). Авторы высказали предположение о том, что оценки, получаемые при использовании показателей стабильности развития, должны характеризовать состояние организма в целом.

Цель работы – проверить это предположение. Для решения поставленной задачи требуется параллельное получение оценок с использованием различных подходов. Мы анализировали стабильность развития в природных популяциях березы повислой *Betula pendula* Roth., затем результаты сравнивали с данными, полученными с использованием метода индукции быстрой флуоресценции хлорофилла. Этот метод широко применяется для исследования состояния растительного организма по его фотосинтетическому аппарату (Капапетян, Бухов, 1986; Lichtentaler, Rinderle, 1988; Веселовский, Веселова, 1990; Левенко и др., 1990), и поэтому, на наш взгляд, является наиболее удобным для решения поставленной задачи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования была выбрана береза повислая *Betula pendula* Roth. – вид, широко распространенный в Евразии. Для анализа отбирали листья с укороченных побегов из нижней части кроны генеративных берез, расположенных на опушках лесополос и на лесных полянах. Собирали по 5 (или 10 – в выборках из г. Чапаевска) листьев с 9–10 деревьев в каждой выборке. К моменту сбора выборок морфологическая структура листьев была полностью сформирована. Для анализа стабильности развития и для оценки эффективности протекания первичных фотосинтетических процессов были использованы одни и те же листья.

Для выяснения влияния естественных стрессовых условий на стабильность развития и состояние фотосинтетического аппарата в природных популяциях березы повислой сравнивали выборки листьев берез из Окского государственного заповедника, растущих на поляне (2) в условиях максимального освещения и из-под полога леса (1). В выборку 1 вошло 50 листьев, в выборку 2 – 45. Выборки были собраны в сентябре 1995 г.

Физиологической особенностью березы является высокая интенсивность дыхания (Цельникер, 1978). Уровень энергетических затрат не позволяет ей длительно существовать под пологом леса, довольствуясь небольшими приростами биомассы, в то время как в условиях свободного роста в питомнике при достаточном увлажнении береза отличается высокой интенсивностью фотосинтеза, и, соответственно, высокой продуктивностью (Евстигнеев, 1991, 1994). Таким образом, береза обладает узким диапазоном продук-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 0-15-97792).

ционных возможностей, т.е. обладает низкой теневыносливостью и высоким светолюбием и, следовательно, ее существование в лесных сообществах возможно только в наиболее светлых местообитаниях (Чистякова, Евстигнеев, 1994), поэтому мы предположили, что условия затенения будут являться для нее стрессовыми.

Чтобы определить зависимость стабильности развития и состояния фотосинтетического аппарата от различных изменений в окружающей среде, важно оценить также возможное влияние антропогенного воздействия как одного из наиболее распространенных в настоящее время стрессирующих факторов. Для решения этой задачи мы исследовали влияние химического загрязнения среды и воздействия неионизирующего излучения на стабильность развития в природных популяциях березы повислой.

Для оценки влияния химического загрязнения среды на растения были проанализированы серии выборок из города Чапаевска Самарской области (сбор материала производили в мае–июне 1994 г.). Город Чапаевск – бывший центр по производству химического и других видов оружия (Федоров, 1994). В настоящее время в городе также действует ряд химических предприятий. Для анализа были взяты выборки листьев из пяти точек, находящихся на разном удалении от источников химического загрязнения в г. Чапаевске и его окрестностях. Точка 1 была выбрана для оценки ситуации, складывающейся при одновременном воздействии двух заводов и общего антропогенного пресса города. Точки 2 и 3, находящиеся в непосредственной близости от основных предприятий, выбраны для характеристики воздействия основных источников химического загрязнения. Точки 4 и 5 (зоны отдыха, находящиеся в 2 и 10 км от города соответственно) были использованы в качестве условного контроля. Всего в точках 1–5 было измерено соответственно 69, 74, 100, 99 и 99 листьев.

Для исследования влияния неионизирующего излучения на растения в 1995 г. был проведен эксперимент на базе Жуковской экспериментальной станции в Калужской области. Нами были исследованы выборки листьев березы на двух соседних участках опушки березняка. Один участок подвергался воздействию электромагнитных полей (1), другой взяли в качестве контроля (2). Для анализа были использованы выборки с опытного и контрольного участков по 50 листьев в каждой точке.

Опытный участок подвергался воздействию электромагнитных полей радиодиапазона по следующей схеме. Облучение проводили в импульсном режиме (длительность 0,6 мкс, частота повторения 1 кГц, мощность 120 кВт) ежедневно с 28 апреля по 10 июля и затем с 1 по 10 июля. Время облучения составляло 4 ч в сутки (с 6 до 8 и с 17 до 19 ч). Такой режим работы позволял в момент прохождения луча получить интенсивность

излучения, равную 30 мкВт/см² в центре рабочей зоны и 15–20 мкВт/см² – на краях.

В качестве показателя стабильности развития использовали величину флуктуирующей асимметрии, определяемую как результат неспособности организмов развиваться по точно определенному пути и проявляющуюся в мелких ненаправленных отклонениях от идеального симметричного состояния (Захаров, 1987). Различия в проявлении признака, наблюдаемые при флуктуирующей асимметрии, не могут быть полностью сведены ни к генотипическим, ни к средовым, поскольку развитие признака происходит при идентичных внешних условиях и на основе одного генотипа. Таким образом, проявление флуктуирующей асимметрии можно считать следствием случайных нарушений, происходящих в ходе индивидуального развития, а саму флуктуирующую асимметрию – проявлением случайной изменчивости развития и мерой стабильности развития (Астауров, 1927, 1930).

Мы оценивали величину флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков морфологии листа, что позволяло проводить исследования без нанесения значительных повреждений растению, и использовали признаки, полностью сформировавшиеся к моменту учета и дающие возможность точной и однозначной оценки (Кряжева и др., 1996).

Поскольку размеры листьев сильно варьируют, величины флуктуирующей асимметрии для каждого признака оценивали по величине отношения разности между промерами слева (L) и справа (R) к сумме промеров $(L - R)/(L + R)$.

В качестве интегрального показателя флуктуирующей асимметрии использовали величину среднего относительного различия между сторонами на признак (средняя арифметическая величина отношения разности к сумме промеров слева и справа, отнесенная к числу признаков).

Для выявления значимых различий по величине использованного показателя в разных выборках использовали t -критерий Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1981).

Для оценки состояния фотосинтетического аппарата растений использовали метод индукции быстрой флуоресценции хлорофилла. Регистрировали флуоресцентный ответ с верхней поверхности листа, флуоресценцию определяли с помощью портативного компьютеризованного флуориметра CF-1000 (“Morgan”, США). Флуоресценцию возбуждали сфокусированным светом галогеновой лампы мощностью 35 Вт, встроенный микропроцессор автоматически учитывал параметры индукционной кривой флуоресценции. Перед измерением флуоресценции каждый лист адаптировали в темноте в течение 5 мин, интенсивность протекания фотосинтетических реакций оценивали по величине относительного выхода переменной флуоресценции (F_v/F_m).

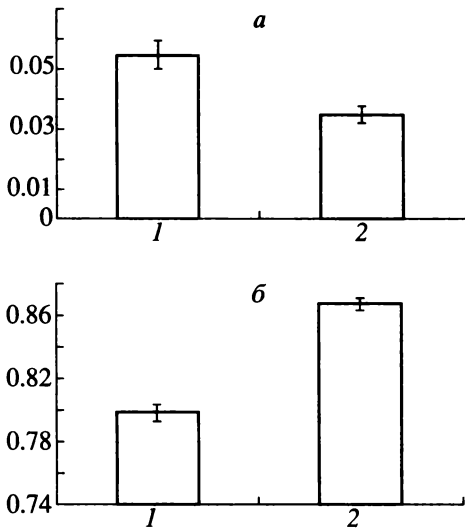


Рис 1. Величина флуктуирующей асимметрии (среднее относительное различие между сторонами на признак) (а) и показателя эффективности фотосинтетических процессов (Fv/Fm) (б) в выборках березы повислой *Betula pendula* Roth. при низкой (1) и высокой освещенности (2).

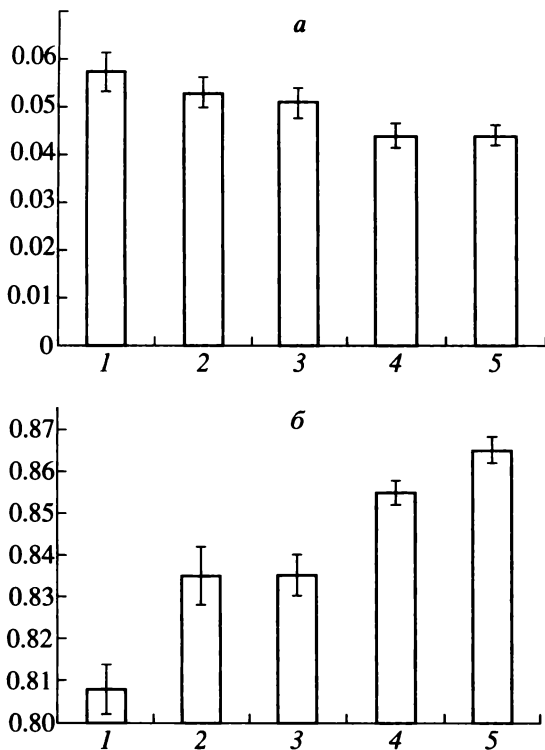


Рис. 2. Величина флуктуирующей асимметрии (среднее относительное различие между сторонами на признак) (а) и показателя эффективности фотосинтетических процессов (Fv/Fm) (б) в выборках (1–5) березы повислой *Betula pendula* Roth. при разном уровне антропогенного воздействия (см. текст).

Для выявления значимых различий по величине использованного показателя в разных выборках использовали *t*-критерий Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1981).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка воздействия естественных неблагоприятных факторов на стабильность развития. Величина интегрального показателя стабильности развития составляет в выборках 1 и 2 0.055 ± 0.0047 и 0.035 ± 0.0029 соответственно. Обнаруженные нами различия статистически значимы ($p < 0.01$). Более высокий уровень флуктуирующей асимметрии в выборке берез, растущих под пологом леса (рис 1, а), свидетельствует о снижении стабильности развития в условиях сильного затенения, которое сопровождалось снижением эффективности процессов фотосинтеза (рис. 1, б). Величина использованного показателя Fv/Fm в выборке с затененных участков (1) составила 0.798 ± 0.0051 и была значимо ниже ($p < 0.001$), чем у деревьев, растущих на поляне в условиях максимального освещения (2) (0.867 ± 0.0027), что говорит о нарушении работы фотосинтетического аппарата у берез, выросших в условиях затенения. Используемые нами показатели стабильности развития и эффективности процессов фотосинтеза дали сходные результаты и позволяют оценить условия затенения для березы как стрессовые.

Оценка воздействия химического загрязнения на стабильность развития. Величина среднего относительного различия между сторонами на признак в выборках из г. Чапаевска составляет в точках 1–5 0.057 ± 0.0040 , 0.053 ± 0.0033 , 0.051 ± 0.0031 , 0.044 ± 0.0026 и 0.044 ± 0.0022 соответственно. Контрольные точки 4 и 5 статистически значимо отличаются от выборок из точек 1 ($p < 0.01$) и 2 ($p < 0.05$) (рис. 2,а).

По величине использованного показателя сравниваемые выборки можно разделить на три группы. В нашем случае максимальный уровень нарушений стабильности развития наблюдается в наиболее загрязненной точке, подвергающейся одновременному воздействию двух химических предприятий и общего антропогенного пресса города (1), несколько меньше – в зонах воздействия каждого из предприятий (2, 3), а минимальный уровень – в контроле (4, 5).

Использованный показатель эффективности первичных фотосинтетических реакций подтверждает результаты, полученные при анализе стабильности развития. Величина отношения Fv/Fm повышается от точки 1 (центр города) к точке 5 (рассматриваемой в качестве условного контроля), (рис. 2,б) и равна в точках 1–5 0.808 ± 0.0057 , 0.835 ± 0.0067 , 0.835 ± 0.0055 , 0.855 ± 0.0032 и 0.865 ± 0.0035 соответственно. Точка 1 статистически значимо отличается от точек 2 и 3 ($p < 0.01$)

и от контрольных точек 4 и 5 ($p < 0.001$). Точки 2 и 3 также статистически значимо ($p < 0.01$) отличаются от контрольных точек (4 и 5). По величине показателя эффективности процессов фотосинтеза сравниваемые выборки можно также разделить на три группы. Наименьшее значение показателя наблюдалось в наиболее загрязненной точке 1, несколько выше оно в зонах воздействия каждого из предприятий. Выборки из точек 4 и 5 (условный контроль) имеют сходные высокие значения. Используемые нами морфологический и физиологический показатели оказались высоко скоррелированными ($r = -0.905$, $p < 0.01$). Уровень стабильности развития и эффективность процессов фотосинтеза снижаются в условиях химического загрязнения.

Оценка воздействия неионизирующего излучения на стабильность развития. Величина среднего относительного различия между сторонами на признак оказалась выше на опытном участке 1 (0.053 ± 0.0038), чем на контрольном 2 (0.042 ± 0.0034) (рис. 3,а). Наблюдаемые различия статистически значимы ($p < 0.05$). Полученные результаты свидетельствуют о нарушении стабильности развития под влиянием неионизирующего облучения.

Анализ кривых флуоресценции на контрольном и опытном, подвергшемся неионизирующему облучению, участках проводился дважды: 3 июля, через 2 ч после окончания последнего облучения (первая серия выборок) и 7 июля, через 4 сут после облучения (вторая серия выборок).

В первой серии выборок были обнаружены существенные различия между контрольным и опытными участками ($p < 0.01$). Величина использованного показателя оказалась выше в контроле (0.839 ± 0.0043), чем в опыте (0.821 ± 0.0041). Во второй серии различия между опытными и контрольными участками оказались статистически незначимы. Величина показателя Fv/Fm составила в контроле 0.834 ± 0.0035 , а в опыте 0.832 ± 0.0034 (рис. 3,б). Различия, полученные при измерении показателей кривых флуоресценции непосредственно после окончания облучения, свидетельствуют о снижении эффективности работы электронотранспортной цепи фотосистемы II под действием электромагнитных полей. Отсутствие значимых различий во втором измерении (через 4 сут после окончания облучения) говорит о возможном восстановлении поврежденных реакционных центров фотосистемы II и нормализации работы электронотранспортной цепи (эффективность работы не отличается от контроля). Таким образом, можно говорить об обратимом ингибировании фотосинтетических процессов под действием электромагнитного поля.

В целом полученные нами данные также говорят о параллельном снижении стабильности развития и

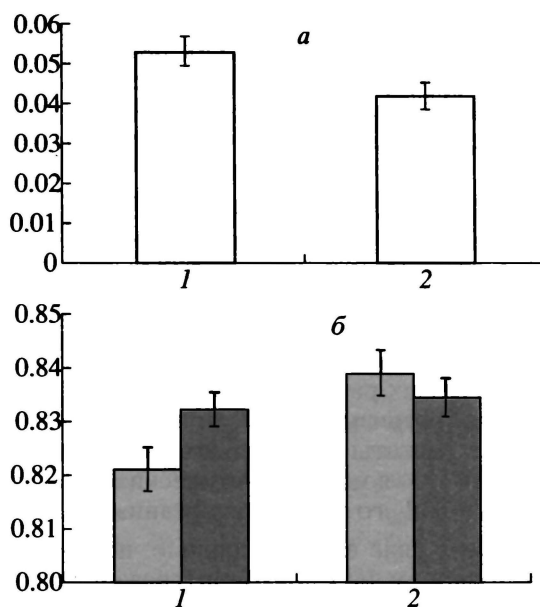


Рис. 3. Величина флуктуирующей асимметрии (среднее относительное различие между сторонами на признак) (а) и показателя эффективности фотосинтетических процессов (Fv/Fm) (б) в выборках березы повислой *Betula pendula* Roth. с участка, подвергнутого электромагнитному облучению (1) и с контрольного участка (2) через 2 (□) и 4 ч (■) после облучения.

эффективности работы фотосинтетического аппарата под действием неионизирующего излучения.

В результате популяционных исследований показателей стабильности развития у березы повислой было обнаружено, что наиболее высокий ее уровень характерен для популяций растений, не подверженных явному стрессирующему воздействию. Стабильность развития снижается при возрастании воздействия неблагоприятных факторов различной природы (сильного затенения, химического и радиационного загрязнения среды).

В связи с тем, что растения, принадлежащие к одной популяции, могут расти в существенно различающихся условиях среды, что обусловлено их прикрепленным образом жизни, популяция может быть гетерогенна по уровню стабильности развития (так, например, березы, растущие в тени, имеют пониженный уровень стабильности развития по сравнению с хорошо освещенными растениями). Сравнение результатов, полученных при анализе стабильности развития и фотосинтетической активности в природных популяциях березы повислой показало, что в целом использованные показатели дают сходную информацию о состоянии растений. Повышение уровня морфологических нарушений (возрастные величины флуктуирующей асимметрии) при неблагоприятных воздействиях различной приро-

ды сопровождается снижением эффективности первичных фотосинтетических реакций (снижением величины F_v/F_m). Оба показателя свидетельствуют об угнетении состояния организма при нарастании степени стрессирующего воздействия.

Выявленное параллельное изменение столь различных показателей, как асимметрия промеров листа и интенсивность процессов фотосинтеза, свидетельствует о том, что стабильность развития в действительности является общей характеристикой организма, изменения которой проявляются в отклонении самых различных параметров функционирования организма. В методическом плане полученные результаты свидетельствуют о возможности использования морфогенетических показателей для оценки общего состояния организма.

Однако в ряде случаев данные, полученные с использованием двух подходов (связанных с оценкой стабильности развития и фотосинтетической активности), могут не совпадать. Наблюдаемые несоответствия, во-первых, являются следствием различной природы используемых показателей. Показатель фотосинтетической активности в большей степени характеризует продуктивность растения, нежели общее состояние организма. В то же время однозначной связи между продуктивностью и стабильностью развития при специальном исследовании не было найдено. Сакаи и Шимамото (Sakai, Shimamoto, 1965) обнаружили у высокопродуктивных сортов табака средний уровень стабильности развития, а не высокий, как предполагали.

Во-вторых, показатель фотосинтетической активности (F_v/F_m) более динамичен, он отражает состояние фотосинтетического аппарата растения в данный момент времени и может достаточно быстро изменяться под действием внешних факторов (Карапетян, Бухов, 1986). Возможно также восстановление сниженной фотосинтетической активности после устранения нарушающего воздействия, как это наблюдалось нами при действии неионизирующего излучения. Морфологический показатель стабильности развития – величина флуктуирующей асимметрии – формируется в течение длительного времени и в меньшей степени зависит от случайных колебаний внешних факторов.

Таким образом, более детальное сравнение свидетельствует о преимуществе использования показателя стабильности развития для оценки состояния растений. Оценка уровня стабильности развития может быть рекомендована к использованию в качестве информативного показателя для мониторинга природных популяций растений, обитающих как в естественных, так и в антропогенных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л.* Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 1–61.
- Астауров Б.Л.* Генотипическая изменчивость гомодинамических частей в пределах организма // Генетика. 1930. Т. 2. С. 155–162.
- Биотест: Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка. М.: Биотест, 1993. 68 с.
- Веселовский В.А., Веселова Т.В.* Люминесценция растений, теоретические и практические аспекты. М.: Наука, 1990. 200 с.
- Евстигнеев О.И.* Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. 1991. № 8. С. 20–29.
- Евстигнеев О.И.* Дифференциация деревьев широколиственных лесов по отношению к свету // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 104–112.
- Захаров В.М.* Анализ стабильности индивидуального развития как метод определения оптимальных условий развития // Докл. АН СССР. 1982. Т. 267. № 1. С. 254–256.
- Захаров В.М.* Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 214 с.
- Карапетян Н.В., Бухов Н.Г.* Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений // Физиология растений. 1986. Т. 33. Вып. 5. С. 1013–1025.
- Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М.* Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
- Левенко Б.А., Маторин Д.Н., Венедиктов П.С.* Использование переменной флуоресценции для индикации физиологического состояния фитопланктона Белого моря // Биол. науки. 1990. № 5. С. 46–52.
- Малкина И.С.* Влияние освещенности местообитания на световые кривые фотосинтеза клена и березы // Лесоведение. 1977. № 3. С. 21–25.
- Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М.* Фотосинтез и дыхание подростка. М.: Наука, 1970. 184 с.
- Федоров Л.А.* Химическое оружие в России: история, экология, политика. М.: Центр эколог. политики России, 1994. 120 с.
- Цельникер Ю.Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Чистякова А.А., Евстигнеев О.И.* Популяционное поведение лиственных деревьев // Восточноевропейские широколиственные леса. Там же. 1994 С. 113–132.
- Lichtentaler H.K., Rinderle U.* The role of the chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants // CRC Crit. Rev. Analyt. Chem. 1988. Suppl. 1. P. 29–85.
- Mather K.* Genetical control of stability in development // Heredity. 1953. V. 7. P. 297–336.
- Sakai K.I., Shimamoto Y.* Developmental instability in leaves and flowers of *Nicotiana tabacum* // Genetics (US). 1965. V. 51. № 5. P. 801–813.
- Sokal R.R., Rohlf F.* Biometry. San Francisco: Freeman, 1981. 859 p.

Possible Application of the Indices of Developmental Stability and Photosynthetic Activity for Studying the States of Natural Plant Populations Using the Weeping Birch as an Example

E. K. Chistyakova and N. G. Kryazheva

*Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru*

Abstract—We have generalized the materials of population-phenogenetic studies of the weeping birch in different environmental conditions using developmental stability analysis and photosynthetic activity measurements.

Key words: plants, population, developmental stability, fluctuating asymmetry, photosynthetic reactions.

УДК 575.11:582.632.1(470.324)

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ ИЗ ТРИДЦАТИКИЛОМЕТРОВОЙ ЗОНЫ НОВОВОРОНЕЖСКОЙ АЭС

© 2001 г. А. К. Буторина, Е. В. Кормилицына

*Воронежский государственный университет
394693 Воронеж, Университетская площадь, д.1*

Поступила в редакцию 23.04.01 г.

Результаты исследований получены при изучении особенностей развития вегетативной и генеративной сфер у березы повислой из 30-километровой зоны Нововоронежской АЭС. Являясь наиболее чувствительными стадиями онтогенеза, митотические и мейотические процессы способны реагировать на влияние различных факторов, в том числе и на неблагоприятные воздействия окружающей среды. Исследования проводили с 1998 по 2000 гг. на территории г. Нововоронежа в условиях, представляющих потенциальный риск для нормального развития организмов (при возможном комплексном воздействии хронического ионизирующего облучения малыми дозами от Нововоронежской АЭС и повышенных концентраций некоторых химических веществ в качестве побочных продуктов ее работы) и на экологически чистой территории биостанции Воронежского госуниверситета Веневитиново. Были выявлены значительные отклонения от нормального протекания процессов митоза и мейоза у березы в опытном варианте, установлены специфические типы нарушений. В работе высказывается предположение о некоторых механизмах, которые могут играть важную роль в адаптации березы повислой к неблагоприятным условиям среды (в частности, выявлена миксплоидная природа изученных деревьев). Подобные исследования в районе одной из старейших АЭС в России до этого не проводились.

Ключевые слова: береза повислая, Нововоронежская АЭС, митоз, мейоз при микроспорогенезе, митотический индекс, ядрышковая активность, патологии митоза, миксплоидия, устьица.

В условиях потенциальной экологической угрозы со стороны атомных электростанций особое значение приобрел цитогенетический мониторинг, проведение которого позволяет с большой долей вероятности косвенно оценить состояние окружающей среды (Биотест..., 1993; Большаков и др., 1995; Межжерин, 1996; Бых, Малкина, 1996). Как правило, применение в качестве тест-объектов древесных растений дает хорошие результаты при диагностике техногенного загрязнения, так как они – удобный объект для биомониторинга и как многолетники подвергаются хроническому воздействию загрязнителей среды (Биотест..., 1993; Дмитриева, 1996). Причем воздействию неблагоприятных антропогенных факторов больше подвержены искусственные растительные популяции, так как естественные более стабильны.

Различные стадии онтогенеза растительных объектов обладают и различной чувствительностью к воздействию стрессирующих факторов. Наиболее чувствительными являются стадии прохождения мейоза и митоза в процессе дифференциации тканей. Изучение именно этих стадий онтогенеза представляет большой интерес, так

как позволяет по состоянию генеративной сферы деревьев и вегетативной сферы их потомства получить представление о состоянии окружающей среды и выявить некоторые механизмы адаптации растений на клеточном уровне в экстремальных условиях. Исходя из этих соображений мы исследовали характер протекания указанных процессов у березы из искусственных насаждений в условиях комплексного загрязнения среды радиоактивными и химическими веществами. Исследования проводили на территории г. Нововоронежа, находящегося в непосредственной близости от Нововоронежской АЭС (НВ АЭС) (4 км на восток), на протяжении 1998-2000 гг. Подобные исследования в районе одной из старейших в России атомных станций до этого не проводились.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На наш выбор территории г. Нововоронежа в качестве потенциально опасной в экологическом отношении повлияли следующие факторы. Во-первых, имеются сведения о радиоактивной загрязненности почв региона НВ АЭС радионуклидами ^{134}Cs и ^{137}Cs чернобыльского происхождения

ния, а также радионуклидами, присутствие которых определяется работой самой станции, – периодически встречающимися ^{57}Mn , ^{60}Co , ^{58}Co , ^{59}Fe (их активность незначительна) и постоянно присутствующими ^{40}K , ^{226}Ra , ^{232}Th (Эрнестова и др., 1993; Егоров и др., 1994; Безопасность..., 1994; Негрбов, 2000). Мы допускаем возможность, что за 37 лет работы НВ АЭС мог возникнуть кумулятивный эффект хронического облучения малыми дозами ионизирующей радиации.

Во-вторых, территория Нововоронежа в значительной мере загрязнена и химическими веществами: загрязненность атмосферы пылью значительна и превышает 64 единицы суммарного показателя загрязнения (СПз), основной вклад в загрязнение атмосферы вносят соединения цинка, олова, свинца и фосфора (92% от СПз); в некоторых районах города повышен уровень содержания оксидов азота. Общий уровень загрязнения почвенного покрова соответствует среднему (14.8 ед. СПз), а участки с аномально высокими значениями (свыше 32 ед. СПз) тяготеют к западной части города, примыкающей к пруду-охладителю НВ АЭС (именно в этой части Нововоронежа нами была заложена опытная площадка для исследований). Основными металлами-загрязнителями являются стронций, свинец, цинк, хром, литий (Козлов, 1993). Это позволяет говорить о комплексном загрязнении исследуемой территории радиоактивными и химическими веществами.

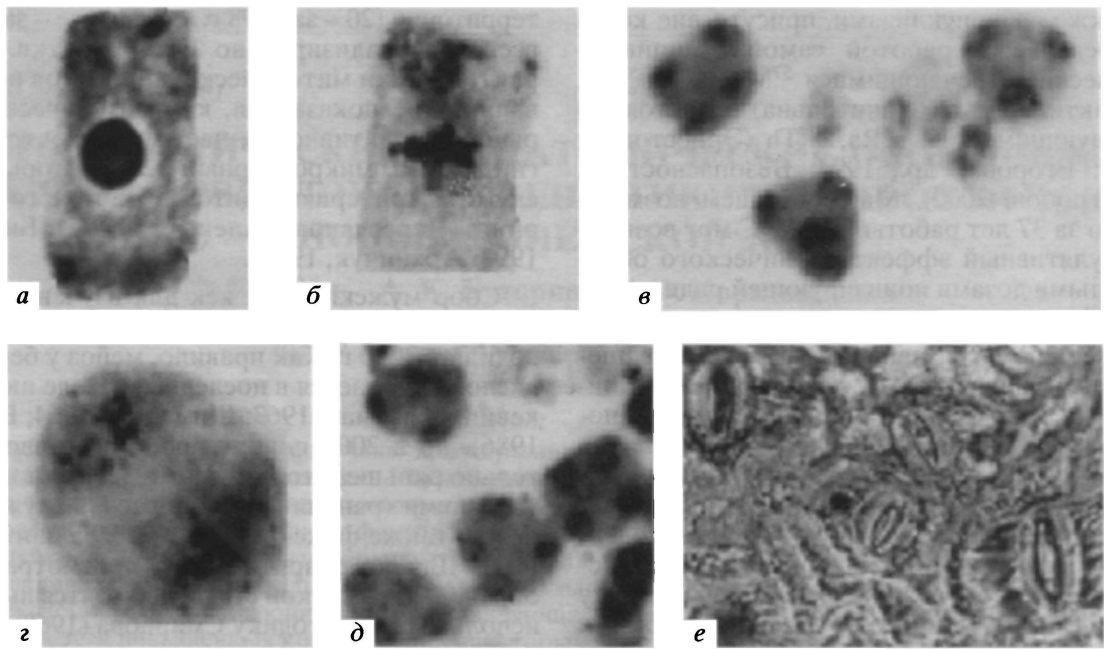
В качестве контрольной была выбрана экологически чистая территория биостанции Веневиново, где произрастают естественные популяции березы повислой. Заложена на территории Нововоронежа опытная площадка находится вдали от проезжей части, что практически исключает возможность частичного объяснения полученных результатов влиянием выхлопных газов автотранспорта. Для исследований были отобраны хорошо развитые деревья с нормальным фенотипом, по пять в опытном и контрольном вариантах. Сбор семян березы повислой для изучения процессов митоза проводили в конце августа–середине сентября в течение двух лет (1998 и 1999 гг.) с одного яруса деревьев. Свежесобранные семена проращивали в чашках Петри при комнатной температуре с добавлением небольшого количества перманганата калия. Материал фиксировали в ацетоалкоголе (3 части этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) в 9 ч утра (пик митотической активности). Корешки березы окрашивали в растворе ацетогематоксилина в течение 35–40 мин. Из проростков было изготовлено и просмотрено 40 временных давленных микропрепаратов (20 – из проростков семян 1998 г. сбора, остальные – 1999 г.); всего проанализировано 19033 клетки. Так же было изготовлено и проанализировано 40 микропрепаратов из проростков семян, собранных на экологически чистой

территории (20 – за 1998 г., остальные – за 1999 г.); всего проанализировано 17 532 клетки. Для характеристики митотических процессов использовали такие показатели, как митотическая и ядрышковая активность, частота и спектр патологий митоза, микроядерный тест, которые могли служить критериями цитогенетического мониторинга (Черепанова, Алексахин, 1971; Биотест..., 1993; Архипчук, 1995).

Сбор мужских сережек для изучения процессов мейоза при микроспорогенезе у березы проводили в 2000 г. Как правило, мейоз у березы повислой начинается в последней декаде июля (Юркевич, Гельтман, 1963; Шиманюк, 1964; Ермаков, 1986), но в 2000 г. этот процесс начался значительно раньше, что можно объяснить погодными условиями (ранняя и теплая весна). Мужские сережки также фиксировали в ацетоалкоголе в 9 ч утра. Для предварительного просмотра, чтобы определить, на какой стадии находятся пыльники, использовали методику Смирнова (1968). В окончательном варианте сережки окрашивали раствором ацетогематоксилина в течение 10–12 ч. Всего было изготовлено и просмотрено 85 микропрепаратов, из них 41 – по опытному варианту (проанализировано 9613 клеток) и 44 – по контрольному (проанализировано 7403 клетки). Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием пакета статистических программ “STADIA”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Цитогенетический анализ проростков семян березы повислой (1998 г. сбора) показал, а статистическая обработка подтвердила статистическую значимость отклонений от нормального протекания митоза у проростков семян, собранных на территории Нововоронежа. Отмечено повышение митотической активности по сравнению с проростками из экологически чистой зоны ($p < 0.05$): митотический индекс составил 9.83 ± 0.59 и $8.60 \pm 0.22\%$ соответственно. Известно, что такой стимулирующий эффект может возникать под влиянием повреждающих факторов (в частности, его может вызвать ионизирующее облучение умеренными дозами) (Ли, 1963; Санаев, Лазаренко, 1989). Это явление может иметь адаптивное значение: по-видимому, в области мягкого излучения происходит максимум передачи энергии – наблюдается аддитивное действие поглощенной дозы и энергии γ -квантов, что проявляется в росте величины митотического индекса. На стимулирующее действие малых доз облучения указывают также данные о некотором снижении числа профаз (что можно рассматривать как ускоренный переход в следующую фазу клеточного цикла) и увеличение доли мета-, ана- и телофаз. Статистически достоверного повышения ядрышковой активности у про-



Цитогенетические и анатомические аномалии у березы повислой из г. Нововоронежа: *a* – микроядра в интерфазе митоза; *б* – остаточное ядрышко в метафазе митоза; *в* – триада ядер; *г* – выброс участков хроматина в микроспороците на стадии метафазы II; *д* – явление цитомиксиса на стадии тетрады ядер; *е* – замыкающие клетки устьиц разного размера.

ростков семян березы повислой из опытного варианта по сравнению с контрольным не установлено.

Выявлено значительное повышение частоты встречаемости патологий митоза у проростков семян березы, собранных на территории Нововоронежа, по сравнению с проростками с экологически чистой территории (ее среднее значение в 1998 г. составило $9.47 \pm 0.53\%$ в опытном варианте и $3.41 \pm 0.24\%$ в контроле (отличия подтверждаются на высоком уровне значимости ($p < 0.01$), в 1999 г. – 9.63 ± 0.69 и $3.02 \pm 0.14\%$ соответственно (разница достоверна, $p < 0.01$)). Среди наиболее часто встречающихся аномалий у проростков березы из Нововоронежа были отмечены микроядра (рисунок, *a*), отставания хромосом, мосты, фрагментация хроматина. Явление фрагментации может быть характерным ответом клеток на воздействие ионизирующего излучения; большинство возникающих фрагментов – ацентрические, поэтому они остаются неподвижными и отстают при движении хромосом во время метакинеза и при расхождении к полюсам. Хромосомные и хроматидные мосты являются следствием фрагментации хромосом. Отставание хромосом, как правило, отражает воздействие каких-либо патологических условий, в телофазе такие хромосомы либо оттесняются цитоплазматической перетяжкой в одно из дочерних ядер, либо образуют добавочное ядро (Алов, 1972). Частота встречаемости микроядер для собранных в 1998 г. семян составила $0.24 \pm 0.18\%$ в опыте и $2 \times 10^{-3} \pm 10^{-3}\%$ в контроле (отличия достоверны на высоком уровне значимос-

ти, $p < 0.01$), в 1999 г. – $1.26 \pm 0.21\%$ и $4 \times 10^{-3} \pm 10^{-3}\%$ соответственно (различия статистически достоверны, $p < 0.01$). Доказано, что присутствие в клетках микроядер может свидетельствовать о хроническом мутагенном воздействии (Ильинских и др., 1988; Арутюнян, 1990; Нерсисян, 1996). Так как микроядерный тест сравнительно быстр и прост в проведении, он является удобным предварительным методом оценки цитогенетических нарушений. Целесообразно, однако, использовать данный тест совместно с другими показателями (митотическим индексом, ядрышковой активностью, частотой и спектром патологий митоза) для оценки возможных мутагенных эффектов, так как микроядерный тест не позволяет точно установить тип хромосомных aberrаций (Алов, 1972; Биотест..., 1993).

Что касается спектра митотических аномалий, у проростков семян березы с экологически чистой территории в основном имели место отставания хромосом, иногда – мосты, т.е. проявлений специфических хромосомных aberrаций, характерных для стрессовых условий, не наблюдалось. Необходимо также отметить высокий процент клеток с так называемыми остаточными ядрышками на стадии метафазы–телофазы митоза (рисунок, *б*) у проростков семян березы из опытных вариантов (в 1998 г. в опыте – $7.56 \pm 0.49\%$ и $10^{-3} \pm 10^{-3}\%$ в контроле, $p < 0.01$, и в 1999 г. – $13.43 \pm 1.08\%$ в опыте, в контрольном варианте клетки с остаточными ядрышками не встречались, $p < 0.001$). Это можно рассматривать как специфический пуффинг хромосом, отражающий

состояние транскрипционной активности их отдельных участков при нарушении взаимодействия ДНК–белок в районах ядрышковых организаторов под влиянием ионизирующего облучения (Butorina et al., 1997).

Также были отмечены частые случаи вакуолизации цитоплазмы клеток в опытном варианте: в 1998 г. частота встречаемости вакуолизованных клеток в опыте составила 8.03 ± 0.15 , в 1999 г. – $5.79 \pm 0.44\%$, в контрольном варианте случаев вакуолизации цитоплазмы клеток не выявлено.

Таким образом, анализ протекания митотических процессов у проростков семян березы повислой, собранных на территории Нововоронежа, показал значительные изменения гомеостатических процессов в растительных организмах, т. е. можно с уверенностью говорить о присутствии стрессирующих агентов в окружающей среде. Полученные нами результаты коррелируют с данными (Козлов, 1993) о приуроченности повышенного уровня детской заболеваемости именно к той части Нововоронежа, которая была выбрана нами для исследования (примыкающая к пруду-охладителю).

Чтобы получить более полное представление о механизмах адаптации растительных организмов к воздействию неблагоприятных факторов, изучали особенности развития мужской генеративной сферы у исследованных деревьев березы повислой. Являясь довольно “чувствительной”, стадия микроспорогенеза способна реагировать на влияние неблагоприятных воздействий со стороны окружающей среды. Процесс мейоза у деревьев березы повислой из Нововоронежа проходил довольно нерегулярно. Выявлены статистически достоверные различия по общему числу нарушений в мейозе между опытными и контрольными деревьями на высоком уровне значимости ($p < 0.01$). Число нарушений общего типа в опыте колеблется от 9.3 до 19.3% (среднее значение $13.62 \pm 1.67\%$), в то время как общее число нарушений такого типа у деревьев из контрольного варианта намного меньше (1.6–3.2% при среднем уровне $2.42 \pm 0.29\%$). В профазе I у опытных деревьев березы наблюдалось присутствие в клетках значительного количества уни- и поливалентов, хотя их подсчет затруднялся малыми размерами хромосом. Максимальное число нарушений общего типа в профазе I составило 36.3 (дерево 4), минимальное – 2.4% (дерево 3). У деревьев березы с экологически чистой территории случаев образования уни- и поливалентных ассоциаций практически не отмечено. Отклонения в профазе первого деления мейоза у березы из опытного варианта влекли за собой нарушения в метафазе I: в то время как биваленты правильно распределялись на экваторе веретена деления, уни- и поливаленты нарушали этот процесс; в метафазе I часто можно было видеть разброс унивалентов по ахро-

матинному веретену деления. Другими типичными отклонениями на этой стадии деления в опыте были выбросы и забегания. Общее число нарушений такого типа в опытном варианте довольно высоко (от 8.6 у дерева 3 до 32.8% у дерева 1 при среднем значении этого показателя: 20.68 ± 0.37 – в опыте и $6.36 \pm 0.19\%$ в контроле, $p < 0.01$).

Другие типы отклонений от нормального протекания мейоза у деревьев березы повислой из опытного варианта – это простые и множественные мосты, отставания хромосом, в больших количествах встречающиеся на стадиях анафазы I и II; например, число нарушений этого типа у опытного дерева 1 на стадии анафазы I составило 25, а на стадии анафазы II – 40.9% при среднем значении уровня таких нарушений на стадии анафазы I: 19.62 ± 1.08 в опыте и $3.24 \pm 0.40\%$ – в контроле (отличия достоверны при $p < 0.01$), на стадии анафазы II – 19.50 ± 0.67 и $8.90 \pm 0.15\%$ соответственно ($p < 0.01$). Еще один характерный тип нарушений в мейозе у березы повислой из опытного варианта составили три- и полиады ядер в телофазе II мейоза (рисунок, в), что обусловило затем образование спорад с аномальным числом микроспор (триады спор, полиады), в некоторых спорадах было отмечено присутствие микроядер. У дерева 4 из опытного варианта наблюдалась наибольшая степень мутабельности на стадии телофазы II, где отклонения составили 9.3% (триады ядер, дополнительные ядра), и на стадии спорогенеза – 12.8% (полиады, триады, диады спор; монады или тетрады с микроядрами). Отличия на стадии тетрагенеза по уровню наблюдавшихся аномалий между опытными и контрольными деревьями статистически подтверждаются на высоком уровне значимости ($p < 0.01$), общее число отклонений на стадии телофазы II в опыте составило 5.02 ± 0.13 , а в контроле – $1.02 \pm 0.04\%$.

Кроме общих типов нарушений встречались и специфические отклонения от нормального прохождения мейоза. Одно из них – множественные выбросы участков хроматина в клетке (рисунок, г). Это явление мы наблюдали у деревьев березы из опытного варианта (причем, если на препарате встречались такие выбросы, то они были практически во всех микроспороцитах). Это может быть следствием работы неких защитных механизмов клетки при воздействии стрессовых условий, и таким образом микроспороциты, выбрасывая эти участки хромосом (возможно, сильно измененные под действием неблагоприятных факторов), “предохраняют” себя от каких-то более серьезных последствий (и даже гибели). По-видимому, наблюдавшееся нами явление – это диминуция хроматина, которая имеет адаптивное значение для березы повислой. Она может быть связана с активацией мигрирующих генетических элементов в неблагоприятных условиях, при которой может происходить “выключение” участков ге-

Варьирование размеров замыкающих клеток устьиц нижнего эпидермиса листьев у деревьев из опытного варианта

Номер дерева	Устьица, %			Коэффициент вариации C_v , %
	мелкие (11.25–24.15 мкм)	средние (24.15–37.05 мкм)	крупные (37.05–50.00 мкм)	
1	22	76	2	15.73
2	18	75	7	17.39
3	11	81	8	7.55
4	20	61	19	30.84
5	1	60	39	18.78

нетического аппарата и выброс этих участков в цитоплазму клеток.

Следующий специфический тип нарушений нормального прохождения мейоза у березы повислой, который мы наблюдали, – цитомиксис (рисунок, д). Многие авторы отмечают цитомиксис как тип нарушений, характерный для березы повислой (Woodworth, 1929; Brown, Al-Dawoody, 1977; Буторина, 1985). В наших опытах цитомиксис наблюдался в виде широких цитоплазматических каналов, по которым осуществлялся обмен цитоплазмой и ядерным веществом между микроспорами. Большого внимания заслуживает гипотеза Тарковской (Tarkowska, 1966), согласно которой цитомиксис является следствием больших перепадов механического давления между близлежащими клетками, создающихся в процессе развития пыльников, а также гипотеза Велана (Whelan, 1974) о синхронизации мейоза за счет образования межмейоцитных связей. Заслуживает внимания и другая гипотеза (George, Greethamm, 1983), согласно которой цитомиксис контролируется генами, создающими патологические условия в материнских клетках пыльцы. Функции таких генов, по-видимому, могут выполнять перемещающиеся генетические элементы, включая вирусы, обуславливающие непостоянство генома (Хесин, 1984). А наследственная изменчивость генома, основанная на перемещениях подвижных генетических элементов, как было отмечено выше, играет важную роль в процессе адаптации организмов. То есть, природа явления цитомиксиса может быть разной, но при этом не исключается определенная роль в обусловленности его перемещающихся генетических элементов.

Изучение прохождения мейоза у березы повислой из опытного варианта позволило нам выдвинуть предположение о миксоплоидной природе деревьев, растущих в Нововоронеже: довольно высокая частота встречаемости уни- и поливалентов по сравнению с контролем; присутствие микроспорозитов разных размеров на всех стадиях деления у обследованных опытных деревьев; высокая степень невыравненности пыльцы (диаметр пыльцевых зерен в опыте составил 55.75, а в контроле – 2.50 мкм). Для проверки этого предположения

исследовали величину замыкающих клеток устьиц нижнего эпидермиса их листьев. Результаты вычислений приведены в таблице.

Как следует из таблицы, величина замыкающих клеток устьиц у опытных деревьев значительно варьирует (рисунок, е). Размеры замыкающих клеток устьиц могут служить косвенным критерием миксоплоидной природы исследованных деревьев (Бурда, Щепотьев, 1973). Известно, что миксоплоидия – довольно частое явление у лиственных древесных растений, так как они являются более молодой в эволюционном плане группой и имеют нестабильный геном. Миксоплоидия может быть связана с адаптацией к неблагоприятным условиям среды: обладая достаточно стабильной генетической системой (за счет резерва полиплоидных клеток), миксоплоиды в то же время пластичнее, так как представлены и диплоидными клетками. По-видимому, оптимальное сочетание клеток разного уровня пloidности обеспечивает наиболее эффективную реализацию функции генов в конкретных условиях среды.

На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что влияние на популяцию березы повислой комплексного загрязнения среды в 30-километровой зоне НВ АЭС ведет не только к значительным отклонениям в развитии мужской генеративной сферы, но и к возникновению у деревьев ряда механизмов адаптации к неблагоприятным условиям. Несомненное адаптивное значение имеет более четко выраженная миксоплоидия у деревьев березы повислой из опытного варианта. Возможно, как механизмы адаптации можно рассматривать и некоторые другие цитогенетические явления (в частности, диминуцию хроматина): т. е. нестабильность генома у организмов в экстремальных условиях обеспечивает большие возможности для отбора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алов И.А. Цитофизиология и патология митоза. М.: Медицина, 1972. 264 с.
 Арутюнян Р.М. Анализ микроядер в слизистой ротовой полости для оценки цитогенетического эффекта загрязнителей среды // Цитология и генетика. 1990. № 2. С. 57–60.
 Архипчук В.В. Использование ядрышковых характеристик в биотестировании // Там же. 1995. № 3. С. 6–12.

Безопасность атомных станций. Воронеж: ВНИИАЭС, 1994. 257 с.

Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка. М.: Биотест, 1993. 67 с.

Большаков В.Н., Вигоров Ю.Л., Кривоуцкий Д.А. и др. Экология на пороге XXI века // Экология. 1995. № 4. С. 317–319.

*Бурда Р.И., Щепотьев Ф.Л. Спонтанная полиплоидия у проростков многозародышевых желудей дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.) // Цитология и генетика. 1973. Т. 7. № 2. С. 140–143.*

Буторина А.К. Цитогенетика хозяйственно-ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21. № 7. С. 1192–1198.

Бых Ю.А., Малкина И.Г. Об оценке состояния окружающей среды // Экология. 1996. № 5. С. 323–330.

Дмитриева С.А. Изучение адаптации природных популяций растений к хроническому облучению, вызванному аварией на ЧАЭС // Цитология и генетика. 1996. № 4. С. 3–6.

Егоров Ю.А., Наумов А.Е., Чионов В.Г. Моделирование процессов переноса и накопления радиоактивного загрязнителя в лесной экосистеме и оценка дозовых нагрузок на ее элементы // Экология регионов атомных станций. М.: ГНИПКИИ “Атомэнергoproject”, 1994. Вып. 4. С. 240–258.

Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Ильинских Н.Н., Ильинских И.Н., Некрасов В.Н. Использование микроядерного теста в скрининге и мониторинге мутагенов // Цитология и генетика. 1988. Т. 22. № 1. С. 67–72.

Козлов Р.Б. Проблемы загрязнения окружающей среды // Оценка экологического состояния среды обитания г. Нововоронежа. Воронеж; Нововоронеж: Отдел радиац. безопасности, 1993. 36 с.

Ли Д.Е. Действие радиации на живые клетки. М.: Наука, 1963. 288 с.

Межжерин В.А. Специфика экологического мониторинга // Экология. 1996. № 2. С. 83–89.

Негробов О.П. Обоснование экологической безопасности проекта НВ АЭС-2 // Атомэнергoproject. Сб. трудов. М.: ГНИПКИИ “Атомэнергoproject”, 2000. Вып. 1. 146 с.

Нерсисян А.К. Микроядерный тест в экзофолиативных клетках человека как метод изучения действия мутагенов // Цитология и генетика. 1996. № 5. С. 91–93.

Санаев Н.Ф., Лазаренко Е.М. Изменение митотической активности корневой меристемы гороха при гамма-облучении // Радиобиология. 1989. Т. 29. Вып. 2. С. 168–170.

Смирнов Ю.А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. № 12. С. 1601–1603.

Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.

Черепанова Л.В., Алексахин Р.М. О цитогенетической адаптации растений при хроническом воздействии ионизирующей радиации // Генетика. 1971. Т. 7. № 4. С. 30–37.

Шиманюк А.П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М.: Наука, 1964. 256 с.

Эрнестова Л.С., Семенова И.В., Власова Г.В. и др. Экологическое состояние р. Дон в районе размещения Нововоронежской АЭС // Тр. НЭМ. 1993. Вып. 22 (158). С. 108–125.

Юркевич И.Д., Гельтман В.С. Сезонное развитие березы бородавчатой и березы пушистой в лесах БССР. (Географ. сб.) М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 16. 638 с.

*Brown I.R., Al-Dawoody D.M. Cytotype diversity in a population of *Betula alba* L. // New Phytol. 1977. V. 79. P. 441–442.*

Butorina A.K., Kosichenko N.E., Isakov Y.N. et al. The effects of irradiation from the Chernobyl nuclear power plant accident on the cytogenetic behavior and anatomy of trees. University of Zagreb, 1997. P. 221–222.

*George K., Greethamm S. Cytomixis and meiotic abnormalities in *Jasminum* spp. // Curr. Sci. 1983. V. 12. P. 23–25.*

Tarkowska J. Experimental analysis of the mechanism of cytomixis // Acta. Soc. Bot. Polon. 1966. V. 35. P. 25–40.

Whelan E.D.P. Discontinuities in the callose wall, intermeiocyte connections, and cytomixis in Angiosperm meiocytes // Canad. J. Bot. 1974. V. 52. P. 1919–1921.

*Woodworth R.H. Cytological studies in the Betulaceae. I. *Betula* // Bot. Gaz. 1929. V. 87. P. 331–362.*

Cytogenetic and Anatomic Features of the Weeping Birch in the 30-km Zone Surrounding the Novovoronezh Nuclear Power Plant

A. K. Butorina and E. V. Kormilitsyna

Voronezh State University, Universitetsaya pl. 1, Voronezh, 394693 Russia

Abstract—We studied the development of the vegetative and generative spheres in the weeping birch from the 30-km zone surrounding the Novovoronezh nuclear power plant. Being the most sensitive ontogenetic stages, the mitotic and meiotic processes are capable of responding to the effects of various factors, including unfavorable environmental factors. Studies were carried out from 1998 to 2000 in Novovoronezh under conditions of potential hazard for normal development (a possible joint effect of chronic ionizing irradiation at low doses from the Novovoronezh nuclear power plant and elevated concentrations of some chemical substances as side products of the plant activity) and in the ecologically pure territory of the Biological Station Venevitinovo of the Voronezh State University. Significant deviations from the normal course of mitotic and meiotic processes have been recorded in the experimental variant and specific types of disturbances have been described. A suggestion has been put forward concerning some mechanisms underlying the weeping birch adaptation to unfavorable environmental conditions. Specifically, it was shown that the trees studied were of a mixoploid nature. No such studies have ever been carried out in the region of this nuclear power plant, one of the oldest in Russia.

Key words: weeping birch, Novovoronezh nuclear power plant, mitosis, meiosis during microsporogenesis, mitotic index, nucleolar activity, mitosis pathologies, mixoploidy, stomata.

УДК 574.24:575.17:597.6

ОЦЕНКА СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ГОМЕОСТАЗА В ПОПУЛЯЦИЯХ ЕВРОПЕЙСКИХ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (КОМПЛЕКС *RANA ESCULENTA*) В ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ¹

© 2001 г. А. Т. Чубинишвили

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
119991 Москва, ГСП-1, ул. Вавилова, д. 26

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

Произведена оценка состояния амфибий в популяциях, подверженных антропогенному воздействию различной природы. Исследовали влияние комплексного антропогенного воздействия, химического и радиационного загрязнения. Состояние особей в популяциях оценивали при помощи морфологического (оценка стабильности развития по уровню флуктуирующей асимметрии) и цитогенетического (микроядерный тест) методов. В популяциях, подверженных воздействию антропогенных факторов, обнаружены нарушения стабильности развития и цитогенетического гомеостаза, свидетельствующие об изменении состояния организма.

Ключевые слова: стабильность развития, цитогенетический гомеостаз, флуктуирующая асимметрия, микроядерный тест, химическое и радиационное загрязнение.

Стабильность развития – это способность организма к формированию генетически детерминированного фенотипа при минимальном уровне онтогенетических нарушений (Захаров, 1987). Она определяется генетическими факторами и факторами окружающей среды. В настоящее время в связи с возрастающим негативным влиянием антропогенных факторов на природные сообщества именно вопрос о влиянии среды на стабильность развития является наиболее актуальным.

Влияние химического загрязнения среды на уровень стабильности развития было показано экспериментально для ряда объектов (Clarke, Ridsdill-Smith, 1990; Clarke, 1992; Graham et al., 1993; Borisov et al., 1997; Hardersen, Wratten, 1998; Chowdhury, Bromage, 2000).

В настоящее время показатель стабильности развития достаточно широко применяется для оценки состояния природных популяций, подверженных антропогенному воздействию различной природы. Это и химическое загрязнение (Pankoski et al., 1992; Чубинишвили, 1998а,б; Kozlov, Niemela, 1999; Захаров и др., 2000а,б; Eeva et al., 2000) и влияние ионизирующего и неионизирующего излучения (Последствия..., 1996, Freeman et al., 1999; Захаров и др., 2000б).

Мерой стабильности развития может служить флуктуирующая асимметрия, которая представ-

ляет собой незначительные ненаправленные отклонения от строгой симметрии (Van Valen, 1962). Под влиянием даже слабого негативного воздействия со стороны окружающей среды пути развития организма несколько отклоняются от генетически детерминированной траектории, вследствие чего и возникает флуктуирующая асимметрия. Таким образом, оценка уровня флуктуирующей асимметрии позволяет судить о том, насколько благоприятна среда обитания для данного организма.

Другим показателем состояния организма является цитогенетический гомеостаз (Ильинских и др., 1992). Хромосомные, хроматидные перестройки, такие как асимметричные и неполные обмены при митозе, вызывают появление ацентрических фрагментов, которые часто после деления клетки остаются за пределами дочернего ядра в виде микроядер. Микроядра могут также содержать целые хромосомы. Это происходит, если под действием мутагена повреждается веретено деления. Микроядерный тест был предложен в качестве метода оценки уровня цитогенетических повреждений (Evans et al., 1959). Рядом экспериментальных работ была показана зависимость частоты клеток с микроядрами от концентрации мутагена и времени экспозиции (Hooffman, Raat, de, 1982; Jaylet et al., 1985; Van Hummelen et al., 1989; Scarpato et al., 1990а, Захидов и др. 1993). Была продемонстрирована возможность применения этого метода для биомониторинга (Scarpato et al., 1990б; Жулева, Дубинин, 1994).

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-15-97792).

В данной работе приведены результаты, полученные за несколько лет исследований, в ходе которых оценивали состояние амфибий из популяций, подверженных антропогенному воздействию различной природы – это комплексное антропогенное воздействие, химическое и радиационное загрязнение. Кроме популяций, подверженных хроническому воздействию, анализ проведен и для популяции, испытавшей разовое воздействие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследований являлись представители комплекса европейских зеленых лягушек (*Rana ridibunda*, *Rana esculenta*, *Rana lessonae*). Для оценки стабильности развития каждого из этих видов была использована одна и та же схема признаков. Ранее было показано, что, обитая в одинаковых условиях, все три вида зеленых лягушек, включая форму, имеющую гибридное происхождение, характеризуются сходным уровнем стабильности развития (Chubinshvili, 1997). Это дает нам право сравнивать между собой данные, полученные для исследуемых видов.

Оценка стабильности развития проводилась в различных регионах России, подверженных химическому и радиационному загрязнению. Материал был собран в Астраханской, Самарской, Брянской областях и в Чувашской республике.

Астраханская область. В Астраханской области исследовали выборки озерной лягушки *Rana ridibunda*. Обитающие здесь популяции подвержены комплексному антропогенному воздействию. Сбор материала производили в конце сентября 1993 г. в четырех точках: 1 – левый берег реки Волги, 160 км выше по течению от Астрахани; 2 – правый берег реки Волги, 40 км ниже по течению от Астрахани (берег реки – 2а и оросительный канал – 2б); 3 – левый берег реки Волги, 80 км ниже по течению от Астрахани.

Точку 1, расположенную выше по течению от основных источников загрязнения, рассматривали в качестве условного контроля. Точка 2 расположена в районе сброса сточных вод Астрахани и промышленных предприятий и была выбрана для оценки ситуации при сильной комплексной антропогенной нагрузке. Точка 3 выбрана для оценки ситуации на значительном удалении от основного источника загрязнения – города Астрахани, но расположена в районе интенсивной сельскохозяйственной деятельности.

Объем выборок для оценки стабильности развития составил: точка 1 – 26 особей, 2 – 27 особей, 2а – 23 особи, 3 – 16 особей; для цитогенетического анализа – в точках 1 и 2б по 10 особей, в точке 2а – 8 особей и в точке 3 – 4 особи.

Объем выборок для цитогенетического анализа составил: точки 1, 2а, 2б – по 10 особей, точка 3 – 4 особи.

Самарская область. В Чапаевском районе Самарской области изучали стабильность развития и цитогенетический гомеостаз озерной лягушки *Rana ridibunda*. В прошлом здесь производили химическое оружие. В настоящее время в этом районе располагается ряд химических предприятий. Сбор материала производили в мае–июне 1994 г. в трех точках: 1 – городская зона отдыха, озеро Ильмень; 2 – участок реки, примыкающий к заводу химических удобрений; 3 – место сброса сточных вод предприятия.

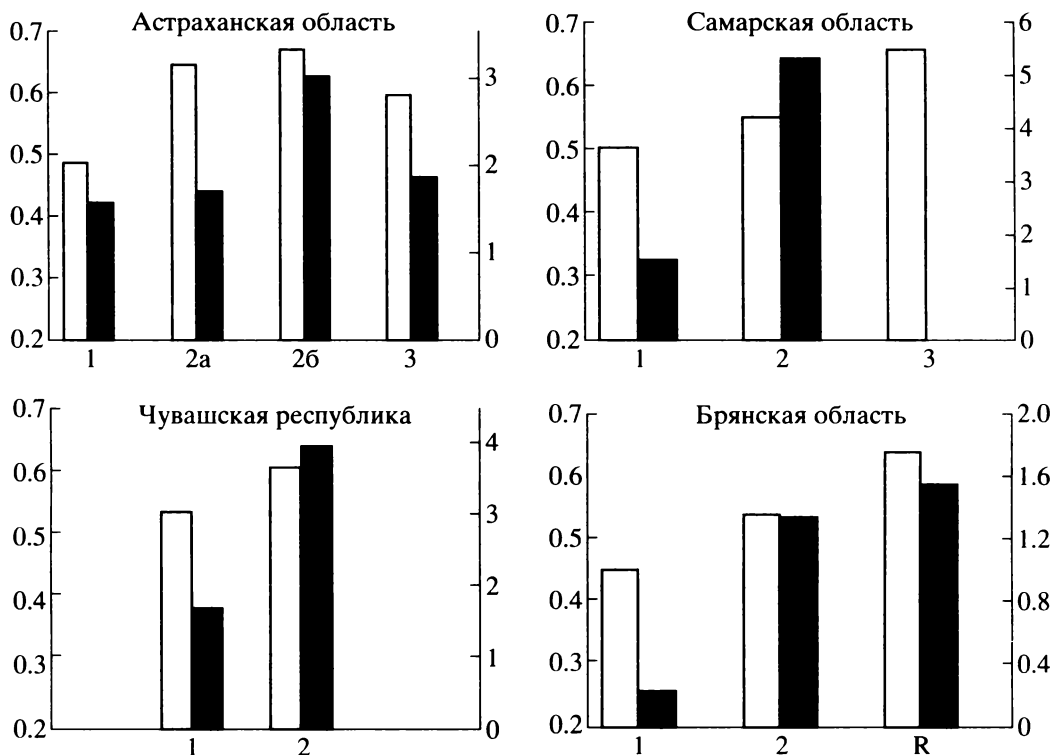
Точка 1 рассматривалась в качестве условно контрольной. Место сбора материала в этой точке, хотя и расположено в двух километрах от завода, но, благодаря господствующему направлению ветров, не подвергается интенсивному атмосферному загрязнению. Выборка из точки 2 была взята для оценки воздействия химического предприятия на амфибий в непосредственной близости от него, а из точки 3 – для оценки воздействия сбросных вод предприятия.

Для оценки стабильности развития объем выборок составил: точка 1 – 14 особей, точка 2 – 11 особей, точка 3 – 9 особей. Для цитогенетического анализа были исследованы выборки из точек 1 и 2. Объем выборок при этом составил 11 и 12 особей соответственно.

Чувашская республика. В Чувашской республике исследовали стабильность развития и цитогенетический гомеостаз озерной лягушки (*Rana ridibunda*). Вследствие железнодорожной аварии, произошедшей в 1996 г., территория, на которой проводили исследование, была загрязнена фенолом и нефтепродуктами. Таким образом, в данном случае исследовано состояние особей в популяции, подвергшейся разовому воздействию химического загрязнения. Сбор материала производили в сентябре 1997 г. Выборки были собраны в двух точках: 1 – замкнутый водоем в Шумерлинском лесхозе, 2 – ручей Мыслец, окраина разъезда Мыслец. Точку 1 рассматривали в качестве условного контроля, точка 2 расположена в месте железнодорожной аварии. Объем выборок для оценки стабильности развития составил: точка 1 – 20 особей, точка 2 – 7 особей. Объем выборок для оценки цитогенетического гомеостаза составил: точка 1 – 10 особей, точка 2 – 6 особей.

Брянская область. Объектом исследования в Брянской области служили популяции прудовой лягушки *Rana lessonae* и гибридного вида *Rana esculenta*. Сбор материала проводился в 1993 и 1994 гг. Выборки брали из мест с различным уровнем радиационного γ-фона.

В 1993 г. были взяты выборки из двух точек: точка 2 – Петратинка, мощность экспозиционной



Показатели стабильности развития – частота асимметричного проявления на признак (по вертикали слева (□)) – и цитогенетического гомеостаза – частота эритроцитов с микроядрами, % (по вертикали справа (■)) – в популяциях европейских зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) из разных регионов России. 1 – условный контроль, взятый в исследуемом регионе из относительно чистых местообитаний, остальные точки – см. в тексте.

дозы излучения 0.021×10^{-4} – 0.100×10^{-4} мкА/кг, точка 3 – Сенное, 0.057×10^{-4} – 0.301×10^{-4} мкА/кг. Объем выборки для оценки стабильности развития составил: Петрятинка – 26 особей (*Rana lessonae*), Сенное – 33 особи (*Rana esculenta*).

В 1994 г. была взята выборка из окрестностей заповедника “Брянский лес” – экологически благополучного района Брянской области (точка 1). Эту выборку рассматривали в качестве контрольной. Объем выборки для морфогенетического анализа составил 16 особей (*Rana esculenta*).

Кроме морфогенетического был проведен и цитогенетический анализ. Объем выборок, использованных для проведения цитогенетического анализа, составил: “Брянский лес” – 9, Петрятинка – 6, Сенное – 9 особей.

Оценку стабильности развития проводили по величине флуктуирующей асимметрии, для большей точности рассматривали признаки трех групп – окраски, кожных покровов и остеологии (Захаров и др., 2000а). Всего было проанализировано 13 признаков. Ни по одному из них не было обнаружено направленной асимметрии, или антиасимметрии, что дает возможность утверждать, что мы имеем дело с флуктуирующей асимметрией. Проверка скоррелированности признаков по асимметрии не дала положительного результата,

что позволяет рассматривать каждый признак как независимую характеристику асимметрии. В качестве показателя уровня стабильности развития была использована средняя частота асимметричного проявления на признак, которая представляет собой число асимметричных признаков на особь, поделенное на число проанализированных признаков. Статистическую значимость различий между выборками оценивали при помощи *t*-критерия Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1981).

Для оценки цитогенетического гомеостаза был использован микроядерный тест. Микроядра учитывали в эритроцитах периферической крови, для этого делали мазки крови, которые фиксировали в течение 10–15 мин в метаноле, после чего окрашивали 10–12 мин при помощи красителя Гимзы. Учет микроядер производили под микроскопом при увеличении $\times 1000$. У каждой особи анализировали по 2000 эритроцитов. При сравнении частот клеток с микроядрами использовали *t*-критерий Стьюдента с ϕ -преобразованием Фишера (Sokal, Rohlf, 1981).

Определение видов производили при помощи электрофореза в полиакриламидном геле (Tunper, 1973; Межжерин, Песков, 1992) и проточной ДНК-цитометрии (Vinogradov, Chubinishvili, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка стабильности развития в популяциях из Астраханской области дала следующие результаты. Средняя частота асимметричного проявления на признак оказалась равна: точка 1 (условный контроль) – 0.49 ± 0.03 ; точка 2а – 0.65 ± 0.03 ; точка 2б – 0.67 ± 0.03 ; точка 3 – 0.60 ± 0.03 (рисунок). Значение показателя асимметрии, полученное для выборки из условно контрольной точки (точка 1), статистически значимо отличается от значений, полученных в других точках ($p < 0.01$). Есть также статистически значимые различия между точками 2б и 3 ($p < 0.05$).

Средняя частота эритроцитов с микроядрами составила: в условно контрольной точке (точка 1) – 1.15, в точке 2а – 1.68, в точке 2б – 3.00, в точке 3 – 1.87 ‰ (рисунок).

Статистически значимые различия ($p < 0.001$) были выявлены между точками 1 и 2б, а также 2а и 2б.

Как видно из полученных результатов, наименьшие нарушения были зафиксированы в выборке из условно контрольной точки (точка 1), наибольшие – в выборках, подверженных наиболее сильному воздействию антропогенных факторов (точки 2а и 2б). Уровень нарушений в точке 2б несколько выше, чем в точке 2а. Причиной этого, очевидно, является то, что на особей, обитающих в оросительных каналах, оказывает воздействие дополнительный фактор – химические удобрения. По мере удаления от источника загрязнения (точка 3) стабильность развития обитающих здесь особей, хотя и несколько повышается, все же остается на довольно низком уровне. Очевидно, в точке 3 происходит некоторое снижение уровня загрязнения реки благодаря самоочищению, однако антропогенное воздействие остается достаточно сильным, чему способствует интенсивная сельскохозяйственная деятельность, ведущаяся в исследованном регионе на всем протяжении русла реки.

В Чапаевском районе Самарской области интегральный показатель стабильности развития оказался равен в точке 1 (условный контроль) 0.50 ± 0.04 , в точке 2 (в непосредственной близости от предприятия) – 0.55 ± 0.04 , в точке 3 (место сброса сточных вод предприятия) – 0.66 ± 0.04 (рисунок). Сравнение полученных результатов выявило статистически значимые различия между точками 1 и 3 ($p < 0.05$).

При проведении микроядерного теста были получены следующие результаты: в точке 1 частота клеток с микроядрами составила 1.5, в точке 2 – 5.33 ‰ (рисунок).

Между полученными результатами есть статистически значимые различия ($p < 0.001$).

Среди обследованных выборок наиболее благополучным оказалось состояние особей из точки 1 (условный контроль). Если какое-либо негативное влияние антропогенные факторы и оказывают на эту популяцию (чего трудно полностью избежать в условиях города), то оно незначительно.

У особей из точки 2, расположенной вблизи предприятия, выявлен высокий уровень нарушений стабильности развития и цитогенетического гомеостаза. Очевидно, причиной этого является негативное влияние предприятия.

Крайне высокий уровень нарушений стабильности развития, зафиксированный у амфибий из точки 3 (место сброса сточных вод предприятия), говорит о значительных отклонениях в состоянии особей, обитающих в этом районе.

Для популяций лягушек из Чувашской республики были получены следующие результаты: средняя частота асимметричного проявления на признак в условно-контрольной точке 1 оказалась равна 0.54 ± 0.07 , в точке 2 (место аварии) – 0.61 ± 0.02 (рисунок).

При проведении цитогенетического анализа были получены следующие результаты: средняя частота эритроцитов с микроядрами в точке 1 оказалась равна 1.67, в точке 2 – 3.59 ‰ (рисунок). Между результатами, полученными в двух исследованных точках, есть статистически значимые различия ($p < 0.001$).

Таким образом, у особей, подверженных влиянию химического загрязнения (точка 2), обнаружено как снижение уровня стабильности развития, так и нарушение цитогенетического гомеостаза.

Для популяций из Брянской области были получены следующие результаты: у особей из контрольной точки (точка 1 – заповедник “Брянский лес”) интегральный показатель стабильности развития равнялся 0.45 ± 0.03 ; для выборки, взятой из мест с относительно невысоким уровнем радиационного загрязнения (точка 2 – Петрятинка), эта величина составила 0.54 ± 0.03 , а в точке 3 (Сенное) с более высоким уровнем радиационного загрязнения – 0.64 ± 0.03 (рисунок).

Сравнение полученных результатов выявило статистически значимые различия между всеми выборками ($p < 0.05$).

При проведении микроядерного теста были получены следующие результаты: частота эритроцитов с микроядрами в точке 1 (заповедник “Брянский лес”) – 0.22, в точке 2 (Петрятинка) – 1.33, в точке 3 (Сенное) – 1.55 ‰ (рисунок).

Есть статистически значимые различия между выборками “Брянский лес”–Петрятинка и “Брянский лес”–Сенное ($p < 0.001$).

Таким образом, в точке с наибольшим уровнем радиационного загрязнения выявлено наибо-

лее сильное нарушение стабильности развития и цитогенетического гомеостаза.

Из приведенных выше данных видно, что показатели стабильности развития и цитогенетического гомеостаза изменялись согласованно. Популяции, подвергавшиеся наиболее сильному влиянию неблагоприятных внешних факторов, характеризовались наиболее высокими уровнями как морфологических, так и цитогенетических нарушений. Наименьший уровень отклонений наблюдался на наиболее благополучных территориях.

Чтобы ориентировочно оценить степень отклонения состояния организма от нормы, удобно воспользоваться балльной системой оценки. На наш взгляд, достаточной информативностью обладает пятибалльная система, где первый балл соответствует условно нормальному, фоновому состоянию популяции, а пятый – критическому. Весь диапазон значений между этими пороговыми уровнями ранжируется в порядке возрастания значений. Полученные нами данные дают возможность для разработки такой системы. Показатель стабильности развития для обследованных нами выборок варьировал от 0.45 до 0.67. Этот диапазон значений мы разбили на пять условных групп, каждая из которых соответствует определенному баллу. Таким образом, предлагаемая нами балльная система оценки состояния популяций имеет следующий вид: значения показателя стабильности развития ниже 0.50 соответствуют первому баллу, от 0.50 до 0.55 – второму, от 0.55 до 0.60 – третьему, от 0.60 до 0.65 – четвертому, выше 0.65 – пятому баллу.

Нам представляется, что предложенная балльная система адекватно отражает реальную ситуацию. Так, в наиболее загрязненных районах (точка 2 в Астраханской области, точка 3 в Самарской области) состояние популяций характеризуется пятым баллом, что соответствует критическому состоянию. Состояние популяции, обитающей в месте наиболее сильного радиационного загрязнения (Сенное) в Брянской области, характеризуется четвертым баллом, что соответствует высокому уровню нарушений стабильности развития. Также четвертому баллу соответствуют данные, полученные в месте железнодорожной аварии в Чувашской республике. В условно контрольных точках в Брянской и Астраханской областях состояние популяций характеризуется первым баллом (условно нормальное состояние), а в Самарской области и Чувашской республике – вторым (низкий уровень нарушений).

Применение комплексного подхода, когда состояние организма оценивается не по одному, а по нескольким параметрам (в данном случае по показателям стабильности развития и цитогенетического гомеостаза), позволяет получать более объективную информацию. Следует отметить

особенности использованных подходов. Показатели цитогенетического гомеостаза являются отражением физиологической реакции организма на стрессирующий фактор и при его снятии могут вернуться к норме. В то же время исследуемые нами морфологические характеристики организма закладываются на ранних стадиях онтогенеза, сохраняются в течение всей жизни и являются неспецифической реакцией организма на стрессирующее воздействие. Именно морфологический подход представляется наиболее подходящим для использования в экологическом мониторинге.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жулева Л.Ю., Дубинин Н.П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика. 1994. Т. 30. № 7. С. 999–1004.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр эколог. политики России, 2000а. 68 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. Там же. 2000б. 320 с.
- Захидов С.Т., Хани Ахмед Хефни, Свечеревский Н.Н., Голиченков В.А. Чувствительность хромосом кроветворных клеток личинок *Xenopus laevis* к действию химического мутагена фотрина // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 1. С. 107–111.
- Ильинских Н.Н., Новицкий В.В., Ванчугова Н.Н., Ильинских И.Н. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1992. 272 с.
- Межжерин С.В., Песков В.Н. Биохимическая изменчивость и генетическая дифференциация популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pall. // Цитология и генетика. 1992. Т. 26. № 1. С. 43–48.
- Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова М.: Центр эколог. политики России; Биотест, 1996. 170 с.
- Чубинишвили А.Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги // Экология. 1998а. Т. 29. № 1. С. 71–74.
- Чубинишвили А.Т. Оценка состояния природных популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в районе Нижней Волги по гомеостазу развития: цитогенетический и морфогенетический подходы // Зоол. журн. 1998б. Т. 77. № 8. С. 942–946.
- Borisov V.I., Baranov A.S., Valetsky A.V., Zakharov V.M. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // Acta Theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 17–26.
- Chowdhury I.G., Bromage T.G. Effects of fetal exposure to nicotine on dental development of the laboratory rat // Anat. Rec. 2000. V. 258. № 4. P. 397–405.

- Chubinshvili A.T.* The status of natural populations of the *Rana esculenta* – complex in response to anthropogenic influences: A morphogenetic approach // *Adv. Amphibian Research in the Former Soviet Union*. 1997. V. 2. P. 117–124.
- Clarke G.M.* Fluctuating asymmetry: A technique for measuring developmental stress of genetic and environmental origin // *Acta Zool. Fennica*. 1992. № 191. P. 31–35.
- Clarke G.M., Ridsdill-Smith T.J.* The effect of Avermectin B1 on development in the bush fly, *Musca vetustissima*, as measured by fluctuating asymmetry // *Entomol. Exp. Appl.* 1990. V. 54. P. 265–269.
- Eeva T., Tanhuapnmaa S., Rabergh S. et al.* Biomarkers and Fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines // *Funct. Ecol.* 2000. V. 14. № 2. P. 235–243.
- Evans H.J., Neary G.J., Williamson F.S.* The relative biological efficiency of single doses of fast neutrons and g-rays on *Vicia faba* roots and the effects of oxygen. II. Chromosome damage: the production of micronuclei // *Int. J. Radiat. Biol.* 1959. V. 3. P. 216–229.
- Freeman D.C., Graham J.H., Tracy M. et al.* Developmental instability as a means of assessing stress in plants: A case study using electromagnetic fields and soybeans // *Int. J. Plant Sci.* 1999. V. 160. № 6. P. 157–166.
- Graham J.H., Roe K.L., West T.B.* Effects of lead and benzene on the developmental stability of *Drosophila melanogaster* // *Ecotoxicology*. 1993. № 2. P. 185–195.
- Hardersen S., Wratten S.D.* The effect of carbaryl exposure of the penultimate larval instars of *Xathocnemis zealandica* on emergence and fluctuating asymmetry // *Ibid.* 1998. V. 7 № 5. P. 297–304.
- Hooftman R.N., Raat W.K., de.* Induction of nuclear anomalies (micronuclei) in the peripheral blood erythrocytes of the eastern mudminnow *Umbra pygmaea* by ethyl methanesulphonate // *Mutation Research*. 1982. № 104. P. 147–152.
- Jaylet A., Deparis P., Ferrier V. et al.* A new micronucleus test using peripheral blood erythrocytes of the newt *Pleurodeles waltl* to detect mutagens in fresh-water pollution // *Ibid.* 1985. № 164. P. 245–257.
- Kozlov M.V., Niemela P.* Difference in needle length – A new and objective indicator of pollution impact on Scots pine // *Water, Air and Soil Pollution*. 1999. V. 116. № 1–2. P. 365–370.
- Pankakoski E., Koivisto I., Hyvarinen H.* Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew *Sorex araneus* // *Acta Zool. Fennica*. 1992. V. 191. P. 137–144.
- Scarpato R., Migliore L., Barale R.* The micronucleus assay in *Anodonta cygnea* for the detection of drinking water mutagenicity // *Mutation Research*. 1990a. № 245. P. 231–237.
- Scarpato R., Migliore L., Alfinito-Cognetti G., Barale R.* Induction of micronuclei in gill tissue of *Mytilus galloprovincialis* exposed to polluted marine waters // *Marine Pollution Bulletin*. 1990b. V. 21. № 2. P. 74–80.
- Sokal R.R., Rohlf J.F.* Biometry. San Francisco: Freeman, 1981. 859 p.
- Tunner H.* Das Albumin und andere Bluteiweisse bei *Rana ridibunda* Pallas, *Rana lessonae* Camerano, *Rana esculenta* Linne und deren Hybriden // *Zeitschr. Zool. System. Evolutionsforsch.* 1973. Bd. 11. № 3. S. 219–233.
- Van Hummelen P., Zoll C., Paulussen J. et al.* The micronucleus test in *Xenopus*: a new and simple “in vivo” technique for detection of mutagens in fresh water // *Mutagenesis*. 1989. V. 4. № 1. P. 12–16.
- Van Valen L.* A study of fluctuating symmetry // *Evolution*. 1962. V. 16. P. 125–142.
- Vinogradov A.E., Chubinshvili A.T.* Genome reduction in a hemiclinal frog *Rana esculenta* from radioactively contaminated areas // *Genetics*. 1999. V. 151. № 3. P. 123–125.

Evaluation of Developmental Stability and Cytogenetic Homeostasis in Populations of European Green Frogs (*Rana esculenta*-Complex) under Natural and Anthropogenic Conditions

A. T. Chubinshvili

Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru

Abstract—The status of amphibians in populations subjected to anthropogenic influence of various natures has been evaluated. We studied the effect of complex anthropogenic influences as well as chemical and radiation pollution. The status of the specimens in populations was evaluated by morphological (developmental stability as the level of fluctuating asymmetry) and cytogenetic (micronucleus test) methods. Disturbed developmental stability and cytogenetic homeostasis have been observed in populations affected by anthropogenic factors, which indicates the changed status of the organism.

Key words: developmental stability, cytogenetic homeostasis, fluctuating asymmetry, micronucleus test, chemical and radiation pollution.

УДК 598.2/9

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ

© 2001 г. П. Д. Венгеров

Воронежский биосферный государственный заповедник
394080 Воронеж, ст. Графская

Поступила в редакцию 23.04.01 г.

Изучали флуктуирующую асимметрию фолидоза пальцев и корреляцию экстерьерных признаков у 20 видов воробьинообразных. Показано, что уровень асимметрии признаков зависит от степени филопатрии и закономерно возрастает у видов, склонных к ежегодной смене мест гнездования. Предполагается, что выявленная изменчивость отражает степень межпопуляционного потока генов. В корреляциях признаков обнаружены возрастные, половые, а также биотопические различия, связанные с урбанизацией. Птицы старших возрастов отличаются более сильной корреляцией признаков, она же в большей мере свойственна самцам, чем самкам. В городских популяциях птиц происходит снижение корреляций признаков. Указанные различия интерпретируются с позиций действия стабилизирующего отбора во внутривидовых группировках.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, корреляции морфологических признаков, воробьиные птицы.

Популяционные особенности роста и развития особей птиц изучали мало, хотя на видовом уровне подобные исследования представлены широко, в том числе в отечественной литературе (см. например: Познанин, 1979). Другими онтогенетическими характеристиками, изучаемыми на популяционном уровне, служат флуктуирующая асимметрия билатеральных структур и корреляции морфологических признаков. Этим двум аспектам посвящена настоящая работа.

Необходимость изучения флуктуирующей асимметрии состоит в том, что она служит проявлением особой формы изменчивости – внутрииндивидуальной и является одним из главных показателей стабильности (гомеостаза) индивидуального развития. Кроме того, уровень асимметрии отражает степень генетической коадаптации, поскольку заметно возрастает при гибридизации на уровне генетически различающихся внутривидовых форм или близкородственных видов (Mather, 1953; Захаров, 1987; Биотест..., 1993).

Анализ внутрииндивидуальных различий билатеральных признаков оперения, выполненный различными исследователями, дал следующие результаты: выдвинута гипотеза о существовании отрицательной корреляции между уровнем асимметрии некоторых вторичных половых признаков самцов и их генетическим качеством у деревенской ласточки *Hirundo rustica* и зебровой амадины (Moller, 1990; Swaddle, Cuthill, 1994); обнаружена зависимость уровня асимметрии от качества местообитания, в условиях которого происходил

рост и развитие билатеральных структур у птенцов черного дрозда *Turdus merula* (Moller, 1995); показана одновременность осенней миграции у самок пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus*, различающихся величиной асимметрии (Rintamaki et al., 1995).

Это свидетельствует о перспективности исследования феномена флуктуирующей асимметрии у птиц в разных экологических аспектах. Ее изучение не может ограничиваться признаками оперения. Достаточно информативными в этом отношении могут быть особенности фолидоза ног. Число роговых щитков на отдельных элементах правой и левой ног нередко не совпадает, данная асимметрия соответствует типу флуктуирующей (Венгеров, Иванова, 1995).

Корреляция, имеющая статистический характер, в биометрии означает соотношение или взаимосвязь переменных величин. В биологии под корреляцией понимают взаимосвязь разных признаков в целостном организме. Выделяют два биологических уровня взаимозависимостей частей организма. Первый из них – онтогенетический, на котором взаимозависимости проявляют себя в процессе индивидуального формообразования; они получили название корреляций. Второй уровень – филогенетический, здесь взаимозависимости проявляются в процессе эволюционного преобразования частей организма; они получили название координаций (Шмальгаузен, 1982). Есть основания полагать, что выявляемые статистическим путем корреляции дефинитивных значений

экстерьерных признаков животных являются отражением онтогенетических корреляций, основывающихся на морфогенетических и эргонических взаимозависимостях развивающихся органов и частей тела.

Изучение корреляций четырех метрических признаков воробьинообразных (*Passeriformes*) показало их некоторую видовую специфику, связанную с летными качествами (Терентьев, 1970). При анализе 18 экстерьерных признаков у полевого воробья *Passer montanus* выявлены основные коррелирующие группы, отмечены половые различия в силе связи между частями летательного аппарата (Ростова, Четверикова, 1981; Четверикова, 1985).

В сопряженной изменчивости экстерьерных признаков сизого голубя *Columba livia* обнаружено высокое соответствие фенотипических корреляций генотипическим (Johnson S., Johnston R., 1990). Следовательно, интерпретация различий внутривидовых группировок по уровню и структуре корреляционных связей с позиций действия отбора вполне правомочна. Факты изменения корреляций морфологических признаков выявлены при сравнении дикой и охотничьей форм кряквы *Anas platyrhynchos* (Фокин и др., 1990), а также выживших и погибших в период миграций и зимовки самцов обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* (Björklund, 1992). Учитывая высокую наследуемость большинства метрических признаков, можно предполагать, что у птиц фенотипические корреляции отражают генетические.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в Воронежском биосферном заповеднике, расположенном на границе Воронежской и Липецкой административных областей, и частично в Воронеже.

Оценка флуктуирующей асимметрии меристических признаков фоллидоза ног произведена у 18 видов воробьиных, корреляции экстерьерных количественных признаков изучены у 20 видов этого же отряда. Средняя величина выборки составляла: для признаков фоллидоза – 49 особей, для экстерьерных признаков – 30 особей. Измерения и учет меристических признаков выполнены на живых птицах, которых после кольцевания выпускали.

У воробьиных птиц роговые щитки покрывают переднюю и заднюю части цевки и верхнюю сторону пальцев. Подвергнута анализу только изменчивость числа щитков на втором, третьем и четвертом пальцах, как наиболее легко и безошибочно учитываемых. Характер щиткования ног у изученных видов принципиально сходен, что позволяет проводить не только внутри-, но и межвидовые сравнения в пределах одного сообщества. Анализируемые выборки составлены из самцов и самок возраста *ad* (птицы от двух лет и более) и

sad (около года). Объединение половых групп вполне правомерно, поскольку по величине и характеру асимметрии они не различаются. В итоге получили общепопуляционные характеристики флуктуирующей асимметрии, которые суммируют в себе ее проявления у различных поколений; количественным критерием служило среднее число асимметричных признаков на особь (Последствия..., 1996). Он определяется путем суммирования числа асимметричных признаков по каждой особи с последующим делением на величину выборки (с учетом особей, у которых асимметрия отсутствует). В нашем примере при трех изучаемых признаках максимальная величина данного показателя не может превышать трех единиц.

Для изучения корреляций были выделены следующие метрические признаки: длина (1) и ширина крыла (2), длина предплечья (3), ширина, длина и высота клюва (4–6); длина: кия грудины (7), голени (8), цевки (9), третьего пальца (10), хвоста (11), второго и четвертого пальцев (12, 13). Способы измерения перечисленных признаков в общем соответствуют методикам, изложенным Виноградовой и др. (1976) и Чемякиным (1988). Все измерения выполнены с точностью до 0.1 мм.

Анализ структуры корреляций морфологических признаков осуществлен по методу корреляционных плеяд Терентьева (1959, 1960). Плеяды выявляли на корреляционном цилиндре способом подвижного уровня. На корреляционном кольце изображали все связи данного уровня сечения линиями различной толщины, что отражает их дифференцировку по силе. Помимо метода корреляционных плеяд изучение системы взаимосвязей признаков возможно с помощью факторного анализа. Наибольшее применение находит один из его вариантов – метод главных компонент. Факторные плеяды совпадают или сходны с корреляционными, но при слабой контрастности уровней взаимосвязей в системе они могут иметь самостоятельный интерес (Шмидт, 1985). Сделанный нами ранее параллельный анализ структуры корреляций морфологических признаков птиц названными двумя методами действительно показал большое сходство результатов (Венгеров, 1997). Поэтому в настоящей работе мы ограничились только методом корреляционных плеяд Терентьева.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Минимальное значение среднего числа асимметричных признаков на особь (СЧАП) составляет 0.18, максимальное – 0.75, среднее для всех 18 видов – 0.46 (таблица). Разделим рассматриваемые виды на три группы, соответствующие низким (0.18–0.39), средним (0.4–0.59) и высоким (0.6–0.75) значениям асимметрии. В первой группе находятся обыкновенный поползень *Sitta europaea*, певчий дрозд *Turdus philomelos*, зяблик *Fringilla*

Величина асимметрии признаков филодоза у различных видов воробьиных

Группа, вид	Число особей	Среднее число асимметричных признаков
I		
<i>Sitta europaea</i>	33	0.18 ± 0.08
<i>Turdus philomelos</i>	48	0.21 ± 0.08
<i>Fringilla coelebs</i>	122	0.29 ± 0.05
<i>Passer domesticus</i>	66	0.32 ± 0.07
<i>Parus major</i>	87	0.38 ± 0.06
<i>Emberiza citrinella</i>	21	0.38 ± 0.13
II		
<i>Sylvia atricapilla</i>	42	0.42 ± 0.09
<i>Turdus merula</i>	43	0.42 ± 0.08
<i>Carduelis carduelis</i>	27	0.44 ± 0.12
<i>Sylvia borin</i>	41	0.49 ± 0.11
<i>Chloris chloris</i>	32	0.5 ± 0.13
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	44	0.52 ± 0.12
<i>Lanius collurio</i>	52	0.54 ± 0.08
<i>Riparia riparia</i>	65	0.57 ± 0.09
<i>Phylloscopus collybita</i>	37	0.57 ± 0.10
III		
<i>Erithacus rubecula</i>	33	0.61 ± 0.12
<i>Ficedula hypoleuca</i>	59	0.64 ± 0.10
<i>Spinus spinus</i>	24	0.75 ± 0.15

gilla coelebs, домовый воробей *Passer domesticus*, большая синица *Parus major* и обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella*; в третьей – зарянка *Erithacus rubecula*, мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* и чиж *Spinus spinus*; оставшиеся девять видов формируют самую большую вторую группу. Между видами первой и третьей групп различия в большинстве случаев статистически значимы.

Как видно, в определенные группы попадают экологически и систематически разнородные виды, однако просматривается их сходство по одному важному свойству – степени филопатрии. Под последней понимается возвращение птиц в район рождения или прежнего гнездования после зимовки; районом рождения для мелких птиц считается территория радиусом до 5 км вокруг участка обитания (Соколов, 1991).

Два представителя группы с минимальными значениями асимметрии – обыкновенный поползень и домовый воробей – относятся к оседлым или частично кочующим птицам. Степень связи с районом рождения или гнездования у них наибольшая среди всех рассматриваемых видов. Близка к ним в этом отношении большая синица и в меньшей мере – обыкновенная овсянка. Зяблик

и певчий дрозд – перелетные виды, для первого из них свойствен один из самых высоких уровней филопатрии (Соколов, 1991). Данных по певчему дрозду для окончательных выводов недостаточно, но по крайней мере он не относится к видам со слабой филопатрией.

Напротив, у зарянки, относящейся к третьей группе, молодые птицы не возвращаются в район своего рождения, а взрослые ежегодно меняют места гнездования. Постоянная смена мест гнездования свойственна некоторым вьюрковым птицам, в том числе чижу, у которого асимметрия выражена в наибольшей степени. У мухоловки-пеструшки чаще регистрируют среднюю степень филопатрии.

Таким образом, имеющийся материал свидетельствует о существовании тенденции меньшей выраженности асимметрии у птиц с тесными территориальными связями. От степени филопатрии зависит такой важнейший популяционный показатель, как уровень обмена генами между пространственными группировками. Каждая популяция экологически и генетически адаптирована к местным условиям. Генетическая адаптация подразумевает образование сбалансированных коадаптированных генных комплексов, наилучшим образом обеспечивающих формирование оптимальных в данных условиях фенотипов. Обмен генами между популяциями имеет важное значение для поддержания целостности вида, а также для распространения полезных наследственных изменений, возникших в одной из популяций. Вместе с тем при скрещивании достаточно различных генотипов коадаптация генных комплексов в определенной мере нарушается. Одним из внешних проявлений нарушения является увеличение асимметрии билатеральных структур, регистрируемое у гибридов (Захаров, 1987).

Можно полагать, что наблюдаемое увеличение асимметрии у птиц со слабой филопатрией и известное повышение асимметрии у гибридов – явления однородные, различающиеся лишь по силе проявления. Обнаруженное повышение асимметрии невелико по абсолютному выражению, не затрагивает жизненно важных структур и тем самым вряд ли нарушает приспособленность особей. Видимо, именно это и обусловило проявление данной асимметрии, по другим же жестко канализированным в развитии характеристикам при таком близком сходстве скрещивающихся птиц она была бы невозможной.

Еще одной причиной межвидовых различий птиц по уровню асимметрии может быть неодинаковое положение видов в исследуемом сообществе относительно границ собственных ареалов. Популяции видов, расположенные у границ ареалов, находятся в менее благоприятных экологических условиях, что может приводить к увеличению асимметрии признаков. У трех из восемнадцати

рассматриваемых видов вблизи района исследования проходит южная граница ареала (обыкновенный поползень, мухоловка-пеструшка, чиж), но среди них есть виды с наиболее низким и наиболее высоким уровнем асимметрии. Уже это должно указывать на отсутствие в данном случае важной роли расположения популяций относительно ареала. К этому следует добавить, что обыкновенный поползень и мухоловка-пеструшка обычны на гнездовье и южнее Воронежского заповедника, а в последнем у них существуют многочисленные, устойчивые и продуктивные популяции. Что касается чижа, то как раз по территории заповедника проходит граница его распространения на юг в гнездовой период. Однако отловленные нами особи не принадлежат к местной популяции, поскольку отлов производился осенью, когда в заповеднике уже появились многочисленные птицы более северного происхождения.

Таким образом, описанные межвидовые различия птиц по уровню асимметрии числа роговых щитков на пальцах могут быть обусловлены неодинаковой степенью обмена генами между популяциями.

На внутривидовом уровне особый интерес представляет изучение уровня асимметрии у пространственных группировок, обитающих в различных условиях среды. Такие данные имеются по домовому воробью из Воронежского заповедника и Воронежа. Для сравнения использовали интегральный показатель – среднее число асимметричных признаков на особь. Его значение для заповедника составляет 0.32 ± 0.07 ($n = 66$), в городе же уровень асимметрии существенно выше – 0.62 ± 0.08 ($n = 76$), различия достоверны ($p < 0.01$). В результате можно заключить, что стабильность индивидуального развития домового воробья в условиях города ниже, чем в заповеднике.

Помимо флуктуирующей асимметрии внутрииндивидуальная изменчивость у птиц может быть изучена на примере внутрикладковой изменчивости яиц. Формирование морфологических, биохимических и других признаков яйца происходит только на основе генотипа самки, поэтому яйца одной кладки могут рассматриваться как гомологичные структуры организма. Соответственно изменчивость данных структур не отражает генетические различия индивидов, а служит проявлением одной из форм внутрииндивидуальной изменчивости (Венгеров, 1991).

Корреляции экстерьерных признаков рассмотрим на примере возрастных, половых и биотопических особенностей. Сравнение разновозрастных выборок зяблика (птиц данного года вылупления (*juv*) и птиц от двух лет и более (*ad*)) показало, что уровень корреляций признаков в

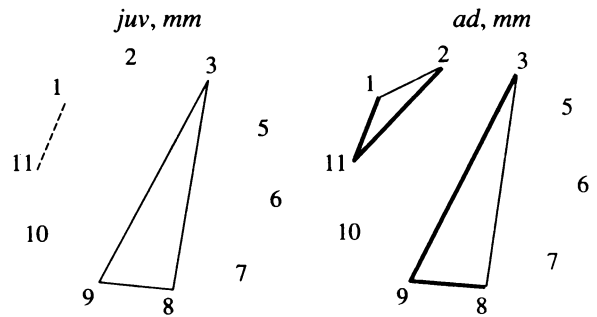


Рис. 1. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков у возрастных классов самцов зяблика. Здесь и на рис. 3: коэффициент корреляции $r \geq 0.5$ (---), ≥ 0.6 (—), ≥ 0.7 (—).

Здесь и на рис. 3, 4: 1–12 – метрические признаки (см. в тексте); *mm* – самцы, *ff* – самки.

плеядах у птиц старших возрастов повышается (рис. 1). Скорее всего, это является следствием элиминации особей с нарушенными пропорциями, на что указывает тот факт, что наибольшие отличия обнаруживаются во взаимосвязях наиболее функционально значимых признаков, а именно в плеяде летательного аппарата. Взрослые птицы уже прошли сквозь жесткий отбор в процессе миграций, внутривидовой конкуренции за территорию, пресс со стороны хищников.

Подтверждением этому служат следующие обстоятельства. При линьках имеют место изменения размеров перьев крыла и хвоста, в том числе и у птиц возраста *ad*. Например, у самцов зяблика, впервые осмотренных в этом возрасте, спустя один-два года при вторичном отлове и осмотре длина крыла оказалась иной. Для определения устойчивости корреляций важно выяснить, согласованы ли между собой изменения размеров частей летательного аппарата при линьках. Это возможно осуществить путем сопоставления пропорций признаков у одних и тех же особей в различные годы. Оказалось, что острота крыла (отношение ширины крыла к его длине) и относительная длина хвоста (отношение длины хвоста к длине крыла) проявляют сильную устойчивость (рис. 2), что косвенно подтверждает их жесткую генетическую обусловленность. Последнее предполагает неслучайность внутривидовой изменчивости по данным характеристикам. Структура этой изменчивости может преобразовываться в течение жизни поколений под действием отбора, о чем свидетельствуют различия по уровню корреляции между ювенильными и взрослыми особями.

В корреляциях морфологических признаков птиц также существуют различия, связанные с полом. Для самцов характерны более сильная корреляция признаков (рис. 3), что наблюдается почти у всех исследуемых видов, и нередко бóльшая их изменчивость. Данное явление можно рассматривать

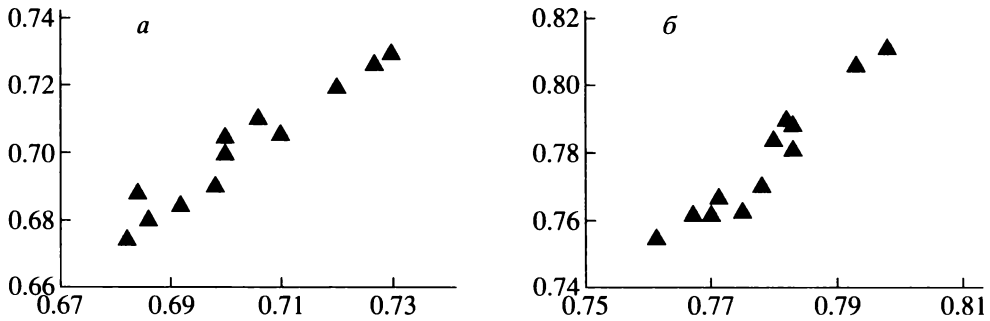


Рис. 2. Сходство индексов острокрылости (а) и длины хвоста (б) у 12 самцов зяблика в периоды между линьками. По оси ординат – первый осмотр, по оси абсцисс – второй; $r = 0.96, 0.98$; $p < 0.01, 0.001$.

как частный случай полового диморфизма, который проявляется у многих, но не у всех видов.

Исходную причину рассматриваемых различий, видимо, составляют экологические особенности половых групп. Известно, что самцы и самки у воробьиных птиц выполняют неодинаковые

функции в выведении и воспитании потомства, у них могут не совпадать сроки и пути кочевков и миграций. Эти и другие существенные экологические особенности полов неизбежно сказываются на действии стабилизирующего отбора – основного фактора, регулирующего величину изменчивости и корреляции признаков.

Отсюда следует, что различия между самцами и самками рассматриваемых видов воробьиных птиц по силе и структуре корреляций признаков обусловлены неодинаковой интенсивностью стабилизирующего отбора в половых группировках. У самцов стабилизирующий отбор сохраняет фенотипы в более широком размерном диапазоне, но только при условии их достаточно высокой морфологической интегрированности.

В анализируемых показателях существуют и биотопические различия, связанные с урбанизацией. В данном аспекте проведено сравнение выборок домового воробья из Воронежа и Воронежского заповедника. По величине изменчивости экстерьерных признаков существенных различий не обнаружено. Однако различия значительны по корреляциям признаков: у городских птиц они слабее и обладают иной плеядной организованностью (рис. 4). Дезинтеграция морфологических признаков у домовых воробьев указывает на ослабление давления стабилизирующего отбора на урбанизированной территории. Примерно в одном и том же диапазоне изменчивости в условиях заповедника отбором сохраняются только особи с достаточно высокой интегрированностью морфологических структур, в то время как в урбанизированной среде могут выживать особи с дисгармоничным фенотипом. Условия среды в городе по многим абиотическим и биотическим параметрам существенно отличаются от таковых за его пределами и во всей своей совокупности изменяют давление отбора.

В заключение хотелось бы отметить, что флуктуирующая асимметрия не проявляет специфической реакции по отношению к факторам внешней среды. Для выяснения причин изменения ее уровня

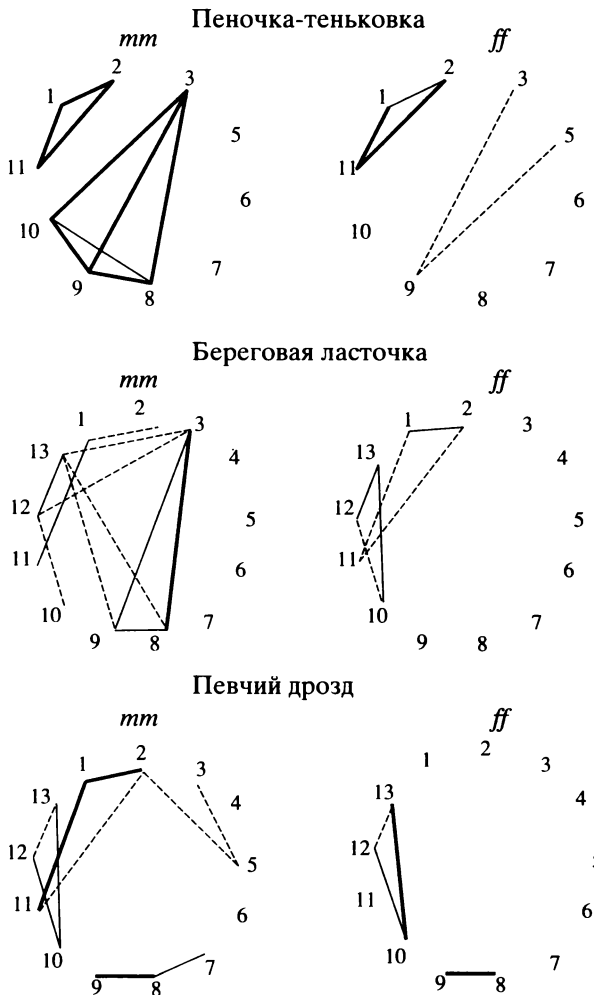


Рис. 3. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков у различных видов.

в природных популяциях птиц необходим разно-сторонний экологический анализ. При этом число разнонаправленных факторов, способных повлиять на асимметрию, по возможности должно быть сведено к минимуму. Межвидовые сравнения наиболее эффективны в пределах одного сообщества или на относительно ограниченном географическом пространстве. Лучше их проводить в рамках одной систематической группы, обладающей сходными морфологическими структурами.

Обмен особями (генный поток) между популяциями у различных видов птиц неодинаков, что доказано результатами кольцевания. Микроэволюционные процессы в “замкнутых” и “открытых” популяциях существенно различаются (Майр, 1968), поэтому важность оценки степени обмена генами очевидна. Возможности использования для этого прямых методов у птиц сильно ограничены, а косвенные оценки, основанные на кольцевании и повторных отловах, крайне трудоемки. В связи с этим уровень флуктуирующей асимметрии, как более доступный косвенный показатель генного потока, может оказаться достаточно перспективным для сравнения популяций разных видов.

Внутривидовой аспект исследования флуктуирующей асимметрии птиц в настоящее время сводится к выяснению двух основных отношений: уровня асимметрии – приспособленности особи и уровня асимметрии – качества среды для популяции. Затронутые в работе биотопические различия связаны с состоянием среды. Подобные исследования на других группах организмов в отличие от птиц распространены широко (Захаров и др., 2000). Показано, что при химическом, радиационном загрязнении, влиянии других неблагоприятных факторов уровень асимметрии возрастает. Этот показатель имеет значительную ценность для биомониторинга, охраны окружающей среды. Использование в качестве тест-объектов птиц представляется перспективным, ввиду их широкой распространенности, гомойотермности, возможности изучения прижизненными методами. Наиболее подходящие индикаторные виды – дуплогнездники, которых можно привлекать в определенные места путем развески искусственных гнездовий. Исследуются птенцы по мере развития у них анализируемых морфологических структур.

У воробьиных птиц в наибольшей степени коррелируют признаки, формирующиеся из сходных зачатков и связанные выполнением определенных функций (признаки летательного аппарата, элементы задней конечности). Это обстоятельство, а также известная высокая наследуемость количественных характеристик птиц позволяют полагать, что математические корреляции отражают онтогенетические.

Корреляции проявляют изменчивость на внутривидовом (внутрипопуляционном) уровне. Возраст-

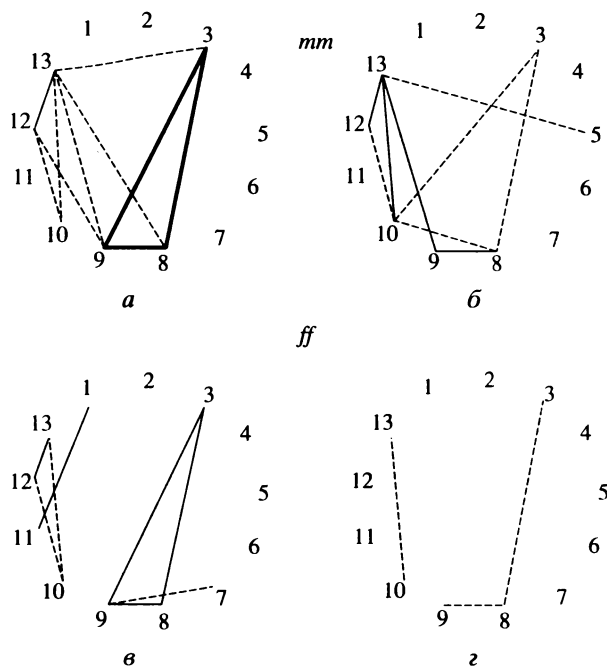


Рис. 4. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков домового воробья из Воронежского заповедника (а, в) и Воронежа (б, з); $r \geq 0.6$ (—), ≥ 0.7 (---), ≥ 0.8 (—).

ные, половые, биотопические различия образуются в результате действия стабилизирующего отбора. Старшие возрастные классы состоят из особей с пропорционально сформированными структурами, особи с нарушенными пропорциями элиминируются. Различия половых и биотопических групп обусловлены их экологической спецификой, разной напряженностью борьбы за существование.

Названные свойства позволяют использовать корреляционный анализ для изучения стабилизирующего отбора в популяциях птиц. Его преимущества состоят в большей чувствительности по сравнению с анализом изменчивости отдельных признаков. Дело в том, что гармонично сформированные фенотипы могут находиться в любой части распределения по какому-либо признаку, а не обязательно в модальной, что уже было продемонстрировано для мелких млекопитающих (Межжерин и др., 1991). Поэтому при отсутствии различий между сравниваемыми выборками в распределениях признаков они проявляются в корреляциях пар признаков или их групп. Предпочтение при анализе следует отдавать корреляционной функционально связанным признакам, непосредственно взаимодействующих с внешней средой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка. М.: Биотест, 1993. 68 с.

- Венгеров П.Д. Изменчивость яиц внутри кладки как одна из форм внутрииндивидуальной изменчивости у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 5. С. 3–8.
- Венгеров П.Д. Половые различия в изменчивости и корреляции экстерьерных морфологических признаков воробьиных птиц // Тр. Воронеж. биосфер. гос. заповедника. 1997. Вып. 23. С. 107–129.
- Венгеров П.Д., Иванова Е.В. Анализ асимметрии числа щитков на пальцах у мухоловки-пеструшки // Чтения памяти проф. В. В. Станчинского. Смоленск, 1995. С. 162–165.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука, 1976. 189 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-фенотипический подход). Там же. 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр эколог. политики России, 2000. 320 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наук. думка, 1991. 204 с.
- Познанин Л.П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц (общий рост и развитие пропорций тела в постэмбриогенезе). М.: Наука, 1979. 296 с.
- Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М.: Центр эколог. политики России; Биотест, 1996. 170 с.
- Ростова Н.С., Четверикова Т.Г. Изменчивость морфологических признаков // Полевой воробей *Passer montanus* L. (характеристика вида на пространстве ареала) / Под ред. Г. А. Носкова. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 40–69.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1991. Т. 230. 233 с.
- Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. Биология. 1959. № 9. С. 137–141.
- Терентьев П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. Вып. 1. С. 27–36.
- Терентьев П.В. Корреляция стандартных промеров птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 6. С. 129–134.
- Фокин С.Ю., Поляков И.В., Чернов В.В., Аксенов С.В. Летные качества и морфобиологические особенности трех форм кряквы как объекта дичеразведения // Тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1990. С. 16–30.
- Чемякин Р.Г. О возможности определения пола у некоторых видов воробьиных птиц (*Passeriformes*) с помощью прижизненных измерений // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 5. С. 766–775.
- Четверикова Т.Г. Индивидуальная и географическая корреляционная изменчивость некоторых экстерьерных признаков полевого воробья *Passer montanus* // Тр. Биол. НИИ ЛГУ. 1985. № 37. С. 61–75.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. М.: Наука, 1982. С. 12–228.
- Шмидт В.М. Развитие представлений о корреляциях и корреляционной структуре биологических объектов // Тр. Биол. НИИ ЛГУ. 1985. № 37. С. 5–18.
- Björklund M. Selection of bill size proportions in the common rosefinch (*Carpodacus erythrinus*) // Auk. 1992. V. 109. № 3. P. 637–642.
- Johnson S.G., Johnston R.F. Environmental variation and quantitative genetic parameters in the feral pigeon, *Columba livia* // Biol. J. Linn. Soc. 1990. V. 40. № 4. P. 321–332.
- Mather K. Genetical control of stability in development // Heredity. 1953. V. 7. Pt. 3. P. 297–336.
- Moller A.P. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality // Anim. Behav. 1990. V. 40. № 6. P. 1185–1187.
- Moller A.P. Developmental stability and ideal despotic distribution of blackbirds in a patchy environment // Oikos. 1995. V. 72. № 2. P. 228–234.
- Rintamaki P.T., Ojanen M., Pakkala H., Tynjala M. Fluctuating asymmetry and autumn migration in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* L. // Ornis fenn. 1995. V. 72. № 4. P. 165–173.
- Swaddle J.P., Cuthill I.C. Female zebra finches prefer males with symmetric chest plumage // Proc. Roy. Soc. London. B. 1994. V. 258. № 1353. P. 267–271.

Ontogenetic Approach to Studying Natural Avian Populations

P. D. Vengerov

Voronezh State Biosphere Reserve, st. Grafskaya, Voronezh, 394080 Russia

Abstract—The asymmetry of digit folioidosis and the correlation of exterior characteristics have been studied in 20 passerine species. The level of the characteristic asymmetry depends on the phylopatry level and regularly increases in the species disposed to annual change of the nesting site. We assume that the revealed variability reflects interpopulation flow of genes. Age-, sex-, and biotope-related changes associated with urbanization have been revealed in the correlation of characteristics. Older birds have more pronounced correlation of characteristics; it is also more specific for males than females. Correlation of characteristics is less pronounced in the urban avian populations. These differences are interpreted in terms of stabilizing selection within intraspecific groups.

Key words: fluctuating asymmetry, correlation of morphological characteristics, passerine birds.

УДК 575.175;575.224.23;504.054

ОЦЕНКА ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ГОМЕОСТАЗА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ¹

© 2001 г. С. Г. Дмитриев, В. М. Захаров

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
119991 Москва, ГСП-1, ул. Вавилова, д.26*

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

Оценка цитогенетического гомеостаза в природных популяциях в естественных условиях и при антропогенном воздействии проведена путем исследования частоты хромосомных aberrаций в соматических клетках для шести видов мелких млекопитающих. Обнаружено нарушение цитогенетического гомеостаза при стрессирующем воздействии повышенной плотности в ходе популяционных циклов, на экологической периферии ареала, при химическом и радиационном загрязнении среды. Показана связь нарушений цитогенетического гомеостаза с изменением других показателей гомеостаза (стабильность развития и иммунный статус организма), свидетельствующая о возможности использования цитогенетического подхода для оценки общего состояния организма в природных популяциях.

Ключевые слова: цитогенетический гомеостаз, хромосомные aberrации, природные популяции грызунов.

Применение цитогенетического подхода для исследования природных популяций млекопитающих было связано прежде всего с работами в области систематики, филогенетики и хромосомной эволюции (развитие различных концепций хромосомного видообразования). Данные по разным типам цитогенетических преобразований, их географической изменчивости в природных популяциях представляли значительный интерес при изучении микроэволюции. В последние годы в связи с бурным развитием молекулярных методов исследования генома число научных работ, которые используют метод кариотипирования и фиксацию хромосомных перестроек, снизилось.

В настоящее время использование цитогенетического подхода представляется важным для оценки возможных изменений состояния организмов в природных популяциях в пространстве и во времени, поскольку изменение экологической структуры популяции рассматривается в качестве важнейшего фактора микроэволюционного процесса (Шварц, 1980). При изучении полиморфизма природных популяций в различных частях ареала, и в особенности на экологической периферии, выявляются изменения в состоянии популяции, вызванные стрессирующим воздействием необычных условий среды. Популяции, находящиеся на экологической периферии, называют “природными лабораториями”, где “как бы проводятся генетические эксперимен-

ты” (Левонтин, 1978; Яблоков, 1987). Эти популяции – экологический авангард вида, в котором можно ожидать более резких изменений направления отбора и проявления эволюционных механизмов (Soule, 1973). Поскольку их изучение важно для понимания эволюционной судьбы всей системы видовых популяций (Яблоков, 1987), оценка цитогенетического гомеостаза, или цитогенетической стабильности (Ильинских и др., 1986; Broom, Johnson, 1993; Биотест..., 1993; Kronenberg, 1994; Holmberg et al., 1995; Захаров и др., 1996), представляет самостоятельный интерес для характеристики состояния этих популяций. Не менее важна цитогенетическая оценка возможных изменений состояния организма во времени, прежде всего, в ходе популяционных циклов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977; Шварц, 1980; Яблоков, 1987). Принципиально важными при исследовании динамики популяций млекопитающих были данные о том, что переуплотнение приводит к развитию отчетливо выраженной реакции стресса (Christian, 1955, 1956; Thiessen et al., 1971; Andrews et al., 1972; Шилов, 1977). Одной из первых работ по изучению влияния стресса на цитогенетическую стабильность организма было исследование Середенина и др. (1980). Авторы показали, что эмоциональный стресс у линейных мышей, вызванный переуплотнением, значительно увеличивает число аномальных клеток (от 1.3% в контроле до 4.8% – в опыте). В работе, выполненной на водяных полевках, взятых из природной популяции, где в качестве одной из моделей стресса использовали содержание животных при повышенной плотности,

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 00-15-97792).

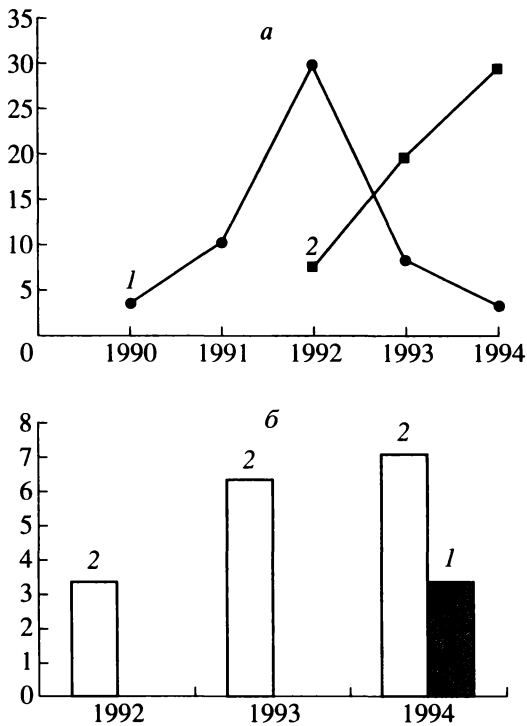


Рис. 1. Динамика численности – число особей на 100 л/сут (а) – и частота aberrантных клеток, % (б) материковых (1) и островных (2) популяций красной полевки (*C. rutilus*) в Центральной Сибири в разные годы.

было показано увеличение частоты клеток как со структурными нарушениями хромосом, так и с измененным числом хромосом (полиплоидией) (Скорова др., 1986). В ответ на стрессирующее воздействие возрастает частота кроссинговера и спонтанного мутирования (Беляев, Бородин, 1982), ингибируются системы репарации ДНК (Бородин, 1987), происходит индукция транспозиций мобильных генетических элементов (Васильева и др., 1997), что может приводить к ускорению эволюционных процессов (Имашева, 1999). В связи с этим оценка возможных изменений цитогенетического гомеостаза в ходе популяционных циклов представляет значительный интерес.

В практическом плане анализ цитогенетического гомеостаза представляется важным для проведения биомониторинга (Крысанов, Дмитриев, 1993; Zakharov, 1994; Захаров и др., 1996). Задачи, стоящие при организации мониторинга, включают оценку возможных изменений состояния природных популяций в естественных условиях (фоновый мониторинг) и выявление последствий разного рода антропогенных воздействий (включая химическое, радиационное и т.д.). Использование цитогенетического подхода при решении этих задач представляется перспективным как для характеристики генотоксичности среды, так и для оценки состояния организма.

Оценку цитогенетического гомеостаза проводили путем исследования частоты хромосомных

aberrаций в клетках костного мозга на стадии метафазы. Приготовление препаратов метафазных хромосом костного мозга проводили по стандартной методике, учет частоты хромосомных нарушений – с помощью микроскопа “Amplival” (Германия) при 1000-кратном увеличении. Было проанализировано не менее 25 метафазных клеток каждого животного. Для выявления межпопуляционных различий использовали однофакторный дисперсионный непараметрический анализ Краскэлла–Уэллеса, для парных сравнений частот aberrантных клеток – *t*-критерий Стьюдента с ϕ -преобразованием долей Фишера. Классификацию и учет хромосомных aberrаций проводили в соответствии с общепринятыми рекомендациями. В настоящей работе к “истинным” aberrациям отнесены структурные повреждения хромосом (делеции, дицентрики, кольца и инверсии) и количественные хромосомные нарушения (анеуплоидные клетки). Таким образом, aberrантными считали клетки, имеющие хотя бы одно структурное или количественное нарушение. В качестве анеуплоидных клеток учитывали только гиперплоидные, так как в процессе приготовления препаратов не исключались потери хромосом.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Мы проводили оценку частоты хромосомных aberrаций при разной популяционной плотности у островных и материковых популяций красных и рыжих полевок (*Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus*) в Центральной Сибири (Дмитриев и др., 1996; Dmitriev et al., 1997).

Для островных популяций обоих видов полевок негативное влияние повышенной плотности было установлено уже на второй год после заселения острова, что можно объяснить небольшими размерами этой изолированной территории. Однако у островной популяции красной полевки нарушение цитогенетического гомеостаза (до 7.1% aberrантных клеток в 1994 г.) отмечено при плотности, близкой к таковой на пике численности в циклической материковой популяции (рис. 1). Различия по частоте aberrантных клеток у красной полевки в годы высокой численности статистически значимо выше ($p < 0.05$), чем в период низкой численности. У рыжей полевки повышенная частота хромосомных нарушений (до 7.9%) наблюдается при относительно низкой численности. Возможным объяснением этого является высказанное ранее предположение о том, что стрессирующим фактором может быть возрастание численности не только особей своего, но и других видов (Zakharov et al., 1991). Повышенная частота aberrантных клеток в материковой популяции рыжей полевки (более 5%), численность которой всегда значительно ниже, чем у другого близкого вида – красной полевки (Шварц и др., 1987), мо-

жет быть связана с тем, что исследуемый район является периферией ареала для данного вида. Возможными причинами ухудшения физиологического состояния организма, которое и фиксируется по нарушению цитогенетического гомеостаза, могут быть как неблагоприятные абиотические факторы и ограниченность пригодных для обитания биотопов, так и конкурентные отношения с близким видом-доминантом – красной полевкой.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Ряд работ был посвящен изучению нарушения цитогенетического гомеостаза при разных видах антропогенного воздействия (Дмитриев, 1997а,б; Zakharov et al., 1997; Захаров и др., 2000).

Новгородская область. Для оценки последствий химического загрязнения был проведен анализ трех видов грызунов: малой мыши *Apodemus uralensis*, мыши-малютки *Micromys minutus* и рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* в районе химического предприятия в окрестностях г. Новгорода. Поскольку на данном предприятии для наземных экосистем основную опасность представляют атмосферные выбросы, сбор материала проводили в ряде точек, выбранных по трансекте, соответствующей основному направлению ветров в исследуемом районе: с юго-запада на северо-восток. Точка 1 расположена на территории завода, точки 2–4 находятся на удалении 2 (зона отвалов заводских производств), 9 и 20 км от завода соответственно. В качестве условного контроля для характеристики фонового состояния среды в исследуемом районе использовали точку 4 как наиболее удаленную от завода.

Можно заключить, что у всех трех исследованных видов наблюдается возрастание частоты aberrантных клеток по мере приближения к источнику загрязнения (рис. 2). Частота aberrантных клеток в районе наибольшего загрязнения у малой мыши (точки 1, 2) – 11.3 и 12%, на значительном удалении (точка 4) – 4.6%. Различия между выборками из точек 2 и 4 статистически значимы ($p < 0.02$). У мыши-малютки частота aberrантных клеток в точках 1 и 2 – 18.5 и 15.5% соответственно, в точке 4 – 5.0%. Различия между выборками из точек 1, 2 и 4 статистически значимы ($p < 0.01$). Выявленные цитогенетические нарушения вблизи источника загрязнения свидетельствуют о наличии здесь сильных кластогенов химической природы. Значительные нарушения, такие как хромосомные делеции, были отмечены только у животных, отловленных вблизи предприятия. Кроме того, у мышей-малюток с территории завода были обнаружены клетки с грубыми нарушениями структуры хромосом – с дицентриками.

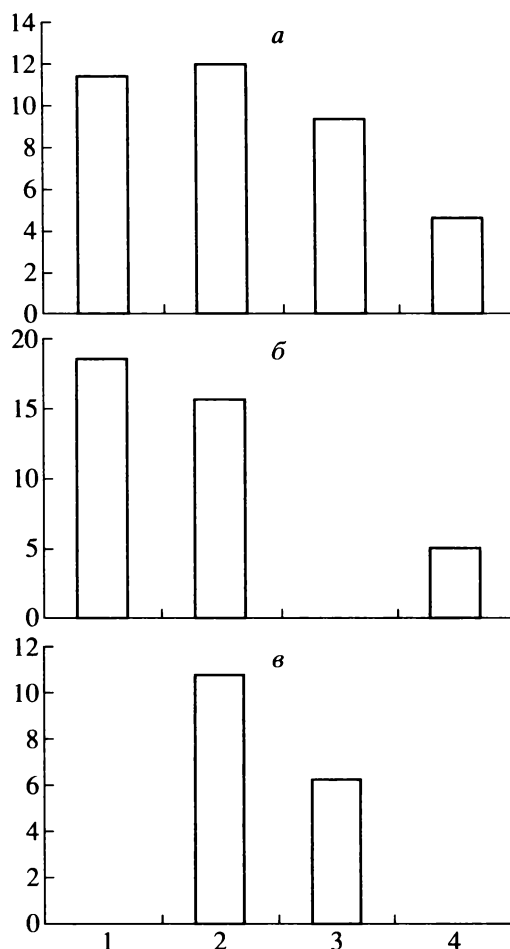


Рис. 2. Частота aberrантных клеток (по вертикали, %) в выборках грызунов: а – *Apodemus uralensis*, б – *Micromys minutus*, в – *Clethrionomys glareolus* (по горизонтали) из разных точек (см. в тексте) в Новгородской области.

Нижняя Волга (окрестности г. Астрахань). В районе Нижней Волги оценивали наиболее массовый вид мышевидных грызунов – домовую мышшь *Mus musculus* (рис. 3, а). Сбор материала проводили в трех точках: точка 1 – лесостепной участок на левом берегу р. Волги, 160 км выше по течению от г. Астрахани; точка 2 – сельскохозяйственные поля на правом берегу р. Волги, 40 км ниже по течению от г. Астрахани (в районе пос. Икрыное) и точка 3 – сельскохозяйственные поля на левом берегу р. Волги, 80 км ниже по течению от г. Астрахани. Точки 2 и 3 выбраны для оценки ситуации в зоне интенсивного антропогенного воздействия, точка 1 – в качестве условного контроля. Частота aberrантных клеток максимальна в районе наибольшего загрязнения (точка 2) – 6.62%, минимальна на значительном удалении от г. Астрахани (точка 1) – 1.72%. Различия по частоте aberrантных клеток у мышей из точек 1 и 2 статистически значимы ($p < 0.05$), у мышей из точек 1 и 3 близки к статистически значимым ($p < 0.05$). Даже на большом удалении от г. Астрахани (точка 3) частота хромо-

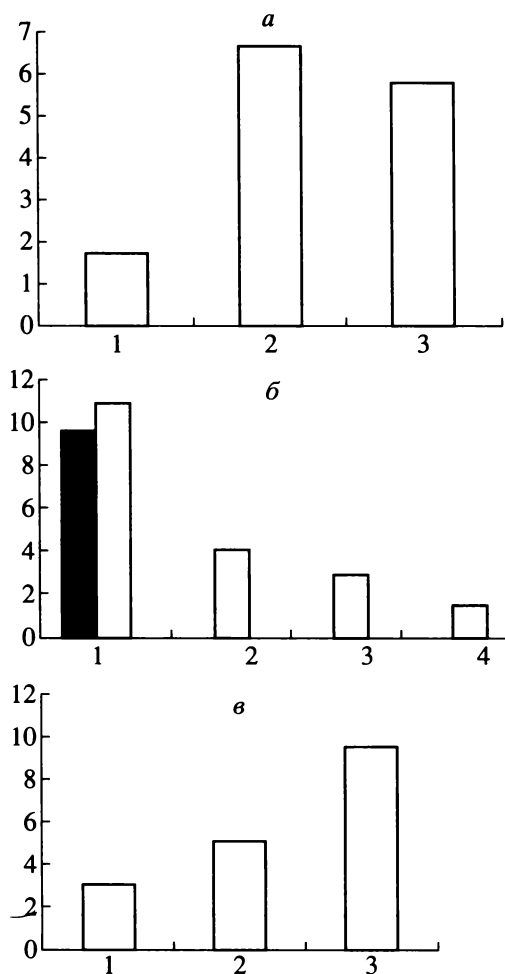


Рис. 3. Частота aberrантных клеток (по вертикали, %) в выборках (по горизонтали) домашней мыши *Mus musculus* из разных точек в Астраханской области (а), рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* (□) и малой лесной мыши *Apodemus uralensis* (■) из разных точек в Чувашии (б), а также рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* из разных точек в Брянской области (в).

сомных aberrаций остается достаточно высокой – 5.75%. Причиной этого может быть интенсивная сельскохозяйственная деятельность в данном районе.

Средняя Волга (окрестности г. Чапаевска). На Средней Волге проводили оценку рыжей полевки *Clethrionomys glareolus*. Материал собирали в трех точках: точка 1а – лесополоса у завода химических удобрений, где в прошлом производилось химическое оружие (г. Чапаевск), точка 1б – лесополоса у завода “Полимер” (г. Чапаевск), точка 2 – лесополоса у деревни “Ясная Поляна” (в 10 км от города). Точки 1а и 1б выбраны для оценки ситуации в зоне интенсивного химического загрязнения, точка 2 – в качестве условного контроля. Сходные высокие значения частоты aberrантных клеток имеют полевки в районе интенсивного химического загрязнения (точки 1а и 1б) – 9.04 и 9.63% соответственно по сравнению с

условным контролем (точка 2, 2.85% (рис. 4, а)). Различия по частоте aberrантных клеток у полевки из точек 1а, 1б и 2 статистически значимы ($p < 0.02$ и $p < 0.01$ соответственно).

Чувашия (разъезд Мыслец). Для оценки последствий химического загрязнения был проведен анализ двух видов грызунов: рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* и малой мыши *Apodemus uralensis* в районе железнодорожной аварии у разъезда Мыслец (Чувашия), где произошло сильное загрязнение почвы, воздуха, а также поверхностных и грунтовых вод жидким фенолом, нефтепродуктами и диоксинами. Сбор материала проводили в ряде точек, расположенных на разном удалении от места аварии в северо-западном направлении (основном направлении ветра в момент аварии): точка 1 – вблизи места аварии, вдоль русла р. Мыслец, в районе разъезда Мыслец; точка 2 – окрестности дачного поселка Рябиноушка (1 км от места аварии), точка 3 – окрестности деревни Чертаганы (2.5 км от места аварии), точка 4 – островной лес между деревнями Волга и Саланчики (20 км от места аварии). Точка 1 служит для характеристики ситуации в районе аварии, точка 2 выбрана для оценки качества среды недалеко от места аварии, точка 3 – для характеристики состояния окружающей среды на некотором удалении от места аварии, точка 4 – в качестве условного контроля.

Наивысшая частота хромосомных нарушений у рыжей полевки зарегистрирована вблизи места аварии, в точке 1, падает по мере удаления от него, достигая минимума в точке условного контроля (точка 4). Различия между точками 1–3 и 4 статистически значимы ($p < 0.05$). Оценку цитогенетического гомеостаза и мутагенной активности по частоте хромосомных aberrаций проводили также для малой лесной мыши *Apodemus uralensis* вблизи места аварии в районе разъезда Мыслец – в точке 1 (рис. 3, б). Частота aberrантных клеток здесь значительно превышает фоновый уровень, известный для этого вида из ряда других районов.

Москва. В Москве оценивали одного из наиболее массовых видов мышевидных грызунов – полевую мышь *Apodemus agrarius* (рис. 5). Сбор материала проводили в ряде точек, расположенных в разных районах города: точка 1 – лесопарковая зона района Крылатское, точка 2 – опушка лесопарковой зоны в 50 м от Ленинского проспекта (район Тропарево), точка 3 – в районе ул. Авиамоторной, точка 4 – окрестности нефтеперерабатывающего завода в районе Капотня. Частота aberrантных клеток во всех исследованных выборках полевой мыши *Apodemus agrarius* из разных районов г. Москвы оказалась завышенной по сравнению с обычно регистрируемым уровнем хромосомных нарушений в точках условного контроля ($p < 0.05$).

Брянская область. Исследование влияния малых доз ионизирующего излучения для оценки

потенциальной опасности биоте актуально, поскольку большие территории России в результате аварии на Чернобыльской АЭС оказались в той или иной степени загрязненными радионуклидами. Представлялось интересным проведение такой оценки непосредственно в районах с разным уровнем загрязнения для выявления возможных радиационных эффектов (Крысанов и др., 1996; Дмитриев, 1997в, г). Были собраны выборки рыжих полевок *Clethrionomys glareolus* в трех точках, к которым относятся: точка 1 – деревня Зеленый Гай Климовского района, точка 2 – деревня Петрятинка Злынковского района, точка 3 – деревня Красный Камень Злынковского района. Мощность экспозиционной дозы излучения в точке 1 находится в пределах фона – 0.014×10^{-4} (0.012×10^{-4} – 0.018×10^{-4}) мкА/кг, в точке 2 превышает норму – 0.043×10^{-4} (0.022×10^{-4} – 0.1×10^{-4}) мкА/кг, в точке 3 значительно превышает норму – 0.129×10^{-4} (0.05×10^{-4} – 0.25×10^{-4}) мкА/кг. Частота aberrантных клеток максимальна в районе наибольшего радиационного загрязнения (9.57%), а минимальна – при фоновом уровне радиации (3.05%) (рис. 3, в). Различия по частоте aberrантных клеток у полевок из точек 1 и 3 статистически значимы, $p < 0.01$. Отмечено практически полное отсутствие хромосомных разрывов и обменных aberrаций хромосом у животных из районов с повышенным радиационным загрязнением среды, которое объясняется воздействием сравнительно невысокого уровня радиационного загрязнения.

Таким образом, у рыжих полевок выявляется тесная взаимосвязь между увеличением частот aberrантных клеток и обитанием на территориях с повышенным уровнем радиационного загрязнения. Этот эффект напрямую не связан с индивидуальными уровнями накопления ^{137}Cs грызунами (Крысанов и др., 1996). Следует иметь в виду, что в условиях продолжительного существования в районах с повышенным уровнем радиационного фона и неоднородным характером распределения радионуклидов могут проявляться достаточно очевидные эффекты, выражающиеся в изменении состояния организма (Захаров и др., 1996; Барабой, Олейник, 1999) вследствие нарушения генетической коадаптации или стабильности генома (Гилева и др., 1996; Башлыкова, 2000). Это приводит к увеличению частот aberrантных клеток у индивидуумов и доли особей с хромосомной нестабильностью в популяции.

Во всех приведенных примерах повышение частот aberrантных клеток и существенное нарушение цитогенетического гомеостаза у животных наблюдается в точках с максимумом антропогенной нагрузки, а степень отклонения от условного контроля возрастает по мере возрастания воздействия. Доминирующим типом фиксируемых несбалансированных хромосомных нарушений практически во всех исследованных популяциях грызунов разных ви-

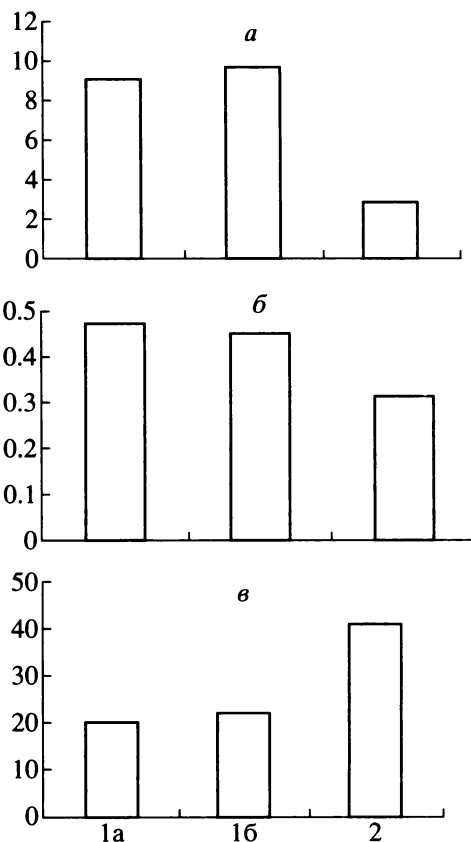


Рис. 4. Величина показателей цитогенетического гомеостаза (частота aberrантных клеток, %) (а), морфогенетического гомеостаза (средняя частота асимметричного проявления на признак) (б) и иммунного статуса (пролиферативная активность спленоцитов, тыс имп/мин) (в) в выборках рыжей полевки *C. glareolus* из разных точек в Самарской области: 1а – вблизи завода 1, 1б – вблизи завода 2, 2 – в 10 км от города.

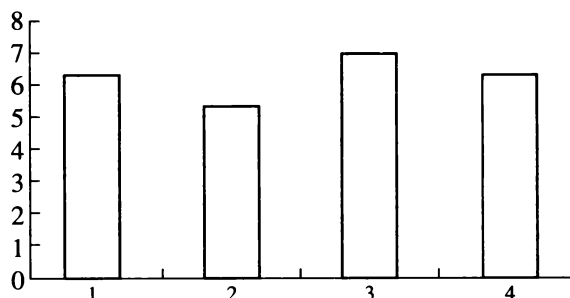


Рис. 5. Частота aberrантных клеток в выборках полевой мыши *Apodemus agrarius* из разных точек г. Москвы, %.

дов были делеции хроматидного типа, тогда как доля других типов нарушений была значительно ниже.

С гораздо меньшей частотой встречались клетки с существенными нарушениями структуры хромосом: повреждение обеих хроматид (делеции и пробелы хромосомного типа), множественные хромосомные aberrации и aberrации обменного типа (дидендрики и кольца). Aberrации обменного типа были

встречены только у животных, подвергающихся сильному антропогенному воздействию. Общим же для всех изученных популяций мышевидных грызунов явилось то, что серьезные хромосомные изменения отмечали только в популяциях, где воздействие стрессирующего фактора было максимально.

Во всех исследованных популяциях не было обнаружено статистически значимого увеличения частоты анеуплоидных (гиперплоидных) клеток по сравнению с контролем, хотя чаще всего они встречались в популяциях, наиболее подверженных влиянию стрессирующих факторов.

При межвидовом сравнении уровней спонтанного мутагенеза и выявления фонового уровня хромосомных aberrаций в условно "чистых" районах в большинстве исследованных популяций разных видов мелких мышевидных грызунов оказалось, что частота aberrантных клеток не превышает 2–3%-ный уровень. Анализ литературных (Салаяев, 1974; McVee et al., 1987; Гилева и др., 1992, 1993; Крюков и др., 1993, 1995; Косарева, 1995; Гилева, 1997; Гилева и др., 1996, 1999; Нохрин, 1999) и собственных данных с определенной долей осторожности позволяет считать этот уровень пороговым при определении фонового уровня клеток с aberrациями хромосом в популяциях разных видов мелких мышевидных грызунов.

Основной диапазон отклонений от фонового уровня по частоте aberrантных клеток в исследованных популяциях мышевидных грызунов находится в пределах 12%. Единственным исключением была популяция мышей-малюток с территории Новгородского химического предприятия, у которых диапазон ответа значительно больше по сравнению с другими использованными для анализа видами – до 18.5% aberrантных клеток.

Таким образом, при анализе фонового уровня цитогенетических нарушений и степени отклонений от него оказалось, что самые разные воздействия вызывают одну и ту же реакцию, что говорит об однонаправленности этих нарушений. Эта реакция, видимо, не зависит от вида воздействия и, несмотря на некоторые межвидовые различия, оказывается сходной у разных видов. Сравнительный анализ полученных нами и литературных данных позволяет провести ранжирование выявленного диапазона изменений частоты aberrантных клеток и создать 5-балльную шкалу: 1-й балл – до 3%, 2-й – до 6%, 3-й – до 9%, 4-й – до 12%, 5-й – свыше 12% aberrантных клеток (включая количественные и качественные нарушения).

СВЯЗЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ГОМЕОСТАЗА С ДРУГИМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ СОСТОЯНИЯ ОРГАНИЗМА

Важным аспектом исследований было сравнение данных цитогенетического метода с результатами, полученными с помощью других подхо-

дов к оценке состояния организма (Захаров и др., 1996; Дмитриев, 1997г). Для ответа на вопрос о том, связаны ли обнаруживаемые изменения цитогенетического гомеостаза с изменением общего состояния организма при стрессирующем воздействии, представляется важным проведение параллельного анализа с использованием других подходов, характеризующих разные стороны функционирования организма. Такой анализ был проведен для рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* на Средней Волге (окрестности г. Чапаевска). При этом в дополнение к цитогенетическому анализу были использованы показатели, характеризующие морфогенетический гомеостаз и иммунный статус организма. Флуктуирующая асимметрия (ненаправленные различия в значении признака на разных сторонах тела) была использована как основная морфогенетическая характеристика стабильности развития (Захаров, 1987; Zakharov, 1994; Developmental homeostasis ..., 1997). Используемый показатель стабильности развития (средняя частота асимметричного проявления на признак) показал согласованные изменения в ряду исследуемых точек по мере уменьшения загрязнения территории (рис. 4, б). Полученные данные свидетельствуют о нарушении стабильности развития в двух точках наибольшего загрязнения.

Для характеристики иммунного статуса было использовано несколько тестов (функциональная активность макрофагов – активность фермента 5'-нуклеотидазы; спонтанная пролиферация лейкоцитов-спленоцитов; реакция бласттрансформации Т- и В-клеток с Т- и В-митогенами – конканавалином А и липолисахаридом) (Пронин и др., 1993, 1996а, б). В качестве примера здесь приводится один из них – спонтанная пролиферативная активность спленоцитов, которая отражает реакцию лимфоцитов на факторы внешней среды. При воздействии иммунодепрессивных факторов спонтанная пролиферативная активность ингибируется. Выяснилось, что экологические условия в точках наибольшего химического загрязнения оказывают иммунодепрессивное воздействие на спонтанный пролиферативный потенциал спленоцитов мышевидных грызунов (рис. 4, в). Результаты оценки состояния организма, полученные при использовании разных подходов (цитогенетического, морфологического и иммунологического), в целом совпадают (рис. 4). Это говорит о том, что цитогенетический подход может использоваться в качестве интегральной меры нарушений, характеризующих не только цитогенетический гомеостаз, но общее состояние организма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабой В.А., Олейник С.А. Стресс в развитии радиационного поражения. Роль регуляторных механизмов // Радиобиология. 1999. Т. 39. № 4. С. 438–443.

- Башлыкова Л.А. Цитогенетическая изменчивость полевок-экономок в условиях хронического радиоактивного воздействия // Тр. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 2000. № 164. С. 92–103.
- Беляев Л.А., Бородин П.М. Влияние стресса на наследственную изменчивость // Эволюционная генетика (к 100-летию со дня рождения Ю.А. Филипченко). Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. С. 35–59.
- Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка. М.: Биотест, 1993. 68 с.
- Бородин П.М. Стресс и генетическая изменчивость // Генетика. 1987. Т. 23. № 3. С. 1077–1082.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Бубенищикова Е.В. Стрессовая индукция транспозиций ретротранспозонов дрозофилы: реальность явления, характерные особенности и возможная роль в быстрой эволюции // Там же. 1997. Т. 33. № 8. С. 1083–1093.
- Гилева Э.А. Эколого-генетический мониторинг с помощью грызунов (уральский опыт). Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 1997. 105 с.
- Гилева Э.А., Большаков В.Н., Косарева Н.Л., Габитова А.Т. Частота хромосомных нарушений у синантропных домовых мышей как показатель генотоксического эффекта загрязнений среды // Докл. РАН. 1992. Т. 322. № 5. С. 1058–1061.
- Гилева Э.А., Косарева Н.Л., Любашевский Н.М., Бахтиярова М.Ф. Изменчивость частоты хромосомных нарушений, индуцированных антропогенными поллютантами, у домовых мышей из Гиссарской долины // Экология. 1993. № 1. С. 62–70.
- Гилева Э.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии – факт или гипотеза? // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 114–119.
- Гилева Э.А., Большаков В.Н., Полявина О.В. и др. О соотношении между частотой хромосомных нарушений у домовой мыши и онкозаболеваемостью населения при разных уровнях радиационной опасности // Докл. РАН. 1999. Т. 364. № 6. С. 846–848.
- Дмитриев С.Г. Оценка цитогенетического гомеостаза в природных популяциях мелких мышевидных грызунов в районе нижней (г. Астрахань) и средней (г. Чапаевск) Волги // Генетика. 1997а. Т. 33. № 10. С. 1425–1428.
- Дмитриев С.Г. Исследование цитогенетической стабильности у трех видов мелких мышевидных грызунов в районе химического предприятия на севере России // Экология. 1997б. № 6. С. 447–451.
- Дмитриев С.Г. Морфогенетический гомеостаз и оценка здоровья среды на участках с разным уровнем радиационного загрязнения // Тез. докл. 3-го съезда по радиац. исслед. Пушино, 1997в. Т. II. С. 385.
- Дмитриев С.Г. Оценка частоты хромосомных aberrаций в природных популяциях некоторых видов мелких мышевидных грызунов в естественных условиях и при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР РАН, 1997г. 23 с.
- Дмитриев С.Г., Захаров В.М., Шефтель Б.И. Цитогенетический гомеостаз и популяционная плотность у двух видов лесных полевок (*Clethrionomys rutilus* и *Cl. glareolus*) в Центральной Сибири // Тр. междунар. совещ. “Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье” / Под ред. В.Е. Соколова. М.: Териологич. общ-во, 1996. С. 118–126.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю., Пронин А.В. Методология оценки здоровья среды: цитогенетический гомеостаз // Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М.: Центр эколог. политики России; Биотест, 1996. С. 25–27.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр эколог. политики России; Центр здоровья среды, 2000. 317 с.
- Ильинских Н.Н., Ильинских И.Н., Бочаров Е.Ф. Цитогенетический гомеостаз и иммунитет. Новосибирск: Наука, 1986. 255 с.
- Имашева А.Г. Стрессовые условия среды и генетическая изменчивость в популяциях животных // Генетика. 1999. Т. 35. № 4. С. 421–431.
- Косарева Н.Л. Домовая мышь (*Mus musculus* L.) как индикатор мутагенного загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экол. растен. и животных Уро РАН, 1995. 16 с.
- Крысанов Е.Ю., Дмитриев С.Г. Генетический подход // Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка. М.: Биотест, 1993. С. 50–54.
- Крысанов Е.Ю., Дмитриев С.Г., Наджафова Р.С. Млекопитающие: цитогенетический гомеостаз // Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М.: Центр эколог. политики России; Биотест, 1996. С. 77–84.
- Крюков В.Н., Толстой В.А., Долгополова Г.В. Влияние химического загрязнения экосистем долины реки Вахш на частоту хромосомных нарушений у грызунов // Экология. 1993. № 1. С. 92–95.
- Крюков В.Н., Толстой В.А., Долгополова Г.В., Каневская Р.Т. Влияние химического загрязнения экосистем долины реки Сурхандарья на частоту хромосомных нарушений у грызунов // Там же. 1995. № 2. С. 169–171.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Нохрин Н.Л. Цитогенетическая и онтогенетическая нестабильность у видов-двойников обыкновенной полевки из лабораторных колоний и природных популяций при разной степени загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экол. растен. и животных Уро РАН, 1999. 15 с.
- Пронин А.В., Деева А.В., Исаева Е.И., Вязов С.О. Иммунологический подход // Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов / Под ред. В.М. Захарова, Д.М. Кларка. М.: Биотест, 1993. С. 65–68.
- Пронин А.В., Николаева Т.Н., Деева А.В. Млекопитающие: оценка функциональной активности иммунной системы // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевки в антропогенных условиях (биологическая индикация). Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Тольятти: Ин-т эколог. Волжск. бассейна РАН, 1996а. Вып. 3. С. 264–270.
- Пронин А.В., Деева А.В., Николаева Т.Н. и др. Млекопитающие: оценка функциональной активности иммунной системы // Последствия Чернобыльской катастрофы: здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М.: Центр эколог. политики России; Биотест, 1996б. С. 92–102.

- Салеев Х.А. Частота хромосомных aberrаций в клетках костного мозга полевков-экономок, обитающих на участках с нормальным и повышенным фоном естественной радиации // Вопросы радиоэкологии наземных биогеоценозов. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1974. С. 101–103.
- Семов А.Б., Иофа Э.Л., Акаева Э.А., Шевченко В.А. Дозовая зависимость индукции хромосомных aberrаций у ликвидаторов Чернобыльской аварии // Радиобиология. 1994. Т. 34. Вып. 6. С. 865–871.
- Середенин С.В., Дурнев А.В., Ведерников А.А. Влияние эмоционального стресса на частоту хромосомных aberrаций в клетках костного мозга мышей // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1980. Т. 90. № 7. С. 91–92.
- Скорова С.В., Назарова Г.Г., Герлинская Л.А. Влияние стресса на частоту нарушений хромосом у водяной полевки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. № 18. Вып. 3. С. 91–95.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. Там же. 1977. 297 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. Там же. 1980. 277 с.
- Шварц Е.А., Шефтель Б.И., Жуков М.А. Закономерности распространения рыжей полевки на востоке ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. № 2. С. 17–26.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 263 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Andrews R.V., Belknap R.W., Southard J. et al. Physiological, demographic and pathological changes in wild norway rat populations over an annual cycle // Comp. Biochem. Physiol. 1972. V. 41. № 1 A. P. 149–165.
- Broom D., Johnson K.G. Stress and animal welfare. L.: Chapman & Hall, 1993. 211 p.
- Christian J.J. Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in population of fixed size // Amer. J. Physiol. 1955. V. 182. № 2. P. 292–300.
- Christian J.J. Adrenalan and reproductive response to population size in mice from freedly growing population // Ecol. 1956. V. 37. № 2. P. 258–273.
- Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phenetic approach // Acta Theriologica / Eds. V.M. Zakharov, A.V. Yablokov. 1997. V. 4. 92 p.
- Dmitriev S.G., Zakharov V.M., Sheftel B.I. Cytogenetic homeostasis and population density in red-backed voles (*Clethrionomys glareolus* and *Cl. rutilus*) in Central Siberia // Ibid. 1997. V. 4. P. 49–55.
- Holmberg K., Mejer A.E., Auer G., Lambert B.O. Delayed chromosomal instability in human T-lymphocyte clones exposed to ionising radiation // Int. J. Radiat. Biology. 1995. V. 68. P. 245–255.
- Kronenberg A. Radiation – induced genomic instability // Ibid. 1994. V. 66. P. 603–609.
- McBee K., Bickham J.M., Brown K.W., Donnelly K.C. Chromosomal aberrations in native Small Mammals (*Peromyscus leucopus* and *Sigmodon hispidus*) at Petrochemical Waste Disposal Site. 1. Standart Karyology // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1987. V. 16. P. 681–688.
- Soule M. The epistatic cycle: a theory of marginal populations // Annual. Rev. Ecol. Syst. 1973. V. 4. P. 165–187.
- Thiessen D.D., Lindzey G., Blum S.L., Wallance P. Social interactions and scent marking in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Anim. Behaviour. 1971. V. 19. № 3. P. 505–513.
- Zakharov V.M. Population-phenogenetic approach for ecological monitoring (a Biotest) // Wildlife toxicology and population modeling. Integrated studies of agroecosystems / Eds. R.J. Kendall, T.E. Lacher. Boca Raton: CRC Press, 1994. P. 99–107.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. et al. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // Am. Nat. 1991. V. 138. P. 797–810.
- Zakharov V.M., Dmitriev S.G., Baranov A.S. et al. Integrated biological assessment of wetland ecosystem health (with particular reference to the Lower Volga) // Development Policies, Plans and Wetlands / Eds. R.C. Prentice, R.P. Jaensch. Kuala Lumpur: Wetlands International, 1997. P. 165–177.

Estimate of Cytogenetic Homeostasis in Natural Populations of Some Small Murid Rodents

S. G. Dmitriev and V. M. Zakharov

Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru

Abstract—Cytogenetic homeostasis in natural populations under natural conditions and anthropogenic stress was estimated according to the frequency of chromosome aberrations in somatic cells for six species of small mammals. Cytogenetic homeostasis was disturbed under the stress effect of increased density during population cycles, at the ecological periphery, and in the case of environmental chemical and radiation contamination. Cytogenetic homeostasis disturbances were related to changes in other indices of homeostasis, such as developmental stability and immune status, suggesting the use of the cytogenetic approach for estimating the general state of individuals in natural populations.

Key words: cytogenetic homeostasis, chromosome aberrations, natural populations of rodents.

УДК 574.3

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ¹

© 2001 г. Л. А. Жукова, Н. В. Глотов

*Марийский государственный университет
424002 Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1*

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

Обсуждаются основные закономерности проявления морфологической поливариантности растений – разнообразие биоморф, пути онтогенеза, нарушения морфогенеза. Подробно проанализировано разнообразие биоморф стержнекорневых растений в различных экологических условиях. Сформулированы перспективные направления дальнейших исследований.

Ключевые слова: популяции растений, онтогенез растений, поливариантность онтогенеза, морфогенез, биоморфы.

В настоящее время существуют два подхода в понимании индивидуального развития организмов. Нередко онтогенез ограничивают эмбриогенезом. При таком узком понимании последующие этапы жизни индивидуума остаются за пределами онтогенеза и составляют постонтогенетический (постэмбриональный, постнатальный) период. Это – традиционный подход, в основу которого легло представление Э.Геккеля: “Онтогенез – история развития зародыша”. Другая широкая трактовка этого понятия включает в онтогенез и становление (эмбриогенез), и последующую жизнь организма вплоть до завершения этапов развития в результате старения и смерти. Очевидно, различия в подходах разных исследователей в значительной мере определяются особенностью объектов исследования, разными принципами их организации: унитарным – у большинства животных и модулярным – у растений, грибов и некоторых животных (губки, гидроиды, кораллы, мшанки). Для модулярных организмов характерна полярность, метамерность строения тела и неограниченный рост (Заугольнова и др., 1988; Бигон и др., 1989).

На основе широкого понимания онтогенеза Работнов (1950) предложил периодизацию онтогенеза растений, в дальнейшем существенно дополненную и детально разработанную Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000; Gatsuk et al., 1980). В настоящее время в онтогенезе растений выделяют 4 периода и 12 онтогенетических

состояний. В основе периодизации лежит представление о биологическом возрасте как собственном времени организма. Изменения, происходящие в онтогенезе, являются выражением процесса индивидуального развития во времени. Следовательно, любое онтогенетическое состояние можно рассматривать как меру биологического времени. Оно характеризуется набором морфологических признаков-маркеров, не присущих более ранним этапам развития, и исчезновением прежних (полностью или частично). Таким образом, онтогенетические состояния можно рассматривать как узловое моменты развития, отличающиеся особенностями морфогенеза, определенными соотношениями новообразования и отмирания, морфобиологическими маркерами, спецификой физиолого-биохимических процессов. Эффективность этого подхода подтверждена в настоящее время изучением онтогенеза более 500 видов семенных растений, более 20 видов папоротников (Шорина, 1981) и двух видов лишайников (Суетина, Жукова, 1997; Михайлова, Воробейчик, 1999).

В 60–70-е гг. XX века были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний (Сабинин, 1963; Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988). Это явление получило название поливариантности индивидуального развития (поливариантность онтогенеза). Поливариантность онтогенеза относится как к организменному уровню (особям и раметам), так и к суборганизменному – поливариантность развития органов, для которых характерен морфогенез, или частный онтогенез. В настоящее время предложена классификация разных проявлений поливариантности онтогенеза, выделены два надтипа: структурный (типы: размерный, морфологический, способов размножения) и динамический (типы: ритмологический

¹Работа поддержана Министерством образования РФ, Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 98-04-49294) и Научной программой “Фундаментальные исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук. Университеты России” (проект № 015.07.01.42).

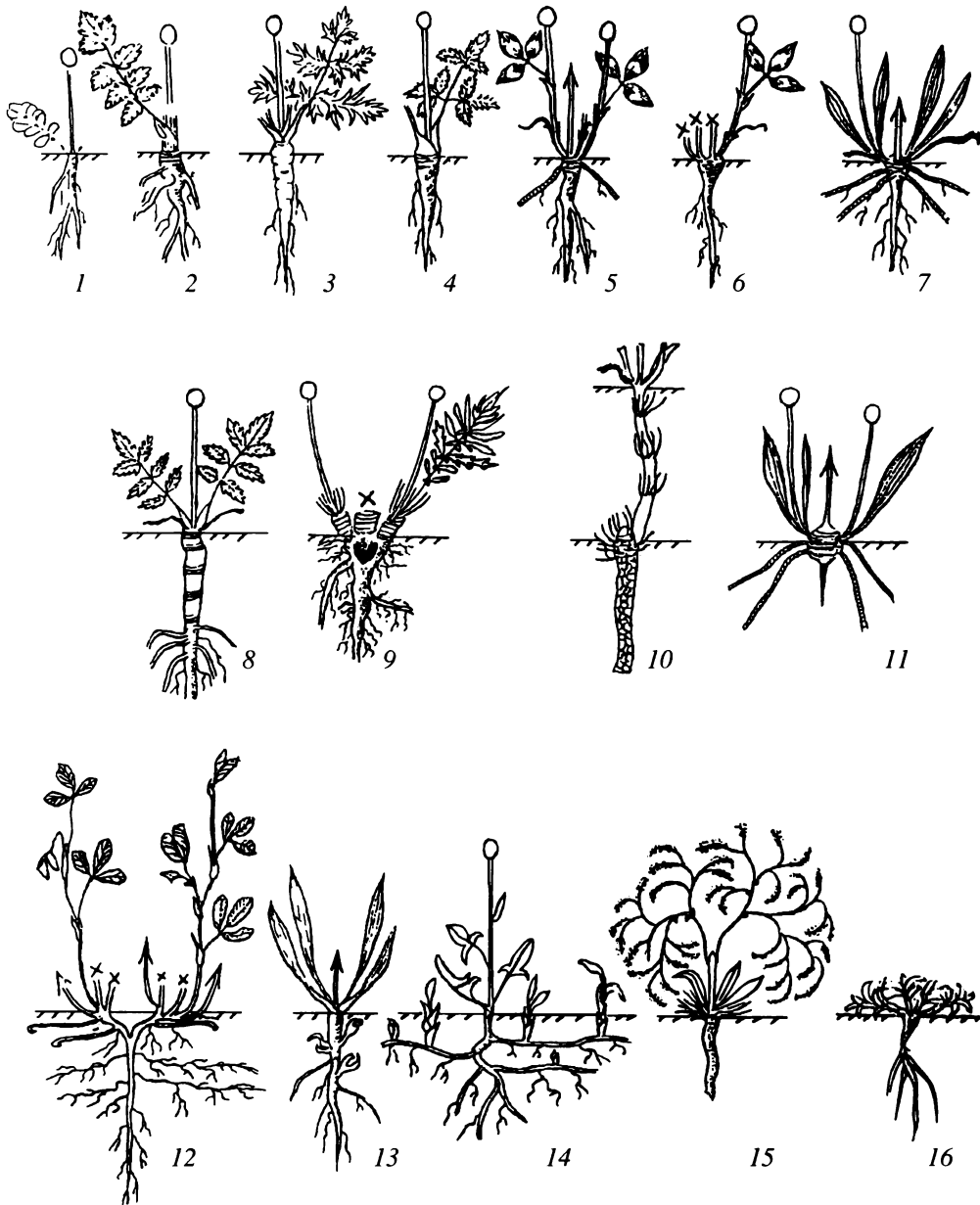


Рис. 1. Разнообразие вариантов стержнекорневой биоморфы цветковых растений: 1 – однолетняя стержнекорневая биоморфа, сурепица обыкновенная *Barbarea vulgaris* R.Br.; 2 – двулетняя или малолетняя стержнекорневая биоморфа, пастернак посевной *Pastinaca sativa* L.; 3 – двулетняя стержнекорневая биоморфа с запасующим главным корнем, морковь *Daucus carota* L.; 4 – многолетняя корневищно-стержнекорневая биоморфа с компактной зоной укороченных междоузлий, сохраняющая главный побег и главный корень до конца онтогенеза, купырь лесной *Anthriscus sylvestris* L.; 5 – “среднелистная” корневищно-стержнекорневая биоморфа, сохраняющая главный розеточный побег и формирующая генеративные побеги 2-го и более высоких порядков, клевер луговой *Trifolium pratense* L.; 6 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с симподиальной системой замещающих побегов, сохраняющая главный корень, клевер луговой *Trifolium pratense* L.; 7 – многолетняя корневищно-кистестержнекорневая биоморфа со смешанным типом корневой системы и сохраняющимся главным побегом, подорожник ланцетный *Plantago lanceolata* L.; 8 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с одноглавым каудексом, жабрица порезникова *Seseli libanotis* (L.) Koch.; 9 – многолетняя стержнекорневая каудексовая биоморфа с верхнерозеточными побегами, синеголовник равнинный *Eryngium campestre* L.; 10 – многолетняя корневищно-кистестержневая биоморфа с ранним отмиранием главного корня, но сохраняющая главный побег, подорожник ланцетный *P. lanceolata* L.; 11 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с симподиальной системой замещающих побегов, сохраняющая главный корень, клевер луговой *Trifolium pratense* L.; 12 – полицентрическая длиннокорневищно-стержнекорневая биоморфа, люцерна серповидная *Medicago falcata* L.; 13 – многолетняя стержнекорневая биоморфа, формирующая корневые отпрыски на главном корне, подорожник ланцетный *P. lanceolata* L.; 14 – многолетняя полицентрическая стержнекорневая биоморфа, формирующая корневые отпрыски на боковых корнях, шавелек малый *Rumex acetosella* L.; 15 – стержнекорневая биоморфа “перекати-поле”, качим метельчатый *Gypsophila paniculata* L.; 16 – радиально-плоская подушковидная стержнекорневая биоморфа, смолевка бесстебельная *Silena acaulis* L.

и темпов развития) (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995).

Цель настоящей работы – анализ морфологической поливариантности онтогенеза в природных популяциях растений разных биоморф. К настоящему времени опубликовано достаточно много исследований, посвященных этой проблеме у древесных (Чистякова, 1978; Истомина, Богомолова, 1991) и травянистых растений (Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Нухимовский, 1997).

Изменение жизненной формы происходит у многих видов растений прежде всего в процессе индивидуального развития. Даже древесные начинают свою жизнь как однопочковые травянистые растения (это проростки, а реже у некоторых видов – и ювенильные), и только на 2–3-й год появляются одревесневшие побеги. Это типичный ход онтогенеза, в процессе которого на том или ином этапе включаются программы морфогенеза отдельных органов, в результате происходит становление биоморфы в целом. Одновременно более старые органы отмирают, что приводит к партикуляции. В этом случае процессы морфогенеза развертываются в течение жизни отдельной раметы.

Крайним проявлением морфологической поливариантности является смена жизненной формы, появление в одной или в разных популяциях растений разных биоморф. Жизненная форма, или биоморфа, – внешний облик взрослого растения (Серебряков, 1964). Одним из ярких примеров такого рода являются описанные Чистяковой (1978) биоморфы липы сердцевидной *Tillia cordata* Mill. Автор выделяет одноствольное, немногоствольное, многоствольное, куртинообразующее дерево, дерево-куст, факультативный стланник.

В современных как морфологических, так и популяционных исследованиях описаны многочисленные примеры подобного разнообразия в популяциях травянистых растений. Наиболее полно в этом отношении изучены стержнекорневые травянистые поликарпики. Используя собственные материалы и данные литературы, нам удалось описать 16 вариантов этой жизненной формы, представленных на рис. 1.

Разнообразие вариантов стержнекорневой биоморфы цветковых растений выглядит следующим образом.

Вид	Биоморфы (см. рис. 1)
<i>Centaurea scabiosa</i>	4, 8, 9, 10
<i>Chelidonium majus</i>	2, 4
<i>Helichrysum arenarium</i>	1, 2, 6, 12
<i>Medicago falcata</i>	4, 6, 9, 10, 12
<i>Pastinaca sativa</i>	1, 2, 3, 6, 10

<i>Pimpinella saxifraga</i>	4, 5, 6, 9
<i>Plantago lanceolata</i>	4, 7, 11, 13, 14
<i>P. major</i>	5, 7, 9, 10, 11
<i>Rumex acetosella</i>	4, 6, 10, 13, 14
<i>Seseli libanotis</i>	4, 8, 10
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	4, 6, 8, 9
<i>Taraxacum officinale</i>	4, 6, 8, 9, 10, 13, 14
<i>Trifolium montanum</i>	6, 8, 9, 11
<i>T. pratense</i>	1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 11

Минимальное число биоморф (две) в настоящее время зарегистрировано у чистотела большого *Cheledonium majus* L., максимальное (восемь) – у клевера лугового *Trifolium pratense* L. Классификация выделенных вариантов возможна по разным признакам:

- 1) длительность онтогенеза;
- 2) моноцентричность, неявно- или явнополицентричность;
- 3) длительность сохранения главного побега;
- 4) время, способы нарастания и разрушения главного корня;
- 5) формирование придаточных корней и тип корневой системы (аллоризная, аллогоморизная, гоморизная);
- 6) образование коротких и длинных корневищ;
- 7) наличие каудекса одно- или многоглавого;
- 8) перенос зоны кушения или каудекса, образование верхнерозеточных, верхнеполурозеточных или среднерозеточных побегов;
- 9) особые функции побеговых и корневых систем: запасующий корень, образование побеговой системы в виде “подушки” или “перекапти-поля”.

Остановимся подробнее на биоморфах клевера лугового в различных климатических и экологических условиях (Покровская, 1976). В луговых фитоценозах южной тайги чаще встречаются стержнекорневые биоморфы с главным розеточным побегом: многолетние (рис. 1, 4), малолетние (рис. 1, 2), однолетние (рис. 1, 1) и реже – каудексовые (рис. 1, 8, 9) растения с дополнительными розеточными побегами 2-го порядка. На заболоченных лугах появляется многолетняя стержнекорневая биоморфа с симподиальной системой замещающих розеток последовательных порядков (рис. 1, 6), а также многолетняя кистекарневая биоморфа (рис. 1, 11), которую можно рассматривать как крайнее проявление адаптаций к заболачиванию почвы. В степной зоне преобладают многолетняя стержнекорневая биоморфа (рис. 1, 5) с растянутым прегенеративным периодом и опушением черешков листьев у растений всех онтогенетических состояний и степной стержнекорневой

малолетник (рис. 1, 2) с ранним отмиранием главного розеточного побега и выпадением отдельных этапов генеративного периода. В таежной зоне по сравнению со степной отмечается усиление роли придаточных корней и ослабление системы главного корня, что свидетельствует о более активной перестройке морфоструктур и реализации другой программы развития. Поэтому продвижение *T. pratense* в северных частях его ареала менее лимитировано, чем на юге. Таким образом, разные биоморфы клевера лугового могут выступать в роли индикаторов климатических условий.

На материковых лугах в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Жукова, Османова, 1999) в результате проведения сравнительно-морфологического анализа подземных органов подорожника ланцетолистного *Plantago lanceolata* L. выявлено, что особи этого вида могут быть представлены моноцентрической, неявнополицентрической и полицентрической биоморфами. Описанные биоморфы приурочены к различным эдафическим условиям и составляют адаптационно-морфологический ряд: стержнекорневая (на песчаном субстрате) → короткокорневищно-стержнекорневая (на щебне) → → однорозеточная короткокорневищно-кисте-корневая (на задерненной почве) → много-розеточная короткокорневищная (на супеси) → полицентрическая корнеотпрысковая (на склоне при засыпании растений). Это свидетельствует о высокой вариабельности данного вида и подтверждает исключительно важное адаптационное значение морфологической поливариантности, обеспечивающей реализацию разных вариантов полного онтогенеза генет и неполного онтогенеза рамет побегового и корневого происхождения.

Таким образом, появление широкого набора биоморф связано с разнообразными изменениями экологических ситуаций (затенением, затоплением, засыпанием песком, уплотнением грунта и т.д.). Поэтому прежде всего представление о том, что для каждого вида свойственна одна жизненная форма, справедливо лишь в немногих случаях крайних специализаций (“подушки” или “перека-ти-поле” стержнекорневых трав).

Многообразие жизненных форм определяет и многообразие путей онтогенеза, особенно в случае смены типов биоморфы, когда моноцентрическая биоморфа становится неявно- или явнополицентрической. Например, для лерхенфельдии извилистой *Lerchenfeldia flexuosa* L. (Жукова, 1979) были описаны две биоморфы: на северных вырубках – моноцентрическая или неявнополицентрическая плотнодерновинная – и под пологом сосновых лесов – полицентрическая столонно-плотнoderновинная (рис. 2). Растения каждой биоморфы осуществляют свой путь онтогенеза, отличающийся и длительностью и степенью омоложения рамет, сменяющих друг друга в популяционном потоке.

Не менее важные последствия для популяционной жизни растений связаны с осуществлением партикуляции на разных этапах онтогенеза. У дерновинных злаков – ежи сборной *Dactylis glomerata* L., овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. (Ермакова, Жукова, 1985), щучки *Deschampsia caespitosa* P.B. (Жукова, 1995) – партикуляция происходит в старом генеративном и субсенильном состояниях, как правило, без омоложения рамет. Однако в ряде случаев возможны реверсии до виргинильного состояния, еще реже – до ювенильного. Подобная лабильность поведения рамет определяет длительность жизни ценопопуляций, скорость смены этапов ее развития.

Другой аспект морфологической поливариантности – увеличение числа побегов, спящих почек или заложение и развертывание придаточных почек на корнях, корневищах или каудексах. Это приводит к появлению многорозеточных стержнекорневых, каудексовых, короткокорневищных и кисте-корневых растений и ряда переходных форм (рис. 1) (Онтогенетический атлас ..., 1997, 2000), а также к возникновению факультативной корнеотпрысковости: например, у стержнекорневых поликарпиков – одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* L. (Ермакова, 1990), люцерны серповидной *Medicago falcata* L. (Снаговская, 1965) и короткокорневищных трав, в том числе подорожника ланцетолистного (Жукова, Османова, 1999).

Несколько иную морфологическую природу имеет формирование столонов или ложноползучих корневищ у некоторых злаков. Так, у лерхенфельдии извилистой и луговика дернистого возможно удлинение 1–3-го нижних междоузлий розеточных побегов и превращение последних в верхнерозеточные или верхнеполурозеточные, что приводит к появлению столонно-дерновинной биоморфы неявно- или явнополицентрической, определяющей иной способ захвата и удержания территории данной ценопопуляции. Аналогичную картину можно наблюдать у подорожника большого, пораженного мучнистой росой, при этом его розеточные побеги превращаются в средне- и верхнерозеточные (Жукова, Шестакова, 1995). Не менее важные последствия вызывает изменение цикличности побегов. На лугах рек Оки, Угры и Солотчи при многократном сенокосении отмечалось превращение полицентрических побегов в три- или дициклические у таких злаков, как ежа сборная и овсяница, при этом продолжительность онтогенеза сокращалась.

В то же время у рыхлодерновинных растений с моно- и дициклическими побегами возможен переход к полициклическости. Это отмечено у особой душистого колоска *Anthoxanthum odoratum* L. (Жукова, 1995) в Карелии и Иркутской области. Следствием увеличения цикличности побегов, как правило, является и более длительное существование рамет, а также более медленные про-

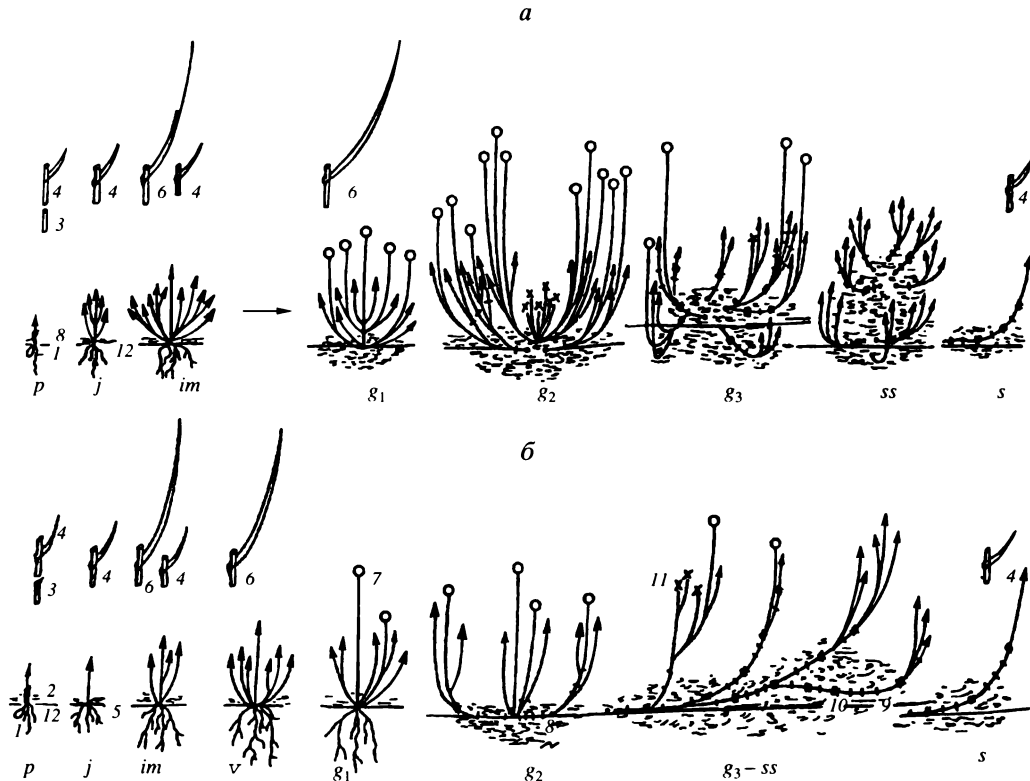


Рис. 2. Варианты онтогенеза *Lerchenfeldia flexuosa* L.: *a* – плотнoderновинная, *б* – полицентрическая дерновинно-столонообразующая биоморфы.

p – проростки, *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g*₁ – молодые генеративные, *g*₂ – зрелые генеративные, *g*₃ – старые генеративные, *ss* – субсенильные, *s* – сенильные; *1* – зародышевый корень, *2* – розеточный побег, *3* – колеоптиле, *4* – лист ювенильного типа, *5* – старший лист, *6* – лист взрослого типа, *7* – генеративный побег, *8* – столонно-полурозеточный побег, *9* – столонно-розеточный побег, *10* – старые зоны кущения, *11* – отмерший побег, *12* – придаточные корни.

цессы развития и разрушения дерновины. Это в свою очередь определяет время партикуляции и формирования клонов, их структуру и динамику.

Любые отклонения от программ морфогенеза приводят к морфологическим модификациям и могут быть представлены изменением формы, края, верхушки, основания и степени расчленения листовой пластинки, характером листорасположения, увеличением числа элементов генеративных органов данного вида, их срастания, растяжения осевой части цветка или соцветия, видоизменением формы и цвета элементов цветка, их редукции и т.д. Масштабы модификаций различны: от изменчивости края листа, окраски лепестков до смены характера листорасположения, типа побега, его цикличности, переноса зоны кущения, появления придаточных почек или корней и метаморфизированных вегетативных органов.

Если перечисленные модификации сохраняются на протяжении нескольких этапов индивидуального развития, то мы имеем дело с морфологической поливариантностью онтогенеза. Для характеристики популяций наибольшее значение имеют такие случаи морфологической поливари-

антности, которые могут изменить популяционные параметры. Так, на рис. 3 показаны случаи появления мутовчатого листорасположения на побегах валерианы лекарственной *Valeriana officinalis* L. (вместо типичного супротивного) и редукция параклиев соцветий. Следствием этих модификаций в первом случае будет увеличение листовой поверхности и биомассы, а во втором – сокращение семенной продуктивности (Илюшечкина, 1998).

Более мелкие проявления морфологической изменчивости в вегетативной и генеративной сферах встречаются у травянистых растений большинства жизненных форм в разных систематических таксонах. Для валерианы лекарственной, синюхи голубой это подробно было изучено Илюшечкиной (1998), для седмичника европейского *Trientalis europaea* L. – Полянской (1999). Максимальная частота морфологического биоразнообразия зарегистрирована у *V. officinalis* и седмичника европейского в молодом генеративном состоянии, минимальная – в старом генеративном. Это предположительно связано с ранним отмиранием особей с морфологическими аномалиями, что подтверждают ранее полученные дан-

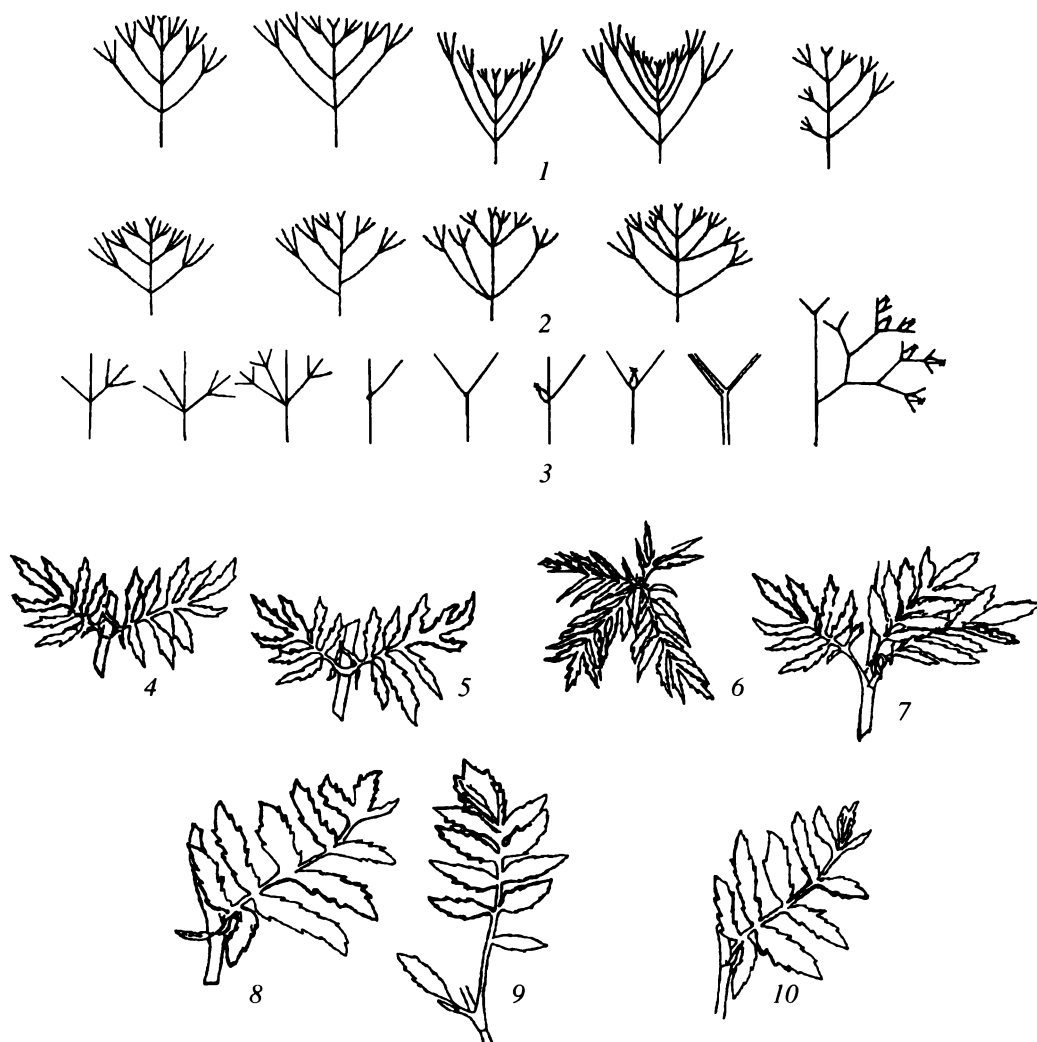


Рис. 3. Морфологическая поливариантность *V. officinalis* L.: 1 – общий вид соцветия; 2 – расположение паракладиев 1-го порядка; 3 – расположение паракладиев 2-го и более высоких порядков; 4 – нормальное, супротивное листорасположение, 5 – супротивное листорасположение, срастание оснований черешков листьев, 6 – укорочение междоузлия, мутовка из четырех листьев; 7 – мутовка из трех листьев; 8, 9 – редукция одного из листьев в супротивном листорасположении; 10 – очередное листорасположение.

ные по ряду видов сем. первоцветных: *Lysimachia vulgaris* L., *L. nummularia* L., *Primula veris* L. (Жукова, 1995). Для валерианы лекарственной доказана положительная корреляция фенотипической изменчивости вегетативных и генеративных органов во всех онтогенетических группах генеративного периода.

Кумулятивный эффект различных экологических факторов, вызывающих загрязнение воздушного бассейна и почвы, приводит к резкому увеличению (до 80%) частоты проявлений морфологической поливариантности онтогенеза *V. officinalis*. Неблагоприятные климатические воздействия вызывают подобный эффект. В то же время в экологически чистых местообитаниях и при оптимальных погодных условиях морфологическая поливариантность у этого вида полностью отсутствует

или крайне редка. Таким образом, различные проявления экологического стресса вызывают подъем уровня внутрипопуляционного разнообразия.

Дальнейшее изучение морфологической поливариантности позволит подойти к решению ряда задач популяционной биологии растений (Глотов, Жукова, 1995):

1) оценить микрогеографическое распределение биоморф и нарушений морфогенеза в пределах территории, занимаемой популяцией в связи с неоднородностью среды обитания по эдафическим, фитоценотическим условиям и т.п.;

2) оценить степень и характер генетической детерминации различных биоморф и нарушений морфогенеза; в качестве методически важного подхода здесь могут быть исследованы вегетатив-

неподвижные виды с идентификацией клонов при помощи белковых и ДНК-маркеров;

3) оценить вклад разных биоморф и нарушенный морфогенеза в следующее поколение в разных экологических условиях, т.е. выявить их роль в рамках концепции приспособленности.

Авторы благодарят Г.О. Османову и Н.В. Илюшечкину за представленные материалы; Т.В. Иванову, Н.В. Соловьеву и И.В. Шивцову – за техническую помощь при оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
- Глов Н.В., Жукова Л.А. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений // Матер. конф. "Экология популяций: структура и динамика". М.: Наука, 1995. С. 203–215.
- Ермакова И.М. Одуванчик лекарственный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. Т. 11. С. 210–229.
- Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в агрофитоценозах // Динамика ценопопуляций. М.: Наука, 1985. С. 110–125.
- Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его популяций // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 525–540.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.
- Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461.
- Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 3. С. 95–101.
- Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 80–86.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 236 с.
- Илюшечкина Н.В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium coeruleum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 1998. 26 с.

- Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 95–101.
- Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hurogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1. 630 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений / Под ред. Л.А.Жуковой и др. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. Т. 1. 1997. 239 с.; Т. 2. 2000. 268 с.
- Покровская Т.М. Онтоморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 156–166.
- Полянская Т.А. Особенности морфологической поливариантности *Trientalis europaea* L. в Национальном парке "Марий Чодра" // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1999. С. 181–182.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений // Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. VI. С. 465–483.
- Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–208.
- Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. 1965. № 212. С. 46–57.
- Суетина Ю.Г., Жукова Л.А. Критерии выделения онтогенетических состояний лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. // 2-е Вавиловские чтения. Йошкар-Ола: Изд-во МарГТУ, 1997. Ч. II. С. 164–165.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129–138.
- Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–231.
- Gatsuk L.F., Smirnova O.V., Vorontzova I.T. et al. Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. V. 68. № 4. P. 675–696.

Morphological Polyvariance of Ontogeny in Natural Plant Populations

L. A. Zhukova and N. V. Glotov

Mari State University, Ioshkar-Ola, pl. Lenina 1, 424002 Russia

Abstract—The main patterns of expression of the morphological polyvariance of plants are discussed: diversity of biormorphs, pathways of ontogeny, and disturbances of morphogenesis. The diversity of biormorphs of tap root plants in different ecological conditions has been analyzed in detail. Promising directions of future studies have been formulated.

Key words: plant populations, plant ontogeny, polyvariance of ontogeny, morphogenesis, biormorphs.

УДК: 575.87

ГЕНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ СТРУКТУРУ СОЦВЕТИЯ, И ИХ ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ¹

© 2001 г. Т. А. Ежова, О. А. Складорова

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

Структурные признаки побеговой системы и соцветия являются важнейшими морфологическими признаками, лежащими в основе систематики растений. В данном обзоре приведены сведения об исследованиях генетического контроля морфогенеза побега у модельного растительного объекта *Arabidopsis thaliana*. Эти исследования позволили выявить небольшую группу генов, отвечающих за основные таксономические признаки структуры побега у данного вида. Клонирование этих генов открыло возможности для направленного поиска гомологичных генов у других видов растений. Сравнительный анализ структуры побегов и изучение функции и особенностей экспрессии этих генов у разных видов растений подтверждают положение о том, что в основе морфологической эволюции растений могут лежать изменения характера экспрессии единичных регуляторных генов.

Ключевые слова: эволюция развития растений, генетика морфогенеза побега.

Возникновение межвидовых морфологических различий – фундаментальный вопрос эволюционной биологии. Любое изменение морфологии растений неразрывно связано с изменениями процессов развития и, следовательно, с изменениями его адаптивных свойств. Какие генетические изменения лежат в основе морфологической эволюции растений? Ответ на этот вопрос мог бы позволить приступить к созданию генетических моделей морфологической эволюции. Успехи генетики развития растений и молекулярной генетики в последние 5–10 лет обусловили возможность появления нового направления исследований в эволюционной биологии, которое получило название эволюционной генетики развития. Это направление, использующее данные систематики, сравнительной морфологии растений, генетики развития и молекулярно-филогенетического анализа генов, контролирующих процессы морфогенеза, изучает генетические механизмы, которые могли лежать в основе морфологической эволюции растений, и позволяет оценивать возможную роль выявленных изменений молекулярной структуры генных семейств в возникновении определенных изменений фенотипа. Конференции, посвященные проблеме эволюции развития, увеличивающееся число публикаций, открытие в 1999 г. нового журнала “Эволюция и развитие” (“*Evolution and Development*”) свидетельствуют о бурном развитии исследований в этом направлении.

В эволюционной биологии одним из основных является вопрос о том, связаны ли эволюционные

изменения с постепенным накоплением мутационных изменений многих генов, каждое из которых обладает минимальным фенотипическим эффектом, или обусловлены мутациями отдельных генов, сопровождающихся существенным изменением морфологии. Обсуждение этого вопроса до последнего времени носило в основном теоретический характер, и мнения по этому вопросу многократно менялись (Doebley, Lukens, 1998). Главным аргументом сторонников постепенных преобразований являлось утверждение о том, что мутации генов, вызывающие значительные изменения фенотипа (“системные мутации”), должны снижать жизнеспособность и плодовитость и элиминироваться стабилизирующим отбором (Майр, 1974).

Однако исследования последних лет показали реальное существование продуктивных “многообещающих уродов” Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940). Достижение значительных, но не снижающих жизнеспособность изменений фенотипа, а значит, и кардинальных изменений жизненной стратегии можно достичь за счет изменения единичных регуляторных генов, которые управляют многими структурными генами, причем наиболее перспективны мутации, ведущие к изменению характера экспрессии. Теперь это положение, которое теоретически наиболее полно обосновано в опубликованной ранее работе (Doebley, Lukens 1998), получило экспериментальные подтверждения. Убедительные примеры “счастливых уродцев”, подхваченных искусственным отбором, описаны у кукурузы, пшеницы. Так, например, установлено, что комплекс наиболее ценных признаков кукурузы, отличающих ее от диких сородичей, обусловлен изменениями единичных регуляторных генов *TEOSINTE GLUME ARCHITECTURE1* (Do-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 01-04-49191), Федеральной целевой программой “Интеграция” (проект № 2.1-А0075) и государственной программой “Научные школы” (проект № 00-15-97791).

weiler, Doebley, 1997) и *TEOSINTE-BRANCHED1* (Doebley et al., 1997; Wang et al., 1999). Карликовые сорта пшеницы и кукурузы, совершившие “зеленую революцию”, имеют сходные генетические изменения в ортологичных генах *Rht1* и *Rht2* (пшеница), *D8* и *D9* (кукуруза), кодирующих транскрипционные факторы (Peng et al., 1999). По-видимому, и естественный отбор в ходе эволюции морфологических структур также мог оперировать с регуляторными генами и отбирать мутации, изменяющие характер их экспрессии. В обзоре мы постараемся показать первые успехи, достигнутые эволюционной генетикой развития в поисках генов, которые потенциально могли лежать в основе эволюционных преобразований основных морфологических признаков растений, сосредоточившись на признаках структуры побега.

ГЕНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ СТРУКТУРУ ПОБЕГА

Весь цикл развития побеговой системы травянистых растений можно разделить на несколько стадий, каждый вид может проходить только некоторые из них.

1. Вегетативная стадия, которую можно разделить на два этапа: а) развитие розетки: междоузлия сокращены, латеральные меристемы развиваются как вегетативные (характерна для розеточных растений); б) развитие вегетативной части стебля (у розеточных растений – цветonoса): латеральные меристемы развиваются как вегетативные, образуя параклади, междоузлия длинные (присутствует у большинства растений).

2. Стадия формирования соцветия: латеральные меристемы развиваются как флоральные, прицветные листья могут редуцироваться (присутствует у всех растений, развивающих латеральные цветки).

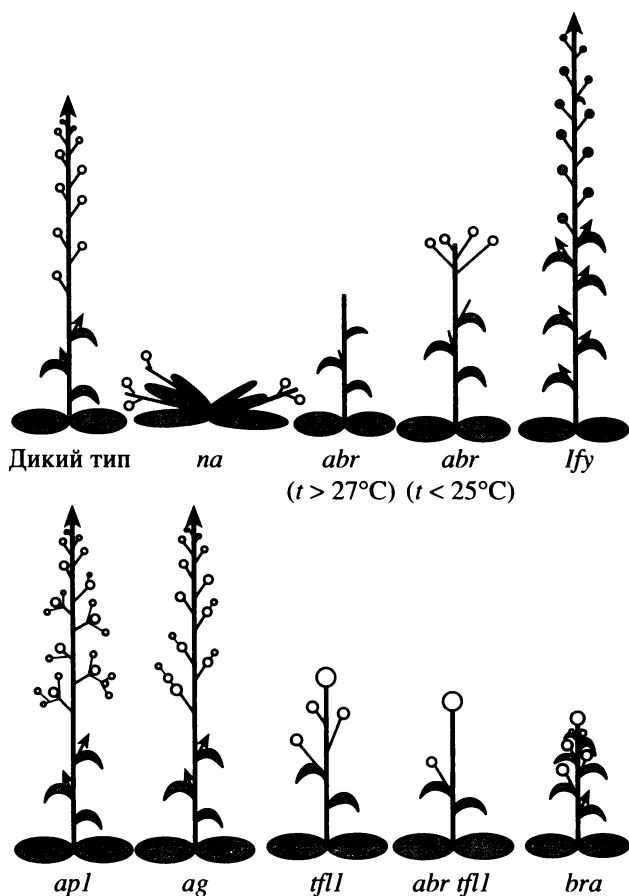
3. Стадия формирования терминального цветка: листовые пазухи неактивны, листья развиваются как органы цветка, развитие терминальной меристемы останавливается, из ее остатков формируется гинцей.

Модельный генетический объект резуховидка Таля, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh., является розеточным растением из семейства Cruciferae и формирует соцветие в виде открытой эбрактеозной кисти, характерное для большинства представителей этого семейства, т.е. растения *A. thaliana* проходят все стадии развития побега, кроме 3-й. Активные исследования на этом растении позволили выявить гены, контролирующие разные стадии развития побега и определяющие структуру соцветия, и показать существование сложных регуляторных взаимодействий между этими генами. Рассмотрим генетический контроль отдельных стадий развития побеговой системы у *A. thaliana*.

Ген, отвечающий за формирование розетки. Доминантная мутация *nana* (*na*) приводит к нару-

шению формирования апикальной меристемы (АМ) цветоноса. Главный цветонос у гомозигот по мутации не развивается. Это приводит к инициации почек в пазухах розеточных листьев и формированию дополнительных цветоносов, развитие которых также нарушено. Их АМ формирует, как правило, один-два цветка и прекращает пролиферацию, в результате чего цветки практически не приподнимаются над поверхностью розетки (рисунок) и мутант напоминает растения вида *Jonopsidium acaule*, которые формируют одиночные цветки в пазухах розеточных листьев. Ранее было показано, что мутация *na* вызывает нарушение чувствительности растений к гиббереллину (Ежова и др., 1997). Следовательно, потеря чувствительности к этому гормону продукта гена *na* делает растения неспособными к формированию цветоноса, но не лишает их способности цвести. Доминантность мутаций *na* позволяет предполагать, что ген *NA* в растениях дикого типа на стадии 1а вегетативного развития подавляет растяжение междоузлий и развитие цветоноса, т.е. отвечает за формирование розетки листьев. На стадии 1б под действием гиббереллина негативное действие продукта гена *NA* снимается, и растение формирует цветонос. Теоретически отсутствие активности этого гена (в случае рецессивной мутации) должно приводить к растяжению всех междоузлий и превращению растений *A. thaliana* в нерозеточные.

Гены, осуществляющие разметку положения флоральных меристем. Необходимым условием для развития цветоноса на стадии 2 является нормальная функция генов *PIN-FORMED* (*PIN*) и *ABRUPTUS/PINOID* (*ABR/PID*), продукты которых участвуют в контроле полярного транспорта ауксина в цветоносе и разметке местоположения латеральных примордиев. Ген *PIN* кодирует белок-транспортер, выносящий ауксин из базальной части клеток в апопласт (Galweiler et al., 1998). Ген *PID/ABR* кодирует специфическую для растений серин-треониновую протеинкиназу (Christensen et al., 2000), которая, по-видимому, способна активировать работу белков-транспортеров, выносящих ауксин из клеток, например, *PIN*-белка (Ежова и др., 2000). У мутантов *pin* и *abr/pid* развитие побега на стадии 1 не нарушено: они формируют розетку и цветоносы с несколькими стеблевыми листьями, число которых такое же, как у растений дикого типа. После этого растения переходят на стадию 2, но сформировать флоральные меристемы (ФМ) не могут, в результате цветонос становится похожим на булавку (рисунок). Экспрессивность мутации *abr* зависит от температуры (Ежова и др., 1999). При температуре ниже 25°C растения формируют соцветие, которое чаще всего напоминает зонтик за счет укорочения верхних междоузлий (рисунок) и нарушения пролиферации АМ (она превращается в булавковидную структуру). По-видимому, протеинкиназа, кодируемая геном *ABR/PID*, при этих условиях частично сохраняет свою активность: при этом



Схематичное изображение структуры побега мутантов *Arabidopsis thaliana*. Стрелками показана пролиферирующая апикальная меристема (АМ) главного и боковых побегов, у мутанта *abr* АМ главного и боковых цветочесов оканчивается булавоковидными структурами.

разметка латеральных примордиев происходит, но ее закономерности нарушаются.

Генетический анализ показал, что мутация *abr* эпистатична по отношению к мутациям в генах *LFY* и *API*, которые отвечают за формирование ФМ: двойные мутанты *abr lfy* и *abr ap1* при температуре 27°C имеют тот же фенотип, что и мутанты *abr* (Ежова и др., 1997, 2000). Это свидетельствует о том, что продукт гена *ABR/PID* необходим на более ранних этапах формирования ФМ, чем гены *LFY* и *API*, о которых речь пойдет ниже.

Гены, отвечающие за формирование ФМ. Ключевую роль в формировании ФМ у *A. thaliana* играет ген *LEAFY (LFY)*, присутствующий в геноме в одной копии и кодирующий транскрипционный активатор, который не имеет гомологий ни с одним из известных белков животных и микроорганизмов (Weigel et al., 1992). Слабая экспрессия гена *LFY* наблюдается уже на вегетативной стадии, а активная – на репродуктивной стадии в латеральных участках АМ, где формируются флоральные примордии

(Weigel et al., 1992; Blázquez et al., 1997; Hempel et al., 1997). Предполагается, что достижение порогового уровня экспрессии гена *LFY* является тем критическим фактором, который обеспечивает переключение АМ с процесса формирования примордиев листьев на процесс формирования ФМ. На стебле мутантов *lfy* вместо цветков формируются боковые побеги в пазухах стеблевых листьев (рисунок). На верхних ярусах соцветия могут формироваться цветки аномальной морфологии с органами, расположенными не в виде мутовок, а спирально, и с уменьшением числа органов (Haughn, Sommerville, 1988; Schultz, Haughn 1991; Weigel et al., 1992).

Сохранение некоторых признаков цветка у мутантов *lfy* связывают с активностью гомеозисного гена *API*, который кодирует транскрипционный фактор, содержащий домен MADS (Mandel et al., 1992), и, с одной стороны, регулирует развитие органов цветка 1 и 2 мутовок, а с другой – частично дублирует функцию гена *LFY* (Irish, Sussex, 1990; Bowman et al., 1993). Мутанты *ap1* так же, как мутанты *lfy*, характеризуются тем, что формируемые ими цветки обладают некоторыми свойствами побегов: в пазухах органов первого круга (у мутанта *ap1* чашелистики превращаются в листья) формируются дополнительные цветки, которые в свою очередь могут формировать цветки третьего порядка (Irish, Sussex, 1990; Bowman et al., 1993; Mandel, Yanofsky, 1995). В результате флоральные единицы у мутанта представлены не отдельными цветками, а латеральными соцветиями, которые можно классифицировать как тирс (рисунок). О совместном участии генов *LFY* и *API* в регуляции формирования ФМ свидетельствует фенотип двойных мутантов *ap1 lfy*: вместо цветов у них формируются боковые побеги, полностью лишённые признаков цветка (Weigel et al., 1992; Huala, Sussex, 1992; Schultz, Haughn, 1993). Экспрессия гена *API* позитивно регулируется транскрипционным белком, кодируемым геном *LFY*, который связывается с регуляторным элементом промотора гена *API* (Parcy et al., 1998; Wagner et al., 1999; Sessions et al., 2000).

Важная роль генов *LFY* и *API* в образовании флоральных примордиев была подтверждена и в экспериментах с трансгенными растениями *A. thaliana*, в которых эти гены конститутивно экспрессировались под контролем активного промотора гена 35S вируса мозаики цветной капусты (Weigel, Nilsson, 1995; Mandel, Yanofsky, 1995; Liljegren et al., 1999) или под собственным промотором (Blázquez et al., 1997). Формирование цветов у трансгенных растений наблюдали значительно раньше и в тех участках, где у растений дикого типа обычно формировались стеблевые листья с пазушными почками. Кроме того, у растений отмечали также формирование терминального цветка, т.е. превращение во ФМ не только латеральных примордиев, которые формируются по бокам АМ, но и самой АМ побега. Интересно, что эктопическая экспрессия гена 35S::API в

мутантах *lfy* не приводила к нормализации морфологии цветков – они имели множественные нарушения, типичные для мутантов *lfy* (Mandel, Yanofsky, 1995). Следовательно, ген *API* оказывает влияние на более поздние стадии формирования ФМ, чем ген *LFY*. С другой стороны, процесс трансформации побеговых меристем во ФМ у растений с конститутивной экспрессией гена *LFY* частично подавлялся мутацией *apl*, что свидетельствует о том, что фенотипические изменения у растений *35S::LFY* по крайней мере частично связаны с активностью гена *API* (Weigel, Nilsson, 1995). Интересно, что оба гена показали способность ускорять цветение и других видов растений. Так, после трансформации генами *35S::LFY* или *35S::API* цитрусовые зацвели уже на следующий год, а не через 6–20 лет (Pena et al., 2001).

Ген *CAULIFLOWER (CAL)* частично дублирует функцию гена *API*. Мутанты *cal* имеют нормальный фенотип, но у двойных мутантов *apl cal* наблюдается превращение ФМ в меристемы соцветия, и соцветие похоже на соцветие цветной капусты (Bowman et al., 1993). Ген *CAL* кодирует транскрипционный фактор, содержащий домен MADS, и имеет высокую гомологию с геном *API* (Kempin et al., 1995).

Ген *AG* также кодирует транскрипционный фактор, содержащий домен MADS (Yanofsky et al., 1990), и отвечает за дифференцировку органов 3 и 4 мутовок и за детерминацию развития ФМ (Bowman et al., 1989, 1991). У мутантов *ag* тычинки заменены на лепестки, а плодolistики – на чашелистики, кроме того, вследствие неограниченной пролиферации ФМ цветок становится “многоэтажным” (рисунок). При выращивании мутантов *ag* на коротком дне ФМ превращается в меристему побега и из центра цветков развиваются соцветия с несколькими цветками (Okamoto et al., 1996). Трансгенные растения, в которых эктопически экспрессировался ген *AG (35S::AG)*, были похожи на растения с эктопической экспрессией генов *LFY* и *API*, т.е. зацвели раньше и формировали терминальные цветки на главной оси и на всех боковых осях, что свидетельствует об участии гена *AG* и в процессе формирования ФМ (Mizukami, Ma, 1997). Ген *AG* так же, как и ген *API*, находится под контролем гена *LFY* (Busch et al., 1999).

Гены, подавляющие развитие терминального цветка. В растениях дикого типа превращению АМ главного и боковых побегов во ФМ препятствуют гены *TERMINAL FLOWER1 (TFL1)* и *TERMINAL FLOWER2 (TFL2)* (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Alvares et al., 1992; Ohshima et al., 1997; Larsson et al., 1998). У мутантов по генам *tfl1* и *tfl2* цветение наступает значительно раньше, чем у растений дикого типа, и вскоре после индукции цветения наблюдается превращение апикальной меристемы побега во флоральную. В результате у мутантов *tfl1* и *tfl2* образуется терминальный цветок, т.е. соцветие открытого типа, характерное для *A. thaliana*, превращается в соцветие закрытого типа (рисунок). Формирование терминального цветка у мутантов *tfl1* связано с тем,

что при отсутствии нормального продукта гена *TFL1* экспрессия генов *LFY* и *API*, отвечающих за формирование флоральной меристемы, обнаруживается не только в периферических участках АМ (как у растений дикого типа), но также и в центральной зоне АМ (Weigel et al., 1992; Bowman et al., 1993; Gustafson-Brown et al., 1994; Bradley et al., 1997). У двойного мутанта *abr tfl1* при температуре выше 27°C также формируется терминальный цветок, а латеральные цветки отсутствуют вследствие нарушения активности гена *ABR*. В результате соцветие мутанта состоит из одного терминального цветка (рисунок).

Формирование терминального цветка у растений *A. thaliana* с эктопической экспрессией генов *LFY* и *API* свидетельствует о том, что эти гены могут негативно регулировать активность гена *TFL1* (Weigel, Nilsson, 1995; Mandel, Yanofsky, 1995; Liljegren et al., 1999; Ratcliffe et al., 1999).

Гены, подавляющие развитие брактлей. У *A. thaliana*, как и у большинства представителей семейства крестоцветных, соцветие эбрактеозное, т.е. при переходе растений на стадию 2 происходит подавление развития прицветных листьев (брактлей). До последнего времени считалось, что за редукцию брактлей у *A. thaliana* отвечает ген *LFY*, поскольку у мутантов *lfy* аномальные цветки иногда сопровождаются брактлеями (Schultz, Naughn, 1991; Weigel et al., 1992). Исследование нового мутанта свидетельствует о том, что редукция прицветного листа у *A. thaliana* осуществляется главным образом под влиянием гена, названного *BRACTEA (BRA)* (Ежова, 1999). У мутанта *bra* все цветки закладываются в пазухах брактлей, кроме этого у него наблюдается формирование терминального цветка (рисунок). Таким образом, в результате рецессивной мутации в одном гене соцветие мутанта превращается из открытого эбрактеозного в закрытое брактеозное.

Анализ фенотипа двойного мутанта *bra lfy* обнаружил у него усиление способности формировать брактлей по сравнению с обеими родительскими формами (Ежова, Пенин, 2001). Эта особенность позволяет предполагать, что ген *LFY* может осуществлять позитивную регуляцию гена *BRA*, супрессирующего развитие прицветных листьев.

Гены – потенциальные участники эволюции структуры побега. Таким образом, у *A. thaliana* обнаружены мутации, которые приводят к изменению таксономических признаков структуры побега. Следовательно, гены, в которых возникли мутации, отвечают за развитие побега, характерного именно для данного вида. Действие этих генов определяет судьбу меристем побега, а следовательно, и его структуру. Идентификация с помощью мутационного анализа генов, контролирующих таксономические признаки, – исходный и центральный этап исследований в области эволюционной генетики развития. Все эти гены – потенциальные участники эволюционных преоб-

разований структуры побега. Для подтверждения возможного участия генов в эволюции морфологических структур необходимо убедиться в существовании генов-ортологов² у других видов растений и показать, что характер их экспрессии одинаков у видов со сходной морфологической структурой таксономического признака, а также убедиться в том, что у близкородственных видов с иной морфологической структурой тех же признаков характер экспрессии генов-ортологов различается. При этом, однако, нужно учитывать, что изменения характера экспрессии изучаемого гена не обязательно связаны с изменениями его регуляторных участков (цис-регуляторных элементов), но могут быть вызваны изменениями вышестоящих регуляторных генов. Например, усиление экспрессии гена *LFY*, раннее зацветание и формирование терминального цветка наблюдаются при эктопической экспрессии гена *CONSTANT (35S::CO)*, который регулирует время зацветания и экспрессию гена *LFY* (Simon et al., 1996). Таким образом, для выявления истинных причин изменений морфологии необходимо достаточно полное знание генетики морфогенеза. Эксперименты по трансформации интересующим геном близкородственных видов также являются хорошим способом для выяснения истинной связи изменений морфологических признаков с генетическими изменениями конкретного гена.

Сейчас гены, контролирующие важнейшие таксономические признаки структуры соцветия, идентифицированы не только у *A. thaliana*, но и у других цветковых растений. У растения из семейства норичниковых, львиного зева *Antirrhinum majus*, формирование ФМ находится под контролем ортолога *LFY* – гена *FLORICAULA (FLO)*, белковый продукт которого имеет высокую гомологию (70%) с белком *LFY* и так же, как ген *LFY*, присутствует в геноме в одной копии (Coen et al., 1990). У *A. majus*, так же, как и у *A. thaliana*, соцветие открытого типа, и ген *FLO* экспрессируется только по бокам АМ (в формирующейся ФМ), а не в ее центральной зоне. Кроме того, ген *FLO* экспрессируется в примордиях прицветных листьев (у *A. majus*, в отличие от *A. thaliana*, цветки сидят в пазухах брактеей) (Coen et al., 1990). Мутанты *flo* после перехода на репродуктивную стадию развития меняют месторасположение с супротивного на очередное, но вместо цветков формируют боковые побеги (Carpenter, Coen, 1990; Coen et al., 1990). Показано, что ген *FLO* так же, как и ген *LFY*, является регулятором нижестоящих регуляторных генов, отвечающих за последующую дифференцировку ФМ (Hantke et al., 1995; McSteen et al., 1998).

Ортологи генов *LFY/FLO*, гены *NFL1* и *NFL2* (*Nicotiana FLO/LFY*), обнаружены у табака *Nicoti-*

ana tabacum (семейство пасленовых), имеющего закрытый тип соцветия (Kelly et al., 1995). В отличие от генов *LFY/FLO* экспрессия генов *NFL1* и *NFL2* наблюдается также в центральной зоне АМ соцветия, что и приводит к формированию терминального цветка. Ортолог генов *LFY/FLO*, ген *ALF*, найден и у другого представителя семейства пасленовых – петунии *Petunia hybrida*, также имеющей закрытый тип соцветия. Мутация *alf* приводит к трансформации терминального цветка в побег (Souer et al., 1998). Превращение цветков в побеги характерно и для мутанта *falsiflora* томата *Lycopersicon esculentum*. Белок, кодируемый геном *FALSIFLORA*, имеет 90%-ную гомологию с белками *NFL1* табака и *ALF* петунии и 80 и 70%-ную гомологию с белками *FLO* и *LFY* соответственно (Molinero-Rosales et al., 1999). У томата так же, как у табака и петунии, соцветия закрытые, и экспрессия гена *FA* в растениях дикого типа наблюдается не только во ФМ, но и в АМ.

Ген *UNIFOLIATA* (другое его название – *PEAFLO*) гороха *Pisum sativum* также отвечает за формирование ФМ и является гомологом генов *LFY/FLO*, однако в отличие от них он имеет еще одну функцию – участвует в контроле морфогенеза сложного листа гороха. Это видно из фенотипа мутанта *uni*, характеризующегося нарушением функций гена *UNIFOLIATA*: у мутанта нарушается формирование цветков (вместо них формируются побегоподобные структуры) и одновременно сложный лист превращается в простой (Hofer et al., 1997). Ортолог *LFY/FLO* обнаружен у *Eucalyptus globules*. Ген *ELF1* эвкалипта имеет такой же характер экспрессии, что и ген *LFY*. Трансгенные растения *A. thaliana*, несущие ген *ELF1* под промотором *35S* так же, как растения *35S::LFY*, формируют цветки на месте побегов (Southerton et al., 1998).

У риса *Oryza sativa* выделен ген *RFL*, имеющий то же число и положение интронов, что и гены *LFY* и *FLO*, а его продукт имеет 44 и 48%-ную гомологию с продуктами соответствующих генов (Kyozuka et al., 1998). Ген *RFL* экспрессировался в апикальных участках молодых метелок, но не во ФМ. Предполагается, что этот ген участвует в процессе развития метелок и их ветвлении, но не в формировании ФМ, т.е. не является ортологом генов *LFY* и *FLO*. Об этом свидетельствовал и фенотип растений *A. thaliana*, конститутивно экспрессирующих ген *RFL* под промотором *35S*. Только 2 из 100 трансгенных растений формировали терминальный цветок, у всех растений наблюдались аномалии развития семядолей, листьев, лепестков и тычинок. Полученные данные свидетельствуют о том, что генетические механизмы формирования ФМ у злаков могут быть иными, чем у двудольных растений, и указывают на необходимость дальнейших генетических исследований. По-видимому, гены *FLO/LFY* и *RFL* произошли от одного предкового гена, но в процессе эволюции их функции разошлись (Kyozuka et al., 1998).

² Ортологи – гомологичные гены, выполняющие сходные функции, паралоги – гомологичные гены, которые в процессе эволюции приобрели разные функции.

У сосны *Pinus radiata* выявлены два гомолога генов *LFY/FLO*: *NEEDLY (NLY)* и *PrFLL*³ (Mouradov et al., 1998). Продукты этих генов имеют значительные отличия от продуктов генов *LFY* и *FLO*: у них отсутствуют богатый пролином домен на N-конце и кислый район в середине белка, которые предположительно важны для функционирования белка как транскрипционного фактора. Изучение гена *NLY* показало, что он экспрессируется в участках закладки женских и мужских стробиллов и на начальных этапах их развития. Трансформация растений *A. thaliana* геном *NLY* под контролем промотора *35S (35S::NLY)* приводила к раннему цветению, метаморфозу побегов в цветки и формированию терминального цветка. Более того, ген *NLY* под контролем промотора гена *LFY* был способен супрессировать фенотип мутанта *lfy-26*. Эти эксперименты доказывают, что, несмотря на выявленные структурные отличия от генов *LFY* и *FLO*, ген *NLY* является истинным их ортологом. Гомологи генов *LFY/FLO* найдены и у представителей класса гнетовых *Gnetum gnemon* и *Welwitschia mirabilis*, однако анализ их функций не проводился (Frohlich, Meyerowitz, 1997). Наличие ортологов генов *LFY/FLO* у голо- и покрытосеменных растений позволяет предполагать, что эти гены участвовали в возникновении репродуктивных органов у предковых форм семенных растений.

Особенности экспрессии ортологов *LFY/FLO* у видов покрытосеменных с открытым и закрытым типом соцветий свидетельствуют также о возможном участии этих генов в эволюции структуры соцветий. Так, у растений с открытыми соцветиями – *A. thaliana*, *A. majus* – гены *LFY* и *FLO* экспрессировались только в латеральных, но не в центральной, зонах АМ соцветий. У растений с закрытыми соцветиями – у табака, томатов, *Impatiens balsamina*, петунии – значительный уровень экспрессии этих генов наблюдали и в центральной зоне АМ, что приводило к формированию терминального цветка (Kelly et al., 1995; Pouteau et al., 1997; Pnueli et al., 1998; Souer et al., 1998).

Как отмечалось выше, у мутанта *tfll A. thaliana* на верхушке соцветий формируется терминальный цветок. У *A. majus* также имеется мутант *centroradialis (cen)* с закрытым типом соцветия (Bradley et al., 1996). Гены-ортологи *TFL1* и *CEN* кодируют высокоомологичные белки (70% гомологии), напоминающие фосфатидилэтанолaminsвязывающие белки животных, функция которых до конца не известна (Bradley et al., 1997; Ohshima et al., 1997). Оба гена экспрессируются в центральной

зоне АМ главного и боковых побегов и препятствуют экспрессии в ней генов, отвечающих за формирование ФМ (Shannon, Meeks-Wagner, 1993; Gustafson-Brown et al., 1994; Ratcliffe et al., 1998, 1999). Ортологи генов *TFL1* и *CEN* выделены и у табака *Nicotiana tabacum*. Эти гены *CET2* и *CET4* имеют 97%-ное сходство нуклеотидной последовательности кодирующей части гена, что, очевидно, связано с удвоением одного предкового гена у аллотетраплоидного табака. Кодируемые ими белки имеют 83%-ную гомологию с продуктом гена *CEN* (Amaya et al., 1999). Гены экспрессируются в АМ боковых побегов на начальных этапах ее развития, но не в АМ главного побега. При переходе боковых побегов к цветению их экспрессия в АМ побегов прекращается. Отсутствие экспрессии генов *CET2* и *CET4* в АМ главного побега и связанная с этим экспрессия генов *NFL1* и *NFL2* в этом районе (Kelly et al., 1995) приводят к формированию терминального цветка и закрытию соцветия.

Таким образом, сравнительный анализ структуры соцветий растений разных видов и характера экспрессии в них ортологов генов *LFY/FLO*, вызывающих формирование ФМ, и *TFL1/CEN*, поддерживающих недифференцированное состояние АМ, свидетельствует о том, что место экспрессии этих генов определяет формирование открытого или закрытого типов соцветия. Обнаружены и отклонения от выявленных закономерностей. Так, гомолог гена *CEN* и *TFL1* томата – ген *SELF-PRUNING (SP)* экспрессируется во всех участках АМ (Pnueli et al., 1998), что, однако, не препятствует экспрессии в ней ортолога генов *LFY/FLO* и формированию закрытого соцветия (Molinero-Rosales et al., 1999).

У *Jonopsidium acaule* в отличие от большинства видов крестоцветных не формируется цветонос, и единичные цветки развиваются прямо из пазух розеточных листьев. Другие виды рода *Jonopsidium*, а также виды близкого рода *Cochlearia* формируют цветоносы, следовательно, утрата цветоноса у *J. acaule* может быть результатом достаточно простых генетических изменений предковых форм, имевших цветоносы (Shu et al., 2000). У *J. acaule* выявлены гены *vcLFY1* и *vcLFY2*, показавшие ~90%-ное сходство нуклеотидных последовательностей экзонов с геном *LFY A. thaliana*. Активная экспрессия этих генов наблюдалась не только во ФМ, но и в брактях (как у львиного зева), а также в АМ побега. Похожий характер экспрессии, раннее зацветание, формирование цветков в пазухах розеточных листьев, а также развитие брактлей наблюдали у *A. thaliana* и петунии, конститутивно экспрессирующих ген *LFY* под промотором *35S* (Weigel, Nilsson, 1995; Souer et al., 1998). Это позволило предположить, что раннее цветение и формирование цветков из пазух листьев розетки у *J. acaule* также является результатом усиленной экспрессии генов *vcLFY* (Shu et al., 2000). При этом, однако, остается неясным, почему у *J. acaule* все же

³ Ген сосны *PrFLL*, по-видимому, участвует в формировании мужских репродуктивных структур, так как экспрессируется в молодых мужских, но не в женских стробилах (Mellerowicz et al., 1998), т.е. является паралогом гена *NLY*. Об этом свидетельствует и довольно низкий уровень гомологии продуктов *NLY* и *PrFLL* – 61% (для сравнения: продукты генов двух разных видов *LFY* и *FLO* имеют 70%-ную гомологию).

не формируется цветонос и терминальный цветок (они есть у трансгенных растений). Нельзя исключить, что отсутствие цветоноса связано с изменением экспрессии других генов, действие которых направлено именно на подавление развития цветоноса (например, ортолога гена *NA*, о котором писалось выше). По-видимому, подобного рода исследования следует проводить на видах, которые отличаются друг от друга только по отдельным признакам, касающимся структуры цветоносов.

Таким образом, исследования показали существование базовых генов, контролирующих таксономические признаки побеговой системы, ортологи которых имеются у разных видов растений. В настоящее время выявлены и регуляторные гены, контролирующие таксономические признаки структуры цветка (MADS-боксодеирующие гены, контролирующие дифференцировку органов цветка; гены, контролирующие признак актиноморфности-зигоморфности) и листа (гомеобоксодеирующие *KNOTTED*-подобные гены). Исследованиям в этих направлениях посвящено огромное число публикаций (Coen, Nugent, 1994; Baum, 1998; Theissen, 2000). Экспериментальные исследования на мутантах и трансгенных растениях, а также изучение характера экспрессии этих регуляторных генов у видов с разной структурой побега, цветка, листа подтверждают гипотезу о том, что изменение характера экспрессии единичных регуляторных генов – тип генетической изменчивости, который может поставлять ценный материал для естественного отбора и лежать в основе эволюционных преобразований морфологических структур.

Гены, контролирующие таксономические признаки, могут использоваться в молекулярно-филогенетических исследованиях. Ранее в большинстве исследований по молекулярной систематике использовали хлоропластные гены (например, ген *rbSL*) и ядерные гены рРНК. Эти гены мультикопийны и кодируют важнейшие структурные белки. Изменения нуклеотидной последовательности этих генов, выявляемые при молекулярно-филогенетическом анализе, как правило, нейтральны для организмов и происходят случайно в области допустимых, не нарушающих функцию, вариантов. Случайность таких нейтральных изменений, способная приводить к возникновению видимости родственных связей, по-видимому, является основной причиной противоречий данных молекулярной систематики и филогенетического анализа, построенного на основании сравнительной морфологии (Frohlich, 1999; Doyle, 1998).

Большинство генов, контролирующих таксономические морфологические признаки, являются регуляторными. Дупликации этих генов и последующие изменения структуры могут приводить к изменению их функции за счет изменения специфичности связывания с ДНК или смены белкового партнера (Frohlich, 1999). Если учесть, что изменения в этих генах связаны с изменениями мор-

фологии, становится очевидным, что они должны подвергаться интенсивному направленному отбору. Неслучайность изменений структуры генов, контролирующих таксономические признаки и выявляемых при анализе молекулярной филогении, а также их неразрывная связь с морфологическими изменениями делают эти гены ценнейшим инструментом в молекулярно-филогенетических исследованиях и позволяют оценивать роль изменений их молекулярной структуры в морфологической эволюции (Kramer et al., 1998; Winter et al., 1999; Theissen et al., 2000). Выявление генов, контролирующих важнейшие таксономические признаки морфологической структуры растений, изучение молекулярной эволюции этих генов и анализ характера их экспрессии в растениях из разных таксономических групп – это новые подходы в эволюционной биологии, позволяющие надеяться, что в ближайшие годы будет разработана новая генетическая модель морфологической эволюции растений.

Авторы выражают благодарность А.А. Пенину за помощь в подготовке иллюстративного материала и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ежова Т.А. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. как модельный объект для изучения генетического контроля морфогенеза // Генетика. 1999. Т. 35. № 11. С. 1522–1537.
- Ежова Т.А., Ондар У.Н., Солдатова О.П., Маманова Л.Б. Генетическое и физиологическое изучение карликовых мутантов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 5. С. 344–351.
- Ежова Т.А., Солдатова О.П., Коф Э.М. Участие гена *ABRUPTUS*, контролирующего морфогенез *Arabidopsis thaliana*, в регуляции роста и морфогенеза в культуре *in vitro* // Физиология растений. 1999. Т. 6. № 6. С. 865–870.
- Ежова Т.А., Солдатова О.П., Калинина А.Ю. и др. Взаимодействие генов *ABRUPTUS/PINOID* и *LEAFY* в процессе флорального морфогенеза у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Генетика. 2000. Т. 36. № 12. С. 1–6.
- Ежова Т.А., Пенин А.А. *BRACTEA (BRA)* – новый ген *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., отвечающий за формирование открытого эбрактеозного соцветия // Там же. 2001. Т. 37. № 10. С. 1–4.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Alvares J., Guli C.L., Yu X.-H., Smyth D.R. *terminal flower*: a gene affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. 1992. V. 2. P. 103–116.
- Amaya I., Ratcliffe O.J., Bradley D.J. Expression of *CENTRODIALIS (CEN)* and *CEN*-like genes in tobacco reveals a conserved mechanism controlling phase change in diverse species // Ibid. 1999. V. 11. P. 1405–1418.
- Baum D. The evolution of plant development // Curr. Opin. Plant Biol. 1998. V. 1. P. 79–86.
- Blázquez M., Soowal L., Lee I., Weigel D. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis* // Development. 1997. V. 124. P. 3835–3844.
- Bradley D., Carpenter R., Copsey L. et al. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum* // Nature. 1996. V. 376. P. 791–797.

- Bradley D., Ratcliffe O., Vincent C. et al. Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis* // Science. 1997. V. 275. P. 80–83.
- Bowman J.L., Smyth D.R., Meyerowitz E.M. Genes directing flower development in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1989. V. 1. P. 37–52.
- Bowman J.L., Smyth D.R., Meyerowitz E.M. Genetic interaction among floral homeotic genes of *Arabidopsis* // Development. 1991. V. 112. P. 1–20.
- Bowman J.L., Alvarez J., Weigel D. et al. Control of flower development in *Arabidopsis* by *ATALPEA1* and interacting genes // Ibid. 1993. V. 119. P. 724–743.
- Busch M.A., Bomblies K., Weigel D. Activation of a floral homeotic gene in *Arabidopsis* // Science. 1999. V. 285. P. 585–587.
- Carpenter R., Coen E.S. Floral homeotic mutations produced by transposon-mutagenesis in *Antirrhinum majus* // Genes Devel. 1990. V. 4. P. 1483–1493.
- Christensen S.K., Dagenais N., Chory J. et al. Regulation of auxin response by protein kinase *PINOID* // Cell. 2000. V. 100. P. 469–478.
- Coen E. S., Romero J. M., Doyle S. et al. *floricaula*: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus* // Ibid. 1990. V. 63. P. 1311–1322.
- Coen E. S., Nugent J. M. Evolution of flowers and inflorescences // Development. 1994. V. 120. P. 107–116.
- Doebley J., Stec A., Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize // Nature. 1997. V. 386. P. 485–488.
- Doebley J., Lukens L. Transcriptional regulators and the evolution of plant form // Plant Cell. 1998. V. 10. P. 1075–1082.
- Dorweiler J., Doebley J. Developmental analysis of *TEOSINTE GLUME ARCHITECTURE-1*: A key locus in the evolution of maize (Poaceae) // Amer. J. Bot. 1997. V. 84. P. 1313–1322.
- Doyle J.A. Molecules, morphology, fossils, and the relationship of angiosperms and Gnetales // Mol. Phylogenet. Evol. 1998. V. 9. P. 448–462.
- Frohlich M.W. MADS about Gnetales // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 8811–8813.
- Frohlich M.W., Meyerowitz E.M. The search for flower homeotic gene homologs in basal angiosperms and Gnetales - A potential source of data on the evolutionary origin of flowers // Int. J. Plant Sci. 1997. V. 158. P. 131–142.
- Galweiler L., Guan C., Muller A. et al. Regulation of polar auxin transport by *AtPIN1* in *Arabidopsis* vascular tissue // Science. 1998. V. 282. P. 2226–2230.
- Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1940.
- Gustafson-Brown C., Savidge B., Yanofsky M.F. Regulation of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA* // Cell. 1994. V. 76. P. 131–143.
- Hantke S. S., Carpenter R., Coen E. S. Expression of *floricaula* in single cell layers of periclinal chimeras activates downstream homeotic genes in all layers of floral meristems // Development. 1995. V. 121. P. 27–35.
- Haughn G.W., Sommerville C.R. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis* // Genes Devel. 1988. V. 9. P. 73–89.
- Hempel F.D., Weigel D., Mandel M.A. et al. Floral determination and expression of floral regulatory genes in *Arabidopsis* // Development. 1997. V. 124. P. 3845–3853.
- Hofer J., Turner L., Hellens R. et al. *UNIFOLIATA* regulates leaf and flower morphogenesis in pea // Current Biology. 1997. V. 7. P. 581–587.
- Huala E., Sussex I.M. *LEAFY* interacts with floral homeotic genes to regulate *Arabidopsis* floral development // Plant Cell. 1992. V. 4. P. 901–913.
- Irish V., Sussex I.M. Function of the *apetalal* gene during *Arabidopsis* floral development // Ibid. 1990. V. 2. P. 741–753.
- Kelly A. J., Bonnlander M. B., Meeks-Wagner D. R. *NFL*, the tobacco homolog of *FLORICAULA* and *LEAFY*, is transcriptionally expressed in both vegetative and floral meristems // Ibid. 1995. V. 7. P. 225–234.
- Kempin S.A., Savidge B., Yanofsky M.F. Molecular basis of cauliflower phenotype in *Arabidopsis* // Science. 1995. V. 267. P. 522–525.
- Kramer F. R., Dorit R. L., Irish V. F. Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development: Duplication and divergence within the *APETALA3* and *PISTILLATA* MADS-box gene lineages // Genetics. 1998. V. 149. P. 765–783.
- Kyozuka J., Konishi S., Nemoto K. et al. Down-regulation of *RFL*, the *FLO/LFY* homolog of rice, accompanied with panicle branch initiation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 1979–1982.
- Larsson A.S., Landberg K., Meeks-Wagner D.R. The *TERMINAL FLOWER2 (TFL2)* gene controls the reproductive transition and meristem identity in *Arabidopsis thaliana* // Genetics. 1998. V. 149. P. 597–605.
- Liljgren S.J., Gustafson-Brown C., Pinyopich A. et al. Interactions among *APETALA1*, *LEAFY*, and *TERMINAL FLOWER1* Specify Meristem Fate // Plant Cell. 1999. V. 11. P. 1007–1018.
- Mandel M.A., Gustafson-Brown C., Savidge B. et al. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1* // Nature. 1992. V. 360. P. 273–277.
- Mandel M.A., Yanofsky M.F. A gene triggering flower development in *Arabidopsis* // Ibid. 1995. V. 377. P. 522–524.
- McSteen P. C., Vincent C. A., Doyle S. et al. Control of floral homeotic gene expression and organ morphogenesis in *Antirrhinum* // Development. 1998. V. 125. P. 2359–2369.
- Mellerowicz E.J., Horgan K., Walden A. et al. *PRFLL* - a *Pinus radiata* homologue of *FLORICAULA* and *LEAFY* is expressed in buds containing vegetative shoot and undifferentiated male cone primordial // Planta. 1998. V. 206. P. 619–629.
- Mizukami Y., Ma H. Determination of *Arabidopsis* floral meristem identity by *AGAMOUS* // Plant Cell. 1997. V. 9. P. 393–408.
- Molinero-Rosales N., Jamilena M., Zurita S. et al. *FALSIFLORA*, the tomato orthologue of *FLORICAULA* and *LEAFY*, controls flowering time and floral meristem identity // Plant J. 1999. V. 20. P. 685–693.
- Mouradov A., Glassick T., Hamdorf B. et al. *NEEDLY*, a *Pinus radiata* ortholog of *FLORICAULA/LEAFY* genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 6537–6542.
- Ohshima S., Murata M., Sakamoto W. et al. Cloning and analysis of the *Arabidopsis* gene *TERMINAL FLOWER1* // Mol. Gen. Genet. 1997. V. 254. P. 186–194.
- Okamoto J.K., Boer B.G.W., den, Lotys-Prass C. et al. Flowers into shoots: Photo and hormonal control of a meristem identity switch in *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 13 831–13 836.
- Parcy F., Nilsson O., Busch M. A. et al. A genetic framework for floral patterning // Nature. 1998. V. 395. P. 561–566.
- Pena L., Martin-Trillo M., Juarez J. et al. Constitutive expression of *Arabidopsis* *LEAFY* or *APETALA1* genes in citrus reduces their generation time // Nat. Biotechnol. 2001. V. 19. P. 263–267.

- Peng J., Richards D.E., Hartley N.M. et al. "Green revolution" genes encode mutant gibberellin response regulators // *Nature*. 1999. V. 400. P. 256–261.
- Pnueli L., Carmel-Goren L., Hareven D. et al. The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1* // *Development*. 1998. V. 125. P. 1979–1989.
- Pouteau S., Nicholls D., Tooke F. et al. The induction and maintenance of flowering in *Impatiens* // *Ibid.* 1997. V. 124. P. 3343–3351.
- Ratcliffe O.J., Amaya I., Vincent C.A. et al. A common mechanism controls the life cycle and architecture of plants // *Ibid.* 1998. V. 125. P. 1609–1615.
- Ratcliffe O.J., Bradley D.J., Coen E.S. Separation of shoot and floral identity in *Arabidopsis* // *Ibid.* 1999. V. 126. P. 1109–1120.
- Schultz E.A., Haughn G.W. *LEAFY*, a homeotic gene that regulates inflorescence development in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. 1991. V. 3. P. 771–781.
- Schultz E.A., Haughn G.W. Genetic analysis of the floral initiation process (FLIP) in *Arabidopsis* // *Development*. 1993. V. 119. P. 745–765.
- Sessions A., Yanofsky M.F., Weigel D. Cell-cell signaling and movement by the floral transcription factors *LEAFY* and *APETALA1* // *Science*. 2000. V. 289. P. 779–781.
- Shannon S., Meeks-Wagner D.R. A mutation in the *Arabidopsis* *TFL1* gene affects inflorescence meristem development // *Plant Cell*. 1991. V. 3. P. 877–892.
- Shannon S., Meeks-Wagner D.R. Genetic interactions that regulate inflorescence development in *Arabidopsis* // *Ibid.* 1993. V. 5. P. 639–655.
- Shu G., Amaral W., Hileman L.C., Baum D.A. *LEAFY* and the evolution of rosette flowering in violet cress (*Jonopsidium acaule*, Brassicaceae) // *Amer. J. Bot.* 2000. V. 87. P. 634–641.
- Simon R., Igeño M.J., Coupland G. Activation of floral meristem identity genes in *Arabidopsis* // *Nature*. 1996. V. 382. P. 59–62.
- Souer E., Krol A., van der Kloos D. et al. Genetic control of branching pattern and floral identity during *Petunia* inflorescence development // *Development*. 1998. V. 125. P. 733–742.
- Southerton S.G., Strauss S.H., Olive M.R. et al. Eucalyptus has a functional equivalent of the *Arabidopsis* floral meristem identity gene *LEAFY* // *Plant Mol. Biol.* 1998. V. 37. P. 897–910.
- Theissen G. Evolutionary developmental genetics of floral symmetry: the revealing power of Linnaeus' monstrous flower // *BioEssays*. 2000. V. 22. P. 209–213.
- Theissen G., Becker A., Di Rosa A. et al. A short history of MADS-box genes in plants // *Plant Mol. Biol.* 2000. V. 42. P. 115–149.
- Wagner D., Sablowski R. W. M., Meyerowitz E. M. Transcriptional activation of *APETALA1* by *LEAFY* // *Science*. 1999. V. 285. P. 582–584.
- Wang R.L., Stec A., Hey J. et al. The limits of selection during maize domestication // *Nature*. 1999. V. 398. P. 236–239.
- Weigel D., Alvarez J., Smyth D.R. et al. *LEAFY* controls floral meristem identity in *Arabidopsis* // *Cell*. 1992. V. 69. P. 843–859.
- Weigel D., Nilsson O. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants // *Nature*. 1995. V. 377. P. 495–500.
- Winter K.-U., Becker A., Münster T. et al. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related to conifers than to flowering plants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1999. V. 96. P. 7342–7347.
- Yanofsky M.F., Ma H., Bowman J.L. et al. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors // *Nature*. 1990. V. 346. P. 35–39.

Genes Controlling Inflorescence Structure and Their Possible Role in Evolution

T. A. Ezhova and O. A. Sklyarova

Biological Faculty, Moscow State University, Vorob'evy gory, Moscow, 119899 Russia

Abstract—Structural features of the shoot system and inflorescence are the most important morphological features, on which plant systematics are based. The present review provides information on the genetic control of shoot morphogenesis in the model plant *Arabidopsis thaliana*. The results obtained made it possible to reveal a small group of genes responsible for the main taxonomic features of the shoot structure in this species. Cloning of these genes opened new avenues for directed search of homologous genes in other plants. Comparative analysis of the shoot structure and studies of the function and expression of these genes in various plants suggest that morphological evolution may be based on changes in the pattern of expression of single regulatory genes.

Key words: evolution of plant development, genetics of shoot morphogenesis.

УДК 597.5.591.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ РЫБ КАК СЛЕДСТВИЕ ДИВЕРГЕНЦИИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ТРАЕКТОРИЙ¹

© 2001 г. М. В. Мина

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
119991 Москва, ГСП-1, ул. Вавилова, д. 26

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

На примере африканских усачей (комплекс *Barbus intermedius*) демонстрируются возможности исследования онтогенетических изменений морфологических признаков рыб посредством построения многомерных “онтогенетических каналов”, внутри которых проходят индивидуальные онтогенетические траектории. Расположение онтогенетических каналов позволяет судить о том, как в процессе индивидуального развития возникают различия взрослых особей по морфологическим признакам, как формируется их морфологическое разнообразие.

Ключевые слова: онтогенетические каналы, *Barbus intermedius*, метод главных компонент, пропорции черепа, популяции, симпатрическое видообразование.

ЗАДАЧА ИССЛЕДОВАНИЯ

Говоря о морфологическом разнообразии представителей какой-либо группы (таксона, популяции) животных, в том числе рыб, обычно имеют в виду разнообразие взрослых особей, характеризующее суммой различий между этими особями по признакам фенотипа. Основное проявление эволюции состоит в диверсификации, увеличении морфологического разнообразия потомков общего предка, приводящем в конечном счете к формированию морфологически различных видов и таксонов более высоких рангов.

Обнаруживая различие по морфологическому признаку между взрослыми особями, представляющими группы, происходящие от общего предка, мы можем предполагать, что изменился путь формирования этого признака в онтогенезе.

Проблеме соотношения онтогенетических и филогенетических изменений посвящено множество работ (Gould, 1977; Alberch et al., 1979; Heterochrony..., 1988), и актуальность исследований в этой области не вызывает сомнений. Вопрос в том, как проводить такие исследования, имея дело с природными популяциями. Этот вопрос мы и попытаемся рассмотреть.

При сравнении взрослых особей, представляющих разные виды и внутривидовые группировки рыб, наиболее впечатляющие различия между ними наблюдаются в морфологических пропорциях. Для того чтобы понять, как эти различия возникают, необходимо проследить формирова-

ние пропорций в онтогенезе сравниваемых особей. В идеальном варианте мы должны оперировать не точками, представляющими особей в пространстве признаков, а линиями, каждая из которых описывает изменения положения особи в этом пространстве на протяжении онтогенеза, т.е. “онтогенетическими траекториями” (Alberch et al., 1979). Понятно, однако, что, имея дело с популяциями в природе, получить данные, необходимые для построения таких линий, практически невозможно. Остается судить о форме онтогенетической траектории по описанию, составленному на основании “статических” данных. Это описание представляет собой линию, построенную по оценкам состояний признака у особей разного возраста.

Когда нет возможности определить с достаточной точностью возраст каждой особи, приходится ограничиваться рассмотрением зависимости пропорций от размеров особи, сводя задачу к анализу аллометрии в широком понимании этого термина, не подразумевающей определенную форму математического выражения исследуемой зависимости параметра формы от размеров индивидуума (Gould, 1966). При этом линия индивидуальной онтогенетической аллометрии отождествляется с индивидуальной онтогенетической траекторией, хотя, строго говоря, эти понятия не эквивалентны, поскольку при одном и том же размере особи могут иметь разный возраст, так что, например, совпадающим онтогенетическим траекториям могут соответствовать несовпадающие линии онтогенетической аллометрии.

Проблема соотношения траекторий, описанных по результатам слежения за конкретными особями, и траекторий, построенных по оценкам

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 97-04-49819, 00-04-48050 и 00-15-97792).

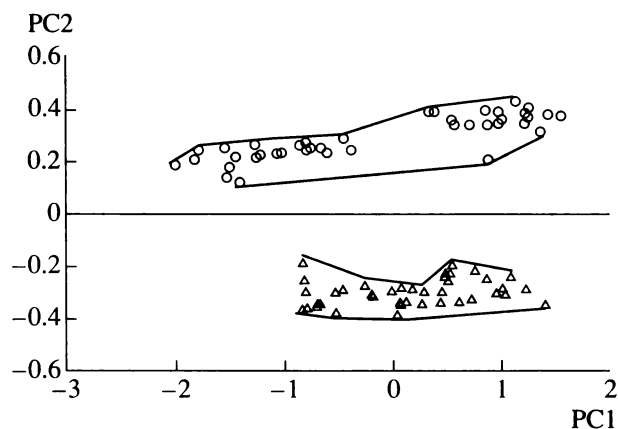


Рис. 1. Онтогенетические каналы усачей *Barbus intermedius* генерализованной формы из р. Гумара (○) и *Varicorhinus beso* из оз. Тана (△).

Здесь и на рис. 2–5: PC1 – первая, PC2 – вторая главная компонента, каждая точка – особь.

признака, полученным для разных особей, детально рассмотрена в литературе (Richards, Kavanagh, 1945; Cock, 1966; Мина, Клевезаль, 1976). Основной вывод сводится к тому, что линия, построенная по статическим данным, тем хуже описывает реальные онтогенетические траектории, чем больше последние отличаются друг от друга.

Нагрузки 14 признаков на вторую главную компоненту (длина вектора равна единице)

Признак	Скаттер-диаграммы				
	рис. 1	рис. 2	рис. 3	рис. 4	рис. 5
BL	0.335	0.008	0.165	0.056	0.025
B1	-0.350	0.288	-0.451	0.322	-0.490
B2	-0.017	-0.095	-0.138	0.180	0.011
B3	-0.083	0.083	-0.270	0.222	-0.167
B4	-0.118	0.344	-0.326	0.208	-0.652
HS1	-0.140	0.530	-0.201	0.160	0.113
HS2	-0.128	0.183	-0.093	0.131	-0.054
Hm	-0.180	-0.077	-0.133	0.264	0.123
Pmx	-0.239	-0.452	0.364	-0.476	0.276
Pop	0.257	-0.043	0.131	-0.087	0.037
Op	0.000	-0.039	-0.035	0.108	0.105
Iop	0.547	-0.043	0.311	-0.407	0.105
Mx	-0.171	-0.465	0.241	-0.282	0.191
De	0.474	-0.208	0.446	-0.406	0.373

Примечание. BL – базальная длина черепа; B1, B2, B3 – расстояния между внешними краями frontalia, pterotica и sphenotica соответственно; B4 – ширина черепа на уровне соединения frontalia с pterotica; HS1, HS2 – высоты черепа на уровне изгиба и на уровне заднего края parasphenoideum соответственно; Hm, Pmx, Pop, Op, Iop, Mx, De – промеры, характеризующие величину hyomandibulare, praemaxillare, praesoperculum, interoperculum, maxillare и dentale соответственно.

Линия, построенная по статическим данным, может по-разному располагаться по отношению к реальным онтогенетическим траекториям в зависимости от характера различий между этими траекториями (Мина, Клевезаль, 1976). Располагая достаточными статическими данными, можно определить область пространства признаков, внутри которой лежат реальные онтогенетические траектории особей исследуемой выборки. Эту область мы называем “онтогенетическим каналом” (Mina et al., 1996a).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАНАЛЫ. ПРИМЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Выявление онтогенетических каналов представляет особый интерес в тех случаях, когда есть возможность сравнить выборки из популяций, филогенетические отношения которых известны, и при этом взрослые особи, принадлежащие к разным популяциям или внутривидовым группировкам, существенно различаются по морфологическим признакам. Примером могут служить усачи северо-восточной Африки, относящиеся к комплексу *Barbus intermedius sensu Banister* (Banister, 1973), и этот пример мы рассмотрим, используя материалы, собранные Российско-Эфиопской биологической экспедицией в 1992–1999 гг.

В реках и озерах Эфиопии комплекс *Barbus intermedius* представлен множеством форм, среди которых можно выделить “генерализованную”, имеющую нижний рот, закругленную спереди голову, короткое рыло и не имеющую затылочного горба (nuchal hump), т.е. у особей этой формы контур спины плавно переходит в контур головы. Во многих водоемах наряду с усачами обитает храмуля *Varicorhinus beso* Rüppell, 1836 – вид, филогенетически близкий к усачам, но четко отличающийся от них по ряду морфологических признаков, в первую очередь, по строению головы.

На рис. 1 очерчены онтогенетические каналы храмули из озера Тана и усачей генерализованной формы из притока этого озера – реки Гумара. В данном случае, как и в последующих примерах, использованы результаты анализа главных компонент по 14 промерам черепа. Схема промеров приведена ранее (Mina et al., 1996a). Анализировали логарифмы абсолютных значений промеров, нормированные по среднему квадратическому отклонению. Следуя широко принятой интерпретации (Tissot, 1988), первую главную компоненту (PC1) рассматривали как характеризующую размер особи (точнее – ее черепа), а последующие (PC2, PC3 и т.д.) – как характеризующие форму (пропорции) черепа. О том, какие признаки определяют различия в положении онтогенетических каналов по оси PC2, можно судить по нагрузкам собственных векторов (таблица).

Онтогенетические каналы усача из Гумары и храмули разобщены на всем рассматриваемом интервале размеров особей. Среди исследованных рыб самые мелкие были в возрасте двух лет, возраст самых крупных, половозрелых, не менее пяти лет. Таким образом, мы видим, что различия в пропорциях черепа усача и храмули определяются на первом году жизни и в дальнейшем сохраняются. Основные различия состоят в том, что по отношению к длине черепа у храмули череп шире, чем у усача, а *interoperculum* (Iop) и *dentale* (De) короче (таблица).

На рис. 2 представлены онтогенетические каналы усачей, принадлежащих к популяциям разных речных бассейнов, заведомо изолированных друг от друга. Обе популяции представляют генерализованную форму. Используются выборки, взятые в реке Гумара (бассейн Голубого Нила) и в реке Гельгель Гибе (бассейн Омо). Онтогенетические каналы сильно перекрываются. Примечательно, однако, что при значениях PC1 < -0.7 (особи в возрасте 2–3 года) перекрывания нет, особи разных популяций различаются в основном за счет того, что у усачей из Гумары больше высота черепа (HS1) и меньше длина *praemaxillare* (Pmx) и *maxillare* (Mx).

Выделение генерализованной формы не подразумевает отсутствия морфологических различий между особями и группами особей, ее представляющими. Она выделяется потому, что эти различия существенно меньше наблюдаемых между всеми ее представителями, с одной стороны, и представителями группировок, относимых к иным формам, – с другой.

Кроме генерализованной, в состав комплекса *Barbus intermedius* входят формы, отличающиеся от нее и друг от друга по пропорциям тела и головы. Эти формы встречаются не во всех водоемах Эфиопии, где обитает генерализованная форма, но всегда вместе с ней. В некоторых водоемах разные формы образуют так называемые флоры – монофилетические группировки. Наиболее известен флок в упомянутом выше озере Тана, крупнейшем озере Эфиопии (площадь около 3500 км²). В настоящее время различают 14 форм (морфотипов) танских усачей (Nagelkerke et al., 1994, 1995). Можно с достаточной уверенностью утверждать, что все они произошли от усачей генерализованной формы, подобных представленным в нашем материале выборкой из реки Гумары (Dgebuadze et al., 1999). Эти формы различаются по высоте тела, длине рыла, положению рта, наличию или отсутствию затылочного горба и т.д. Вкупе их различия трудно оценить количественно, оценивая же их визуально, можно согласиться с авторами (Nagelkerke et al., 1994), считающими, что они сравнимы с различиями между представителями разных родов европейских карповых. При

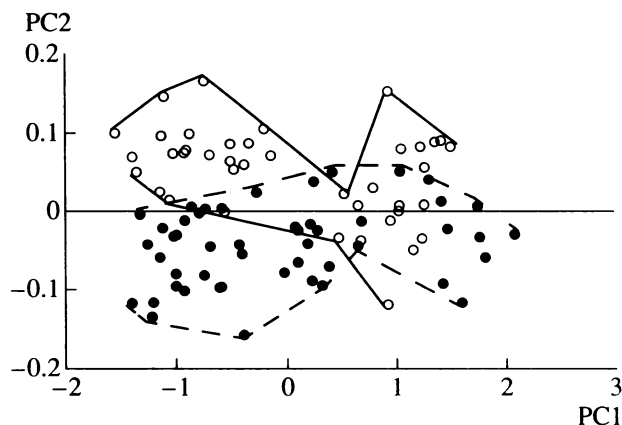


Рис. 2. Онтогенетические каналы усачей *Barbus intermedius* генерализованной формы из рек Гумара (○) и Гельгель Гибе (●).

этом по меристическим признакам формы различаются очень мало (Banister, 1973; Mina et al., 1996b), и лишь одна из них (острорылая, морфотип “acute”) значительно отличается от прочих по частотам аллелей аллозимных локусов (Berrebi, Valiushok, 1998).

Большинство особей, имеющих стандартную длину тела более 25 см, удастся отнести к одной из форм, руководствуясь описанием и рисунками, приведенными в статьях Нагелькерке и др. (Nagelkerke et al., 1994, 1995). Особей острорылой и большеглазой форм можно идентифицировать и при меньших размерах. Различия же по таким признакам, как наличие/отсутствие затылочного горба, нижний/конечный или конечный/верхний рот четко выражены только у крупных рыб. До тех пор, пока эти различия не определились, особи, которым предстоит обрести характерные черты разных форм, по внешнему виду сходны друг с другом и с особями генерализованной формы.

Однако крупные особи разных форм различаются не только по внешним признакам, но и по пропорциям черепа, и возникновение этих различий можно проследить, построив онтогенетические каналы по результатам анализа промеров черепа. Выясняется, что онтогенетический канал острорылой формы (“acute”) обособляется от онтогенетических каналов прочих форм на первом году жизни особей. На рис. 3 очерчены онтогенетические каналы “acute” и генерализованной формы, представленной выборкой из реки Гумара. В выборку “acute” включены особи, размер которых не превышает таковой особей из реки Гумара. Сравнимые формы различаются в основном по пропорциям черепа (у “acute” он более узкий и низкий) и по промерам тех костей, которые формируют челюсти (Pmx, Mx, De) и Iop (у “acute” оценки этих промеров больше) (таблица).

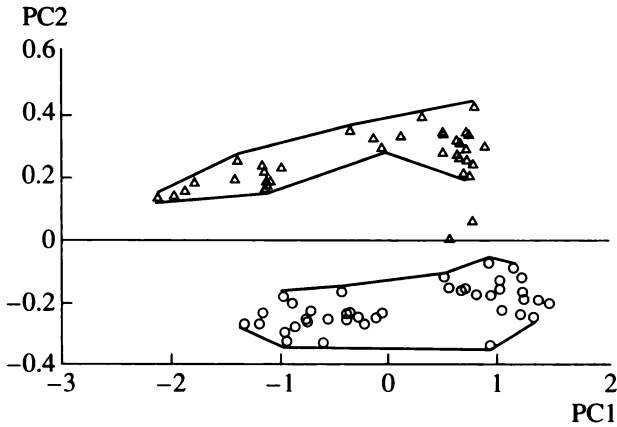


Рис. 3. Онтогенетические каналы усачей *Barbus intermedius* генерализованной формы из р. Гумара (○) и формы "acute" (△) из оз. Тана.

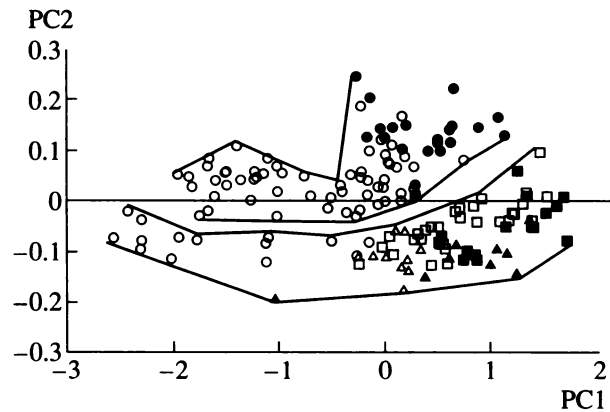


Рис. 4. Онтогенетические каналы усачей *Barbus intermedius* генерализованной формы из р. Гумара и из оз. Тана (○), а также форм (морфотипов) "carplike" (●), "white hunch" (□), "barbel" (■), "bigmouth mini-eye" (▲) и "troutlike" (△).

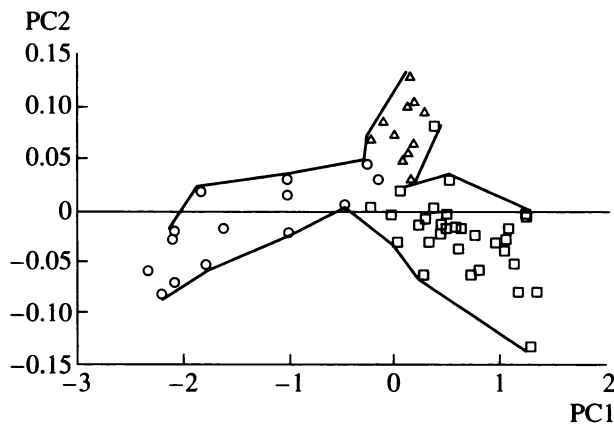


Рис. 5. Онтогенетические каналы усачей *Barbus intermedius*, попавших в один и тот же онтогенетический канал на рис. 4; генерализованная форма (○), морфотипы "white hunch" (□) и "troutlike" (△).

Анализ совокупности, включающей особей генерализованной формы из реки Гумара и из озера Тана, в том числе тех, которых Нагелькерке и др. (Nagelkerke et al., 1994) рассматривают в качестве отдельного морфотипа "carplike", а также особей четырех других форм (горбатых светлой окраски с полуверхним ртом (морфотип "white hunch"); высокотелых, сходных с предыдущими, но не имеющих четко выраженного горба ("troutlike"); имеющих низкое вальковатое тело и конечный рот ("bigmouth mini-eye") и имеющих необычно толстые и длинные усики (морфотип "barbel")) позволяет выделить два онтогенетических канала (рис. 4).

Эти каналы обособлены уже в начале исследуемого периода онтогенеза (второй год жизни). В одном из них располагаются особи, на протяжении всего этого периода сохраняющие морфологические признаки генерализованной формы, в терминальной его части – морфотип "carplike"; в другом канале оказываются усачи, длительное время (до пятого-шестого года жизни) имеющие внешние признаки генерализованной формы, а затем приобретающие признаки одного из четырех морфотипов ("white hunch", "troutlike", "bigmouth mini-eye" или "barbel"). Вкупе эти морфотипы характеризуются большими, чем у особей генерализованной формы, значениями промеров Pmх, Mх, De и Iор, череп у них более узкий и низкий (таблица).

Включая попарно эти морфотипы в анализ главных компонент вместе с попавшими в тот же канал на рис. 4 особями генерализованной формы, можно убедиться, что каждый морфотип имеет собственный онтогенетический канал, смещенный по отношению к каналу любого другого морфотипа за счет различий по специфическому сочетанию признаков. Например, расхождение каналов "troutlike" и "white hunch" (рис. 5) обусловлено, главным образом, различиями в соотношениях промеров, характеризующих ширину черепа (таблица). (То, что на рис. 5 в канале "troutlike" оказывается одна особь "white hunch", объясняется, скорее всего, ошибкой визуального определения ее морфотипа.)

Все отрезки онтогенетических каналов, на которых морфотипы опознаются по внешним признакам, смыкаются с отрезком, на котором представлены только особи генерализованной формы, добытые в озере. Резкие изменения морфологических пропорций в позднем онтогенезе отмечались у рыб разных систематических групп, в частности у лососевых (Савваитова, 1989) и у карповых (Dgebuadze, 1995). Однако во всех описанных случаях такие изменения были сопряжены с увеличением темпа роста особей, у танских же усачей этого не обнаружено (Mina et al., 1996b). Очевидно, в данном случае реализуются разные про-

граммы развития, но что это за программы и как они действуют – неизвестно.

При исследовании только крупных (в основном, взрослых) усачей озера Тана все морфологически различающиеся группировки (формы, морфотипы) рассматриваются как равнозначные единицы. Одни авторы рассматривают все эти группировки как разные виды (Rüppell, 1836; Boulenger, 1911; Bini, 1940; Nagelkerke, Sibbing, 1997), другие относят к одному виду – *Barbus intermedius* Rüppell, 1836 (Banister, 1973). В первом случае предполагается, что формы представляют репродуктивно изолированные популяции, во втором – что они принадлежат к одной популяции.

Выделив онтогенетические каналы, мы можем предложить иную интерпретацию наблюдаемой ситуации (Mina et al., 1996b). В соответствии с ней у усачей в озере Тана идет процесс симпатрического видообразования, описываемый моделью Кондрашова (Kondrashov, 1986; Kondrashov, Mina, 1986; Kondrashov A., Kondrashov F., 1999), и онтогенетические каналы разных форм находятся на разных стадиях дивергенции, обусловленной дизруптивным отбором. Этот отбор связывают с освоением разными формами разных пищевых ресурсов (Sibbing et al., 1998). Среди рассмотренных форм на более ранней стадии дивергенции находятся “white hunch”, “barbel”, “bigmouth minieye” и “troutlike”, на более поздней – “acute”.

Такой подход предполагает, что особи одной формы преимущественно скрещиваются друг с другом, но ни в одном из рассмотренных случаев между формами не существует полной репродуктивной изоляции, о чем свидетельствует наличие значительного числа особей, промежуточных по пропорциям черепа, даже между наиболее обособившейся длиннорылой (“acute”) и генерализованной формами (рис. 3). В такой ситуации выделить виды, полностью соответствующие биологической концепции вида, т.е. являющиеся изолированными генофондами, невозможно. Вполне вероятно, однако, что при определенных условиях какая-то форма обретет статус биологического вида и что некоторые симпатрические формы усачей, обнаруживаемые вне бассейна озера Тана (Mina et al., 1998), суть разные виды.

В итоге очевидно, что, хотя онтогенетические каналы грубо описывают пути развития особей, их построение и анализ позволяют глубже рассмотреть процесс морфологической диверсификации животных (в частности рыб) в природе и конкретизировать задачи этого рассмотрения.

Более полное представление о взаимном расположении и дивергенции онтогенетических каналов может дать исследование особей на первом году жизни, начиная со времени формирования черепа как целостной морфологической структуры.

Автор приносит глубокую благодарность всем членам Российско–Эфиопской биологической экспедиции, принимавшим участие в работах, результаты которых положены в основу данного сообщения. Автор особенно благодарен А.Н. Мироновскому, препарировавшему и измерившему черепа исследованных рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Mina M.V., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Савваимова К.А. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Alberch P., Gould S.J., Oster G.F. et al. Size and shape in ontogeny and phylogeny // *Paleobiology*. 1979. V. 5. P. 296–317.
- Banister K.E. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. *Studies of African Cyprinidae*. Part II // *Bull. British Museum Natural History (Zoology)*. 1973. V. 26. P. 1–148.
- Berrebi P., Valiushok D. Genetic divergence among morphotypes of Lake Tana (Ethiopia) barbs // *Biol. J. Linn. Soc.* 1998. V. 64. P. 369–384.
- Bini G. I pesci del lago Tana // *Missione di Studio al Lago Tana*. 1940. V. 3. P. 138–206.
- Boulenger G.A. *Catalogue of the fresh-water fishes of Africa in the British Museum (Natural History)*. L.: British Museum (Natural History), 1911. V. 2. 529 p.
- Cock A.G. Genetical aspects of metrical growth in animals // *Quart. Rev. Biol.* 1966. V. 41. P. 131–190.
- Dgebuadze Yu.Yu. The land/inland water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // *Hydrobiologia*. 1995. V. 303. P. 235–245.
- Dgebuadze Yu.Yu., Mina M.V., Alekseyev S.S. et al. Observations on reproduction of the Lake Tana barbs // *J. Fish Biol.* 1999. V. 54. P. 417–423.
- Gould S.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev.* 1966. V. 41. P. 587–640.
- Gould S.J. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach / Ed. M.L. McKinney. N. Y.; L.: Plenum Press, 1988. 348 p.
- Kondrashov A.S. Multilocus model of sympatric speciation. III. Computer simulations // *Theor. Pop. Biol.* 1986. V. 29. P. 1–15.
- Kondrashov A.S., Mina M.V. Sympatric speciation: when is it possible? // *Biol. J. Linn. Soc.* 1986. V. 27. P. 201–223.
- Kondrashov A.S., Kondrashov F.A. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation // *Nature*. 1999. V. 400. P. 351–354.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // *Folia Zoologica*. 1996a. V. 45. (Suppl. 1) P. 109–116.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *J. Fish Biol.* 1996b. V. 48. P. 383–404.

- Mina M. V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S. et al. The 'Barbus' intermedius species flock in Lake Tana (Ethiopia): II. Morphological diversity of "large barbs" from Lake Tana and neighboring areas: homoplasies or synapomorphies? // Italian J. Zool. 1998. V. 65. (Suppl.) P. 9–14.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Env. Biol. Fish. 1994. V. 39. P. 1–21.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., Osse J.W.M. Morphological divergence during growth in the large barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana, Ethiopia // Netherlands J. Zool. 1995. V. 45. P. 431–454.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. A revision of the large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana, Ethiopia, with a description of seven new species // The Barbs of Lake Tana, Ethiopia: Morphological Diversity and Its Implications for Taxonomy, Trophic Resource Partitioning and Fisheries / Ed. Ph.D. Thesis. Wageningen: Agricultural University, 1997. P. 105–170.
- Richards O.W., Kavanagh A.J. The analysis of growing form // In Essays on growth and form / Eds. W.E. LeGros Clark, P.B. Medawar. Oxford: Univ. Press, 1945. P. 188–229.
- Rüppell E. Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische, im Nil entdeckt // Museum Senckenbergianum: Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte von Mitgliedern der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. 1836. Bd. 2. S. 1–28.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M. et al. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. 1998. V. 32. P. 217–227.
- Tissot B.N. Multivariate analysis // In Heterochrony in Evolution: a multidisciplinary approach / Ed. M.L. McKinney. N.Y.; L.: Plenum Press, 1988. P. 71–91.

Morphological Diversification of Fish as a Consequence of the Divergence of Ontogenetic Trajectories

M. V. Mina

Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru

Abstract—The possibilities of the investigation of ontogenetic changes in the morphological features of fish using multidimensional "ontogenetic channels," within which individual ontogenetic trajectories run, are demonstrated using African barbs (*Barbus intermedius* complex) as an example. The position of ontogenetic channels allows one to judge how the differences of adult individuals in morphological characters arise during development and how their morphological diversity is formed.

Key words: ontogenetic channels, *Barbus intermedius*, principal components analysis, skull proportions, populations, sympatric speciation.

РЕТРОСПЕКТИВНАЯ ОЦЕНКА ИСТОРИИ ЖИЗНИ ОСОБЕЙ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ¹

© 2001 г. Г. А. Клевезаль

Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН
119991 Москва, ГСП-1, ул. Вавилова, д. 26

Поступила в редакцию 18.04.01.

Анализ регистрирующих структур млекопитающих – дентина, цемента или костной ткани – дает возможность оценить такие параметры истории жизни особи, как возраст в момент гибели, сезон гибели и сезон рождения, темп роста и возраст полового созревания и т.д. На примере северных оленей (*Rangifer tarandus*) показано, какие особенности истории жизни особи, необходимые для решения проблем популяционных исследований, могут быть оценены, когда в распоряжении исследователей имеются только нижние челюсти с зубами.

Ключевые слова: регистрирующие структуры, северный олень.

ЦЕЛИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все теоретические исследования, включая математическое моделирование происходящих в популяциях процессов, базируются на фактических данных по истории жизни отдельных особей: продолжительности жизни, характеру роста, возрасту наступления половой зрелости, плодовитости и т.д. Решение таких проблем как “старение” особей в природных популяциях млекопитающих, когда под старением понимают увеличение вероятности гибели с возрастом (Promislow, 1991), требует достоверных фактических данных (Gaillard et al., 1994). В настоящее время такие данные можно получить, используя регистрирующие структуры млекопитающих – дентин, цемент или костную ткань, которые в процессе своего роста регистрируют изменения физиологического состояния особи, формируя слои разного порядка (Мина, Клевезаль, 1970; Клевезаль, 1988).

На основании анализа регистрирующих структур можно оценить следующие параметры истории жизни особи (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 1988; Klevezal, 1996; Клевезаль, Соколов, 1997, 1998; Трунова, Клевезаль, 1999; Trunova et al., 1999):

– возраст в момент гибели (практически у всех млекопитающих – по числу годовых слоев в дентине, цементе или кости);

– сезон гибели (у большинства млекопитающих – по тому, какая часть годового слоя находилась в стадии формирования в момент гибели);

– сезон рождения у размножающихся круглый год или принадлежность к рано или поздно рожденным у сезонно размножающихся (по положению первого годового слоя цемента относительно дентиновой части корня);

– темп роста и возраст полового созревания (у долгоживущих млекопитающих – по соотношению ширины годовых слоев в костной ткани или в дентине и по соотношению числа слоев вторичного дентина и цемента);

– число актов размножения (у некоторых долгоживущих млекопитающих – по меткам размножения в годовых слоях);

– фазу полового цикла в момент гибели (у некоторых грызунов – по характеру суточных слоев в дентине резцов);

– особенности питания (у некоторых долгоживущих млекопитающих – по характеру слоев в дентине);

– особенности зимней спячки и время пробуждения (у зимоспящих грызунов – по “зоне спячки” и суточным слоям в дентине резцов).

Ниже на примере северных оленей *Rangifer tarandus* показано, какие особенности истории жизни особи, необходимые для решения проблем популяционных исследований, могут быть оценены, когда в распоряжении исследователей есть только нижние челюсти с зубами.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

Методика исследования была такова: измеряли нижнюю челюсть и диастему (расстояние от последнего резца до первого щечного зуба), вынимали из альвеолы М1, декальцинировали и затем изготавливали продольные срезы корней, проходящие через пульпарный канал, и поперечные срезы нижней части коронки. Срезы окрашивали гематоксилином, заключали в глицерин и исследовали цемент и дентин зуба с помощью бинокля и микроскопа (Клевезаль, 1988). При исследовании препаратов определяли возраст особи в момент гибели по числу годовых слоев в цементе; возраст по-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 99-04-48024 и 00-15-97792).

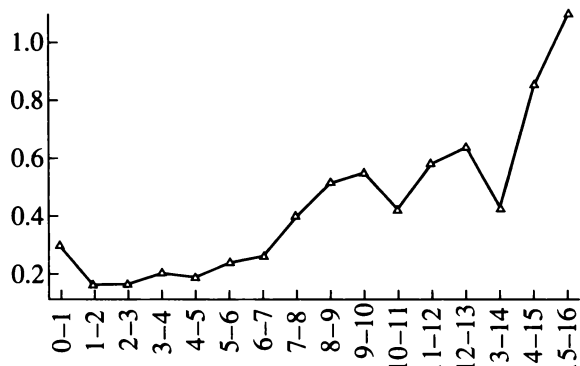


Рис. 1. Изменения вероятности гибели (по оси ординат) северных оленей с возрастом (по оси абсцисс, гг.) (суммарно самцы и самки, $n = 388$, по данным Реймерса (Reimers, 1983)).

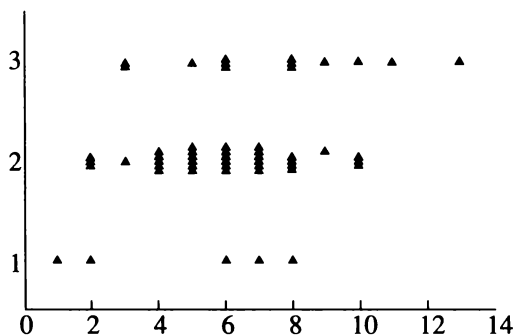


Рис. 2. Соотношение возраста наступления половой зрелости и возраста в момент гибели у северных оленей Новой Земли.

По оси абсцисс – число прожитых зим, по оси ординат – к какой зиме жизни особь достигла половой зрелости (из: Клевезаль, Соколов, 1999).

лового созревания по соотношению числа слоев во вторичном дентине и в цементе; сезон гибели по тому, какая часть очередного годового слоя дентина и цемента находилась в стадии формирования в момент гибели. Кроме того, по положению первой зимней линии прироста в цементе относительно дентиновой части корня (на продольных срезах) выделяли особей, родившихся в конце сезона размножения.

ОЦЕНЕННЫЕ ПАРАМЕТРЫ

Продолжительность жизни и динамика гибели. В тех случаях, когда челюсти взяты от животных, павших в природе, определение возраста по годовым слоям дает возможность построить демографическую таблицу, определить возрастные изменения вероятности гибели и максимальную продолжительность жизни. Реймерс (Reimers, 1983) по числу годовых слоев цемента определил возраст северных оленей, челюсти которых были в 1973–1978 гг. собраны на Шпицбергене. На Шпицбергене практически нет хищников, опасных для северных оленей, и с 1925 г. не было отстрела этих животных. Кривая возрастных изменений ве-

роятности гибели в этой популяции оленей (рис. 1) имеет вид, типичный для долгоживущих млекопитающих (Hutchinson, 1978; Heligman, Pollard, 1980): высокая смертность молодняка, ее снижение к двум годам и затем экспоненциальное повышение. (Следует отметить, что смертность сеголетов в данном случае занижена, поскольку их челюсти плохо сохраняются (Reimers, 1983).) Наименьшая вероятность гибели отмечена в возрасте 2–3 лет, максимальная продолжительность жизни – 15 лет.

Эти данные, полученные на большом фактическом материале, могут служить основой для сравнения особенностей смертности в других популяциях того же вида. В частности, интерес могут представлять случаи, когда обнаруживается повышение смертности в раннем возрасте, в период, когда вероятность гибели мала, особенно, если при этом определен сезон гибели особей. Так, кривая смертности, построенная на основании анализа челюстей северных оленей, собранных в тундре на Новой Земле (Клевезаль, Соколов, 1999), показала увеличение доли особей, погибших в возрасте от 1 года до 3 лет, по сравнению с таковой у оленей Шпицбергена. В этом возрасте на Новой Земле погибло 18% всех особей ($n = 107$), тогда как на Шпицбергене – 10% ($n = 388$). Когда был определен сезон гибели оленей Новой Земли, оказалось, что 71% всех животных погибли в неблагоприятный малокормный зимне-весенний период, что в принципе характерно для всех северных оленей. Интересно, что увеличение доли погибших в возрасте 1–3 года произошло за счет особей, погибших в благоприятный летне-осенний период. Возрастная группа от 2 до 3 лет была единственной, в которой число погибших в летне-осенний период было выше, чем погибших в зимне-весенний (Клевезаль, Соколов, 1999). Встал вопрос о причинах необычно высокой гибели в летне-осенний период. В случае оленей Новой Земли возможной причиной было признано их облучение при проведении ядерных испытаний (Клевезаль и др., 1997; Клевезаль, Соколов, 1999).

Возраст полового созревания. Определение возраста наступления половой зрелости у особей, погибших от естественных причин, дает возможность исследовать соотношение скорости полового созревания и продолжительности жизни. Оказалось, что среди новоземельских оленей, которые погибли естественной смертью, рано созревшие олени жили недолго, а долгожителями были поздно созревшие особи (рис. 2) (Клевезаль, Соколов, 1999). Это подтверждает предположение о том, что задержка полового созревания уменьшает стоимость размножения и увеличивает продолжительность жизни (Stearns, Crandall, 1981).

Время рождения. Оценка доли особей, рожденных в конце сезона размножения, у оленей разного возраста новоземельской и взятой для сравнения

таймырской популяций (Клевезаль, Соколов, 1997) показала следующее (рис. 3). Среди молодых новоземельских оленей, которые погибли от естественных причин, большинство были поздно рожденными; среди таймырских молодых оленей, погибших в результате отстрела, таких было меньше. Это подтверждает вывод, сделанный при непосредственном наблюдении за телятами: поздно рожденные особи обладают пониженной выживаемостью в первое лето жизни (Adams et al., 1995). Поздно рожденные особи, однако, были и среди оленей в возрасте 5–8 лет, как погибших естественной смертью, так и отстреленных, но их было существенно меньше. Наличие поздно рожденных особей среди отстреленных молодых таймырских оленей и уменьшение доли таких оленей в старшей возрастной группе свидетельствует, что эти олени могут пережить не только первую, но и последующие зимы, однако у них меньше шансов дожить до 5–8 лет, чем у оленей, рожденных в период массового размножения. Их выживаемость различна в разных популяциях и в одной популяции в разные годы и, очевидно, зависит от внешних условий (Клевезаль, Соколов, 1997).

Размеры тела. Наконец, данные о возрасте каждой особи дают возможность использовать размеры нижней челюсти не только для определения пола (если между самцами и самками есть различия по размерам тела), но и для характеристики общих размеров особи к моменту ее гибели. Известно, что у оленей длина мандибулы является хорошим показателем размера скелета (Suttie, Mitchell, 1983) и высоко коррелирована с весом тела (без жира и внутренних органов) (Lowe, 1972).

При анализе костных остатков давно павших животных часто оказывается, что челюстная ветвь нижней челюсти повреждена и точно оценить размер челюсти нельзя. В этом случае показателем размера особи у оленей может служить длина диастемы нижней челюсти (Bertoille, Desgombbrugge, 1995). Этот признак высоко коррелирован с кондилобазальной длиной черепа (по данным Эмпеля (Empel, 1962), у зубров 7 и старше лет $r = 0.93$, $n = 25$) и с длиной мандибулы (у взрослых северных оленей разных популяций $r = 0.94$, $n = 50$; рассчитано по промерам Н.Л. Крушинской).

У северных оленей старше 3 лет по длине диастемы можно определить пол особи (Крушинская и др., 1997) и, сопоставив ее с возрастом, охарактеризовать рост самцов и самок данной популяции. Например, на рис. 4 можно видеть, что: 1) рост самцов активно продолжался и после 4 лет, тогда как рост самок после 4 лет замедлялся и 2) самыми старыми в выборке были отнюдь не самые крупные особи, что особенно четко видно в случае самцов. Первый вывод подтверждает правомочность использования длины диастемы для характеристики роста, поскольку такие же различия в темпе роста самцов и самок были вы-

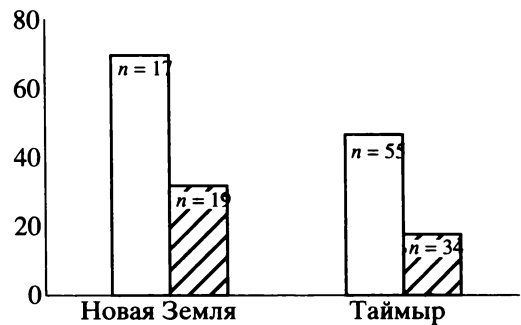


Рис. 3. Доля поздно рожденных среди особей в возрасте 1–2 года (□) и 5–8 лет (▨) у северных оленей двух популяций, %.

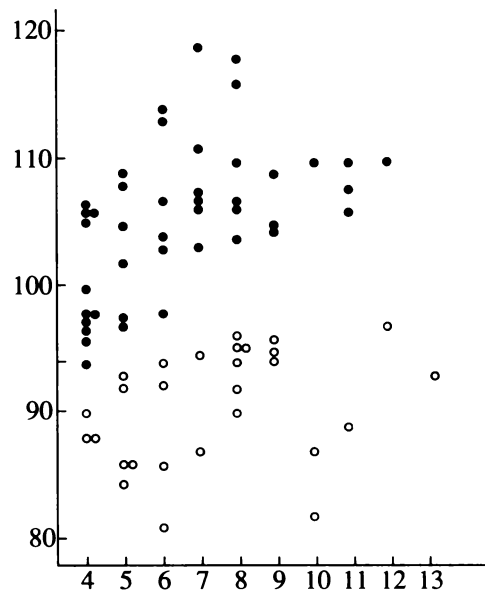


Рис. 4. Длина диастемы нижней челюсти у северных оленей Новой Земли (по оси ординат, мм), погибших в разном возрасте (по оси абсцисс, гг.): (●) – самцы, (○) – самки (из: Крушинская и др., 1997).

явлены и при анализе возрастных изменений веса тела (Nieminen, Petersson, 1990). Второй вывод более интересен. Он дает материал для анализа соотношения смертности и общих размеров тела у особей одного вида. До сих пор это соотношение широко обсуждалось на основании результатов межвидовых сравнений (Promislow, Harvey, 1990).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, детальный анализ челюстей и зубов, собранных на Новой Земле от погибших от естественных причин северных оленей, позволил исследовать связь продолжительности жизни с общими размерами особи, возрастом ее полового созревания и временем рождения, а также заставил заняться поисками причин повышенной смертности в молодом возрасте.

Кроме того, ткани зубов и кости накапливают разные химические вещества (Sharon, 1988), а эмаль

зубов регистрирует внешнее радиационное облучение (Ikeya et al., 1984; Pass, Aldrich, 1985). Химические и физические исследования тканей зуба и кости позволяют оценить уровень загрязнения каждой конкретной особи, а вместе с исследованием регистрирующих структур – выяснить динамику загрязнения и его влияние на состояние особей в популяции (Клевезаль и др., 1997; Клевезаль, Соколов, 1999). Таким образом, при наличии хорошо оборудованных химических и физических лабораторий можно анализировать влияние загрязнения окружающей среды на смертность особей в популяциях.

Автор благодарит М.В. Мину и Э.М. Смирину за критические замечания, а также Н.Л. Крушинскую за предоставление промеров нижних челюстей северных оленей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Клевезаль Г.А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях М.: Наука, 1988. 288 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. Там же. 1967. 144 с.
- Клевезаль Г.А., Серженков В.А., Бахур А.Е. и др. Динамика радиационной нагрузки на северных оленей Новой Земли // Радиацион. биология. Радиэкология. 1997. Т. 37. Вып. 1. С. 98–103.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А. Оценка выживаемости поздно рожденных или отставших в развитии северных оленей (*Rangifer tarandus*) по результатам анализа регистрирующих структур // Зоол. журн. 1997. Т. 76. Вып. 7. С. 865–871.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А. О возможности определения возраста полового созревания северных оленей (*Rangifer tarandus*) по регистрирующим структурам // Там же. 1998. Т. 77. Вып. 8. С. 971–975.
- Клевезаль Г.А., Соколов А.А. Ретроспективная оценка состояния популяции новоземельских северных оленей (*Rangifer tarandus*) в период проведения ядерных испытаний // Там же. 1999. Т. 78. Вып. 1. С. 102–110.
- Крушинская Н.Л., Клевезаль Г.А., Соколов А.А. и др. Определение пола северных оленей (*Rangifer tarandus*) по промерам нижней челюсти // Там же. 1997. Т. 76. Вып. 3. С. 379–381.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи соврем. биологии. 1970. Т. 70. Вып. 3. С. 341–352.

- Трунова Ю.Е., Клевезаль Г.А. Межвидовые различия в регистрации зимней спячки дентином резцов грызунов // Зоол. журн. 1999. Т. 78. Вып. 12. С. 1455–1464.
- Adams L.G., Singer F.J., Dale B.W. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska // J. Wildl. Manag. 1995. V. 59. P. 584–594.
- Bertouille S.B., Decrombrugge S.A. Body mass and lower jaw development of the female red deer as indexes of habitat quality in the Ardennes // Acta Theriol. 1995. V. 40. P. 145–162.
- Empel W. Morphologie des Schädels von *Bison bonasus* (Linnaeus 1758) // Ibid. 1962. V. 6. P. 53–112.
- Gaillard J.M., Allaine D., Pontier D. et al. Senescence in natural populations of mammals: A reanalysis // Evolution. 1994. V. 48. P. 509–516.
- Heligman L., Pollard M.A., Pollard J.H. The age pattern of mortality // J. Institute of Actuaries. 1980. V. 107. P. 49–80.
- Hutchinson G.E. An introduction to population ecology. Yale: Univ. Press, 1978. 260 p.
- Ikeya M., Miyajima J., Okajima S. ESR dosimetry for atomic bomb survivors using shell buttons and tooth enamel // Jap. J. Appl. Phys. 1984. V. 23. P. L697–699.
- Klevezal G.A. Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history. Rotterdam: Balkema Publishers, 1996. 274 p.
- Lowe V.P.W. Variation in mandible length and body weight of Red deer (*Cervus elaphus*) // J. Zool. 1972. V. 166. P. 303–311.
- Nieminен M., Petersson C.J. Growth and relationship of live weight to body measurements in semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) // Rangifer. 1990. (Special Issue.) V. 3. P. 353–361.
- Pass B., Aldrich J.E. Dental enamel as an *in vivo* radiation dosimeter // Med. Physics. 1985. V. 12. P. 305–307.
- Promislow D.E.L. Senescence in natural populations of mammals. A comparative study // Evolution. 1991. V. 45. P. 1869–1887.
- Promislow D.E.F., Harvey P.H. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals // J. Zool. 1990. V. 220. P. 417–437.
- Reimers E. Mortality in Svalbard reindeer // Holarctic Ecology. 1983. V. 6. P. 141–149.
- Sharon I.M. The significance of teeth in pollution detection // Perspect. Biol. Med. 1988. V. 32. P. 124–131.
- Stearns S.C., Crandall R.E. Quantitative predictions of delayed maturity // Evolution. 1981. V. 35. P. 455–463.
- Suttie J.M., Mitchell B. Jaw length and hind foot length as measures of skeletal development of Red deer (*Cervus elaphus*) // J. Zool. 1983. V. 20. P. 431–434.
- Trunova Yu.E., Lobkov V.A., Klevezal G.A. The record of the reproductive cycle in the incisor dentine of spotted souslik *Spermophilus suslicus* // Acta Theriol. 1999. V. 44. P. 161–171.

Retrospective Estimate of the Individual History of Life in Population Studies on Mammals

G. A. Klevezal

Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119991 Russia
E-mail: anzuz@online.ru

Abstract—Analysis of the recording structures in mammals, such as dentine, cementum, or bone tissue, makes it possible to estimate the parameters of individual history of life: age at the moment of death, seasons of death and birth, growth rate, age of sexual maturation, etc. Using the reindeer (*Rangifer tarandus*) as an example, it has been shown what specific life features essential for population studies may be estimated when only mandibles with teeth are available.

Key words: recording structures, reindeer.