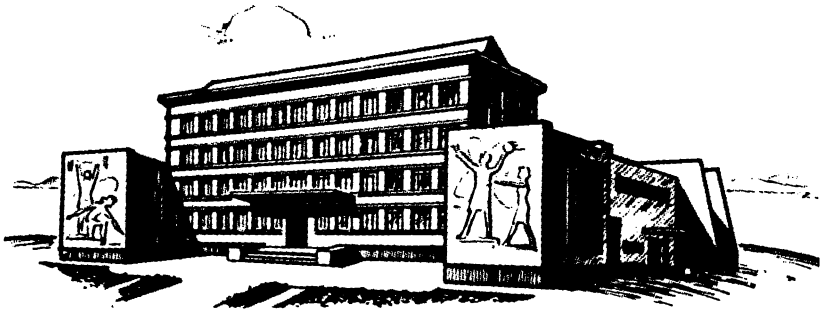
ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

Ученые записки НТГСПА 2006



НИЖНИЙ ТАГИЛ
2006

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Ученые записки НТГСПА

2006

Коллективная монография по материалам научной конференции «Экология промышленного региона и экологическое образование»

Нижний Тагил
2006

УДК 009 (05)
ББК 954
Н 607

Печатается по решению Ученого Совета НТГПИ-НТГСПА (протокол № 4 от 04.10.2004 г.)

Н 607 Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия. Ученые записки. Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Экология промышленного региона и экологическое образование» / Отв. ред. Т. В. Жуйкова – Нижний Тагил: Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, 2006. – 164 с.
ISBN 5-8299-0037-8

Редколлегия серии «Ученые записки»:
Смирнов В. И., главный редактор, ректор НТГСПА; Ноздрин С. А., зам. гл. редактора, проректор по научной работе НТГСПА; Филатова Л. П., канд. пед. наук; Трофимов В. А., канд. хим. наук; Уткин А. В., канд. пед. наук; Шапко В. Т., д-р социол. наук

Редколлегия выпуска:
Глотов Н. В., д-р биол. наук, профессор, член РАЕН, Марийский государственный университет;
Жуйкова Т. В., канд. биол. наук, доцент, Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Рецензенты:
Воробейчик Е. Л., д-р биол. наук, зам. директора по науке, Институт экологии растений и животных УрО РАН;
Безель В. С., д-р биол. наук, профессор, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Настоящий выпуск «Ученых записок НТГСПА» включает материалы Всероссийской научно-практической конференции, проходившей на базе Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии 29 ноября – 1 декабря 2004 г. Работы посвящены экологическим проблемам промышленных регионов, реакции биологических систем на антропогенную нагрузку, исследованиям в области химической экологии, генезису почвенного покрова, а также вопросам методики и методологии экологического образования и воспитания.

Сборник адресован биологам, экологам, географам и химикам широкого профиля, аспирантам и студентам естественнонаучных факультетов университетов и академий, учителям школ.

ISBN 5–8299–0037–8

© Нижнетагильская государственная
социально-педагогическая академия, 2006

ВАСИЛЬЕВ А. Г., доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных ИЭРиЖ УрО РАН, где работает с 1974 г. Автор более 160 публикаций, включая монографии, в том числе: Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих: Препринт / АН Украины. Киев, 1992. 48 с.; Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида: Хроно-географический подход / РАН. УрО. ИЭРиЖ. Екатеринбург, 2000. 132 с. (в соавторстве); Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории / РАН. УрО. ИЭРиЖ. Екатеринбург, 2000. 224 с. (в соавторстве); Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 232 с. (коллективная монография).

Область научных интересов: популяционная и эволюционная морфология, фенетика, биология развития, экология.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ В АНТРОПОГЕННОЙ СРЕДЕ

В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдалась бы трансформация биоты и ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Даже вдоль северных, труднодоступных рубежей РФ наблюдается существенное трансформирующее воздействие добывающей, энергетической и перерабатывающей промышленности на природные ландшафты Крайнего Севера (Евсеев, 2004). Хорошо известно, что влияние Норильского ГОКа привело к почти полному исчезновению лесной растительности в радиусе до 120 км. Уральский регион не является исключением, и для него, как и для многих других регионов, техногенное загрязнение ландшафтов является скорее нормой, чем исключением. В этой связи, в одной из ранее опубликованных работ нами подчеркивалось, что в силу ожидаемого ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду эволюционная теория неожиданно может стать прикладной областью (Васильев, Большаков, 1994). Однако следует заметить, что в то время, когда эта работа была опубликована, авторы еще недостаточно были знакомы с исследованиями палеоэколога В. В. Жерихина, который в мезозое на рубеже верхнего мела обнаружил быстрые, буквально катастрофические, изменения в составе энтомофауны. Смена фауны насекомых произошла за геологически очень короткое время и происходила на уровне целых семейств. Такие катастрофические смены фауны были обнаружены и в другие эпохи планетарной истории и названы В. В. Жерихиным и его коллегами глобальными биоценотическими кризисами (Жерихин, 2003). В одной из своих последних работ В. В. Жерихин писал о том, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценотического кризиса в связи с усиливающимся антропогенным изменением ландшафтов (Жерихин, 2003). В свете этих представлений крайне актуальным и важным направлением исследований становится поиск вероятных механизмов наступления и осуществления особого переходного состояния биоты, которое можно назвать биоценотическим кризисом, и, в частности, механизмов быстрых преобразований популяций фоновых видов, являющихся основными компонентами сообществ, подвергающихся антропогенной трансформации.

Цель настоящей работы состоит в обсуждении проблемы реальности быстрых эпигенетических перестроек в популяциях животных в условиях антропогенно трансформированных ландшафтов как возможного механизма наступления и осуществления биоценотического кризиса.

Преобразования популяций в первую очередь отражаются в фенотипе и фиксируются в изменении протекания морфогенеза, поскольку именно фенотипы непосредственно сталкиваются с измененной средой. В этой связи представляется необходимым начать обсуждение проблемы быстрых антропогенных преобразований популяций с рассмотрения работ Г. Х. Шапошникова, посвященных экспериментальному формообразованию у тлей (Shaposhnikov, 1966). Автору довелось присутствовать на докладе Г. Х. Шапошникова в 1975 г. на одном из последних научных семинаров в ИЭРиЖ УрО РАН (УФАН СССР), которым руководил академик С. С. Шварц.

Известно, что многие тли – клонально-панмиктические животные: серия партеногенетических клональных поколений в течение вегетативного сезона у них завершается генеративной панмиктической фазой. Г. Х. Шапошников пересадил партеногенетическое потомство самки с одного растения-хозяина, на котором обитали представители морфологически определенной расы тлей, на листья другого растения-хозяина, на котором в норме обитали представители другой расы тлей. В свою очередь, партеногенетическое потомство самки этой второй расы было пересажено на листья первого растения-хозяина. В первых поколениях в обеих экспериментальных сериях наблюдалась высокая смертность (выживали 5–10 % особей), но к концу сезона смертность резко снизилась и уже не отличалась от таковой в контрольных группах тлей. Это указывало на то, что тли-переселенцы полностью адаптировались к новым условиям. Однако парал-

лельно с этой явно адаптивной перестройкой в обеих экспериментальных сериях произошло резкое изменение фенотипа переселенцев: они приобрели морфологический облик аборигенных рас тлей, исходно обитавших на данном растении-хозяине. В дальнейшем эти изменения устойчиво сохранялись и после фазы скрещивания в череде нескольких поколений, т. е. наследовались. Многие авторы, интерпретируя этот феномен, приводили его как пример экспериментального формообразования и даже видообразования (Мейен, 1988; Гродницкий, 2001; Жерихин, 2003). В рамках синтетической теории эти факты долгое время не могли получить удовлетворительного объяснения, несмотря на открытие эндомейоза у тлей и гипермутагенеза у апомиктов. Действительно, сложно, используя традиционные представления СТЭ, объяснить быстрые направленные и предсказуемые фенотипические перестройки у агамных форм, но еще сложнее это сделать для клонально-панмиктических видов.

С. С. Шварц был весьма удивлен результатами эксперимента и подчеркнул, что они совершенно не укладываются в рамки синтетической теории эволюции. Затем, после некоторого раздумья, он сказал: «Возможно, мы с вами стоим на этапе нового витка неоламаркизма». Прошло почти 30 лет, и в наши дни эти слова Станислава Семеновича Шварца оказались в определенной мере пророческими в связи с поразительными открытиями в области молекулярной генетики и иммунологии в конце прошлого и начале XXI века. В эти годы были открыты транспозиции мобильных элементов генома и их связь с перестройкой морфогенеза, выяснена роль метилирования ДНК в процессах эпигенетической наследственности, выявлена роль эпигенетических процессов в становлении доминантности – рецессивности признаков, обнаружены механизмы сплайсинга и редактирования РНК. В самое последнее время появляются надежные доказательства того, что некодирующая «хламовая ДНК» (junk DNA), составляющая до 95 % генома эукариот, на самом деле представляет собой активную регуляторную часть генома – эпигенетическую машину (Zuckerkandl, 2002). Вероятно, что именно эта эпигенетическая машина и обеспечивает процесс развития и функционирования клеток и многоклеточных организмов. Одновременно эти поразительные открытия доказали реальность молекулярно-генетических перестроек, которые могут быть объяснены лишь как эпигенетические эффекты приобретенного наследования (Яблонка, Лэмб, 2003), что уже лежит в русле представлений Ламарка, а не СТЭ (Животовский, 2003). По меткому выражению Ю. В. Чайковского, сегодня можно говорить о формировании «молекулярного ламаркизма». После успешного завершения в феврале 2001 г. глобального проекта «Геном человека», в последние годы начаты работы по новому проекту «Эпигеном человека», где будут изучены различные аспекты метилирования ДНК и ацетилирования гистонов и проблема эпигенетического наследования у человека.

Все эти последние достижения молекулярной генетики показывают чрезвычайную важность эпигенетических процессов в переключении процессов развития и вновь делают чрезвычайно актуальными представления К. Х. Уоддингтона (1947, 1970) о роли эпигенетических перестроек в эволюции. Параллельно с К. Х. Уоддингтоном сходные идеи о ведущей роли регуляторных процессов морфогенеза в эволюционных процессах высказывал И. И. Шмальгаузен (1946). Синтез этих представлений в конце XX в. был сделан М. А. Шишкиным, который сформулировал основы эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 1984, 1988). Примечательно, что близкие представления, основанные на идеях нелинейной неравновесной термодинамики, высказал П. Олберч (Alberch, 1980).

Уоддингтон ввел представления об эпигенотипе – системной совокупности генов и их продуктов, находящихся в динамическом взаимодействии и обеспечивающих процесс развития. Согласно представлениям Уоддингтона, функционирование эпигенотипа забуферено таким образом, что развитие оказывается канализованным, то есть направленным и устойчивым к помехам различного рода как со стороны внутренней, так и со стороны внешней среды. Однако, эта устойчивость не абсолютна и наряду с основной траекторией развития, или креодом, существует система разветвлений, или аберрантных траекторий, которую можно назвать системой субкреодов. Субкреоды вместе с креодом формируют эпигенетическую систему, обеспечивающую поливариантность путей развития. В данной работе нет необходимости излагать основы эпигенетической теории эволюции, поскольку это успешно сделал сам автор теории (Шишкин, 1988). Рассмотрим лишь предложенную им общую схему эволюционных преобразований эпигенетической системы, поскольку это важно для дальнейшего изложения (рис. 1).

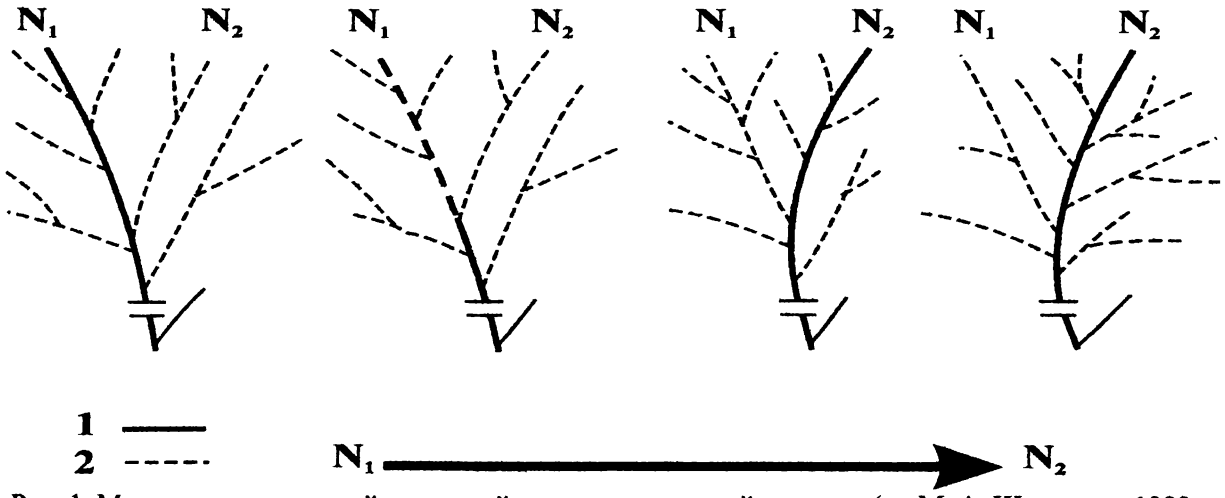


Рис. 1. Модель эволюционной перестройки эпигенетической системы (по М. А. Шишкину, 1988 с изменениями). Сплошной линией указаны креоды (1), а прерывистой – субкреоды (2)

По М. А. Шишкину, при изменении условий может наблюдаться дестабилизация развития, и основной его путь – креод (N_1), характерный для нормальных исходных условий, – может оказаться неэффективным. Это приведет к тому, что возникнет веер возможных аберрантных путей развития, из которых будет выбран и в ходе естественного отбора углублен («накатан») новый креод (N_2), который приведет к иному фенотипическому решению. Важно подчеркнуть, что по теории Шишкина накатывание нового креода одновременно приводит к общей деформации эпигенетической системы и порождает, с одной стороны, возможность появления новшеств (новых или деформации старых субкреодов), а с другой – необратимость и поступательность эволюционных перестроек.

В последние годы эпигенетические представления о поливариантной природе канализованного индивидуального развития и его роли в эволюционном процессе, сформулированные в работах К. Х. Уоддингтона (1947) и И. И. Шмальгаузена (1946), постепенно заменяют традиционные взгляды, характерные для синтетической теории эволюции XX в., и начинают доминировать в научной среде (Alberch, 1980; Шишкин, 1984, 1988; Захаров, 1987; Северцов, 1990; Гилберт и др., 1997; Васильев и др., 2000; Гродницкий, 2001). В то же время в мировой практике широко обсуждается связь онтогении и филогении именно на основе эпигенетических механизмов эволюции и их роли в морфологической диверсификации (Gould, 1977; Alberch, 1980; Гилберт и др., 1997). Популяционный уровень рассмотрения при этом, как правило, традиционно остается без внимания, хотя именно он является узловым при изучении не только репаративных адаптивных откликов популяций на природные и техногенные факторы, но и связанных с ними механизмов устойчивости экосистем. Поэтому необходимость и важность разработки эпигенетических и феногенетических представлений для понимания явлений развития, формирующихся на популяционном уровне, представляется нам очевидной и крайне перспективной (Berry, 1963; Захаров, 1987; Васильев, Большаков, 1994; Васильев и др., 2000).

Предлагаемая гипотеза заключается в представлении о ведущей роли эпигенетических процессов индивидуального развития в формировании быстрых репаративных адаптивных откликов популяций фоновых видов и сообществ на естественные и техногенные трансформации среды обитания. Можно полагать, что в основе популяционных и ценотических трансформаций лежат фундаментальные онтогенетические (эпигенетические) процессы, от которых во многом зависит, как осуществляется процесс становления, формирования, поддержания и изменения природных популяций животных (Васильев и др., 2000).

А. П. Расницын (2002) подчеркивал важность и необходимость решения проблемы практической визуализации эпигенетического ландшафта. Проблема косвенной визуализации эпигенетического ландшафта может быть решена следующим образом. По аналогии с эпигенетическим ландшафтом особи (Уоддингтон, 1947, 1970) мной было предложено представление об эпигенетическом ландшафте популяции (Васильев, 1988), которое, в свою очередь, основано на представлении о «популяционном онтогенезе». Можно рассматривать онтогенез как единичное явление – собственно индивидуальное развитие – или, напротив, понимать онтогенез как общую для вида программу развития. Наконец, возможно третье толкование онтогенеза – «популяционный онтогенез»: как общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, которая исторически пришлифовывается и притирается отбором к условиям обитания данной популяции (Васильев, 1988). В итоге формируется единый, общий для всех особей, эпигенетический ландшафт популяции. Благодаря этому по некоторым характерным чертам развития можно распознать, что конкретная особь принадлежит данной популяции, а не другой. В каждой популяции эпи-

генетические пороги обусловят специфические частоты проявления дискретных вариаций неметрических признаков-фенов, что косвенно отражает структуру эпигенетического ландшафта. Разные популяции будут иметь разные эпигенетические ландшафты и, следовательно, различные частоты встречаемости фенов. Опираясь на эти различия, можно косвенно судить об эпигенетическом своеобразии сравниваемых популяций.

Важно подчеркнуть, что проявление фенов на разных сторонах особи, т. е. их флуктуирующая асимметрия, обусловлено сбоями развития и зависит от эпигенетических причин, поскольку генотип для левой и правой сторон, как и среда развития, практически одинаковы (Астауров, 1974). Это обстоятельство и позволяет подобную изменчивость рассматривать как эпигенетическую. Для визуализации индивидуальных композиций по многим фенам и признакам необходимо использование многомерных методов статистики. Разработанная нами методика заключается в следующем. В каждой выборке производится кодирование проявления фенов разных признаков единицами, а отсутствия – нулями. После выбраковки признаков, связанных с возрастом, полом, друг с другом и общими размерами, проводится многомерная ординация фенетических композиций с использованием метода главных компонент. Затем по полученным значениям главных компонент между выборками проводится дискриминантный анализ. На рис. 2 показаны полигоны изменчивости фенетических композиций у представителей трех линий мышей, полученные в результате дискриминантного анализа (материал для исследования любезно предоставлен А. В. Осадчуком, ИЦиГ СО РАН). Хорошо видно, что полигоны практически не перекрываются, т. е. «эпигенетические ландшафты», маркированные фенетическими композициями, у всех трех линий оказываются различными. Это указывает на то, что у одного и того же вида – домовой мыши – в результате инбридинга и искусственного отбора всего за несколько десятилетий между линиями возникли устойчивые эпигенетические различия, сопоставимые с уровнем подвидовых различий в природных группировках (Васильев и др., 2000). В дальнейшем мы использовали эту методологию для оценки эпигенетических перестроек в природных популяциях.

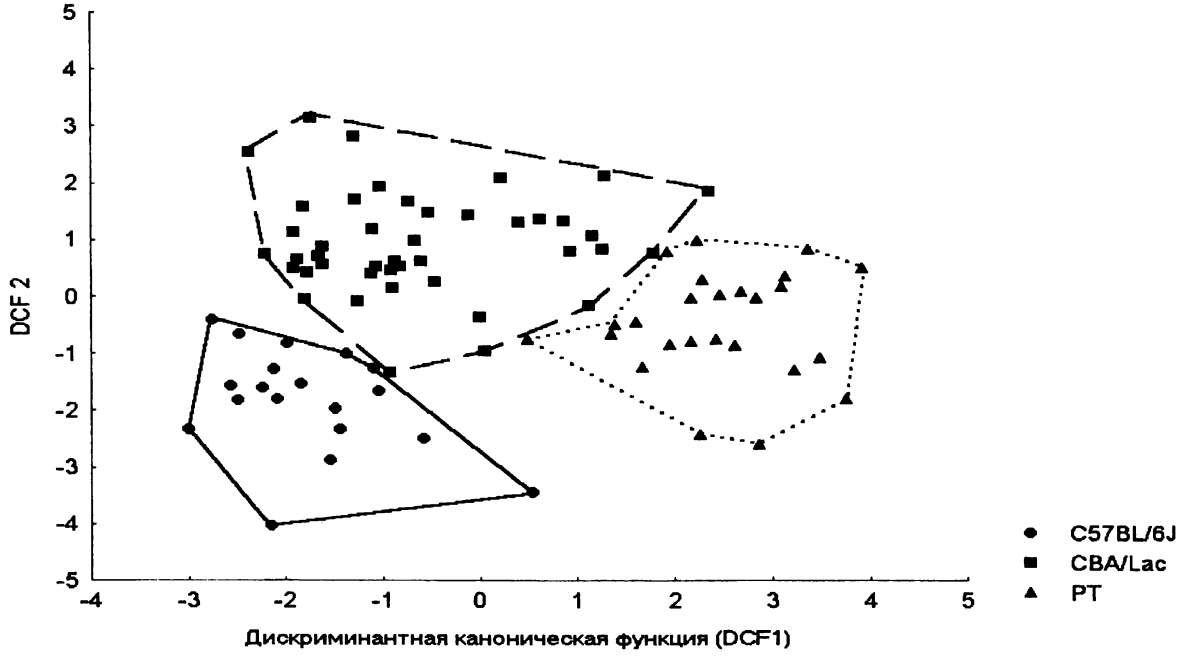


Рис. 2. Дискриминантный анализ трех линий мышей по главным компонентам индивидуальных композиций 15 фенов

Хорошо известны эксперименты школы академика Д. К. Беляева по искусственной доместикации серебристо-черных лисиц путем отбора по поведению неагрессивных животных (Беляев, 1974). В результате в стоке ручных лисиц произошли гормональные и морфологические изменения, появились пегости, хвост завернулся колечком, усилилось тявканье и другие черты, характерные для собак. Совместно с доктором биологических наук Л. Н. Трут и доктором биологических наук Л. В. Осадчук нами был проведен фенетический анализ возможных доместикационных изменений черепов сеголеток лисиц (Васильев и др., 2004). Анализ проводили по 66 фенам черепа (рис. 3). Проведение многомерного неметрического шкалирования матрицы попарных фенетических дистанций (MMD – mean measure of divergence) показало (рис. 4), что различия между выборочными центроидами ручных и диких стоков по размаху вполне сопоставимы с различиями между уральскими природными популяциями лисиц из

Челябинской и Свердловской областей. Это указывает на то, что уровень эпигенетических различий при искусственной доместикации сопоставим с уровнем межпопуляционных различий (Васильев и др., 2004).

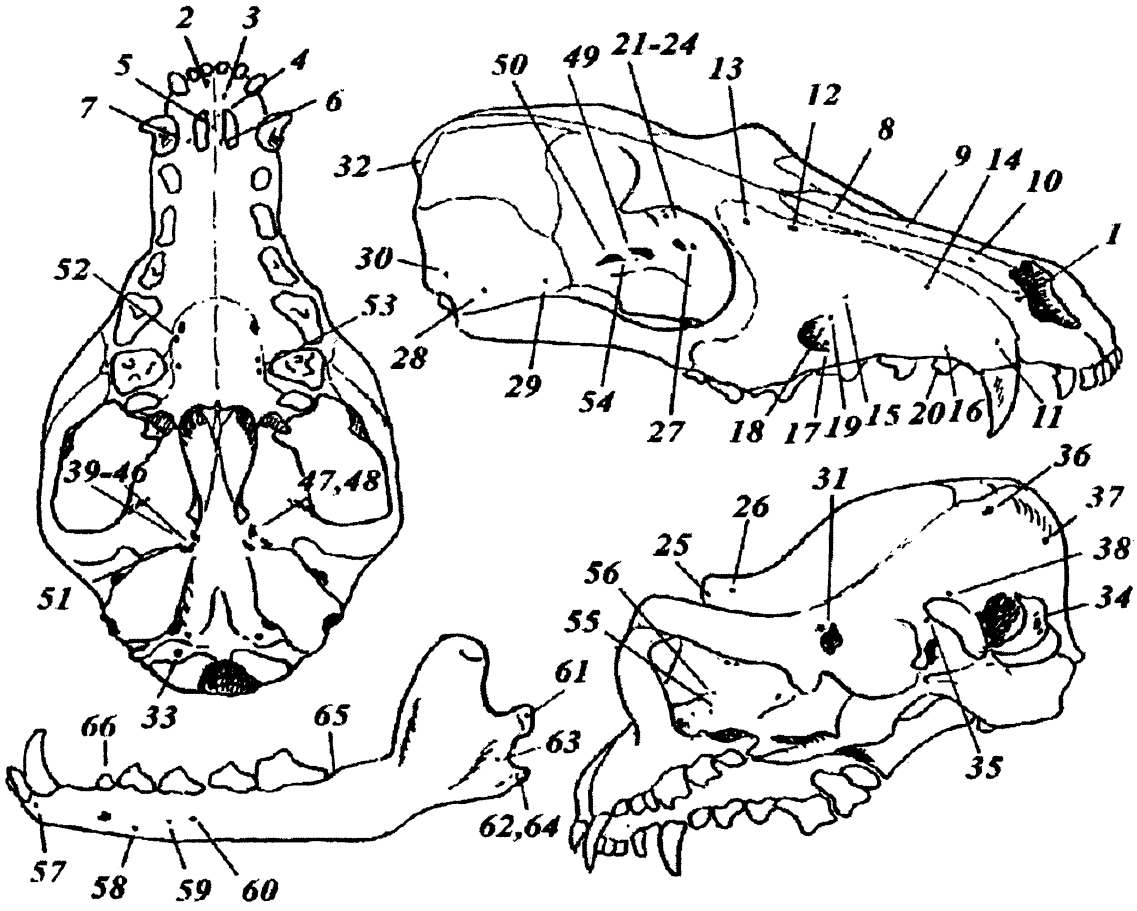


Рис. 3. Схема расположения фенов неметрических признаков на черепе серебристо-черных лисиц. 1–66 – номера фенов (Васильев и др., 2004)

Другой пример быстрых морфологических изменений дает акклиматизация ондатры в новой среде на Урале. На территорию Урала ондатра была завезена из одной канадской популяции и выпущена в середине 30-х гг. XX в. в центре региона на реке Демьянке, откуда очень быстро расселилась от Курганской области на юге до полуострова Ямал на севере. В. С. Смирнов и С. С. Шварц (1959) провели сравнение южных курганских и северных ямальских ондатр по морфофизиологическим признакам и не выявили между ними различий. Мы взяли для сравнения эти серии черепов 1955 г., а также выборки, более близкие по времени сбора к современности. Оказалось, что уже в 1955 г. между южными и северными выборками обнаружились различия как по метрическим, так и по неметрическим признакам, вполне сопоставимые с популяционным уровнем (Васильев и др., 1999). При этом установлено, что за очень короткий период, буквально за три-четыре поколения, у ондатры произошло взрывное формообразование, она быстро изменилась на севере и на юге, произошла эпигенетическая дифференцировка популяций, а затем наступил длительный стазис, который продолжается и до настоящего времени.

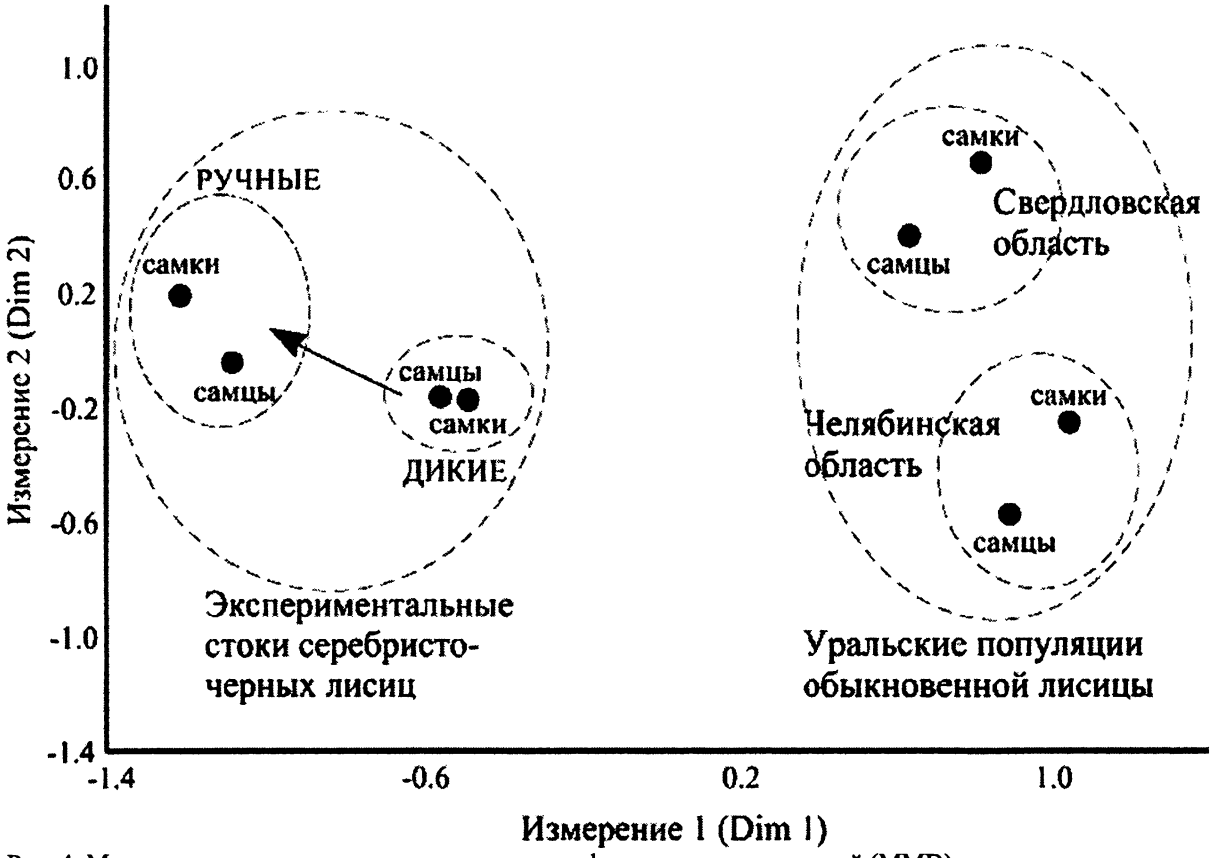


Рис. 4. Многомерное неметрическое шкалирование фенетических дистанций (MMD) между сравниваемыми выборками лисиц обоих полов из экспериментальных стоков ИЦиГ СО РАН и природных уральских популяций

Еще один пример быстрых изменений – дифференциация популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) острова Беринга по отношению к исходной камчатской популяции за 100 лет пространственной изоляции был изучен нами совместно с академиком В. Н. Большаковым. На остров Беринга полевку случайно завезли при строительстве села Никольского в конце XIX в. Уровень эпигенетических различий по встречаемости частот фенов черепа в этом случае, опираясь на величину средней меры дивергенции MMD, равную 0,156 ± 0,012, оказался сопоставимым с уровнем сильно дифференцированных популяций вида (Васильев и др., 2000).

Рассмотрим диапазон эпигенетических перестроек у близкого вида – рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Оренбургской области (окрестности г. Кувандык) в пределах одной и той же сакмарской популяции за более короткий отрезок исторического времени в 20 лет. Была вычислена матрица попарных фенетических дистанций (MMD) по частотам фенов неметрических признаков черепа между аллохронными выборками сакмарской популяции, которую обработали методом многомерного неметрического шкалирования для приведения к евклидовой метрике, а затем провели анализ главных координат. На рис. 5 показана хронографическая траектория фенетических изменений в одной и той же сакмарской популяции рыжей полевки в Оренбургской области вдоль первой главной координаты. Хорошо видно, что наблюдались два существенных отклонения траектории от средней многолетней величины, указанных на рисунке стрелками. Первое произошло в 1976 г. после сильнейшей засухи 1975 г. Затем популяция вернулась к «норме», и это продолжалось до 1982 г. В 1982 г. произошла серьезная техногенная авария на Южно-Уральском криолитовом заводе – мощный выброс фторидов в окружающую среду в зоне обитания изучаемой популяции. Поэтому имеются определенные основания связать уклонение хронографической траектории с этой аварией. Далее, после направленного изменения, в популяции вновь наблюдается стазис, но уже на новом уровне. Таким образом, в историческое время, буквально «на наших глазах» может происходить изменение эпигенетической системы популяции (Васильев и др., 2000).

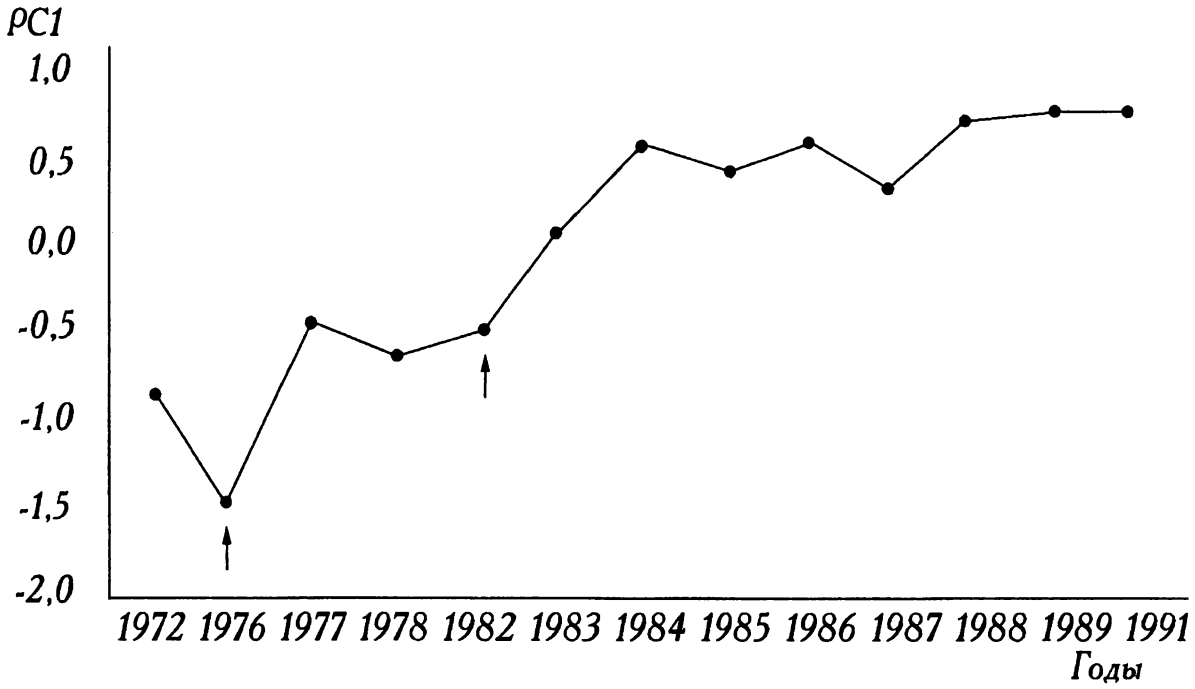


Рис. 5. Эпигенетические изменения в популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) с 1972 по 1991 г. в Оренбургской области: хронографическая изменчивость центроидов выборок вдоль первой главной координаты – PC1 (см. пояснения в тексте)

Следующий пример касается быстрых изменений популяций в радиационной среде. В 1957 г. после аварии на производственном объединении «Маяк» произошел выброс радионуклидов, который составил до 2 млн Ки (Экологические последствия..., 1993). В результате возник Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), который узкой полосой протянулся через территорию Челябинской и Свердловской областей. В южной, наиболее загрязненной части следа, до сих пор радиоактивное загрязнение составляет до 750 Ки на км^2 (Тарасов, 2000), а на севере до 4 Ки на км^2 (Уткин и др., 2000). На примере двух модельных видов – красной полевки и малой лесной мыши – мы провели сравнение населения в импактных группировках на южной и северной осевой части следа и в прилежащих контрольных популяциях за его пределами (Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Васильева и др., 2003). Коротко рассмотрим итоги сравнения популяций малой лесной мыши по 34 фенам неметрических признаков черепа. Оказалось, что по 17 фенам наблюдается сходное, однонаправленное изменение частот в северной и южной импактных выборках по сравнению с контрольными. Дискриминантный анализ импактных и контрольных выборок по значениям главных компонент внутрииндивидуальных фенетических композиций показал, что центроиды обеих импактных выборок сблизились друг с другом (рис. 6). Это указывает на то, что в обеих импактных группировках произошло однонаправленное эпигенетическое преобразование, несмотря на различающиеся почти на три порядка уровни радиоактивного хронического облучения (Васильева и др., 2003). Важно подчеркнуть, что эти различия устойчиво сохраняются в разные годы.

В заключение проведенного обзора мы приходим к следующим важным выводам. Во-первых, установлено, что быстрые изменения популяций в новых условиях среды не миф, а реальность. Показано также, что в их основе лежит перестройка и перенастройка эпигенетической системы популяций. О масштабах этих эпигенетических и генетических преобразований можно косвенно судить по изменениям частот встречаемости фенов неметрических признаков, проявление которых в фенотипе зависит от расстановки эпигенетических порогов. Следует подчеркнуть, что фенетика за почти 40-летний период своего существования накопила множество подобных примеров мелких и крупных аномалий морфогенеза в популяциях самых разных таксонов (Berry, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1988; Васильев и др., 2000).

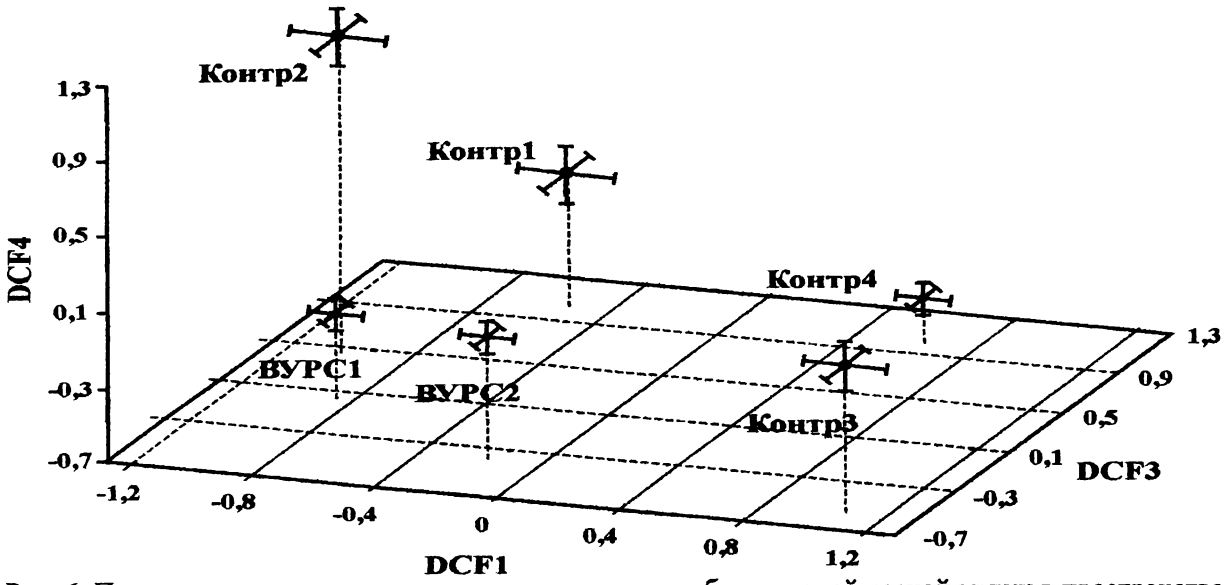


Рис. 6. Проекции векторов центроидов сравниваемых выборок малой лесной мыши в пространстве первой (DCF1), третьей (DCF3) и четвертой (DCF4) дискриминантных канонических функций. Выборки из южной части радиоактивного следа: ВУРС-1, контроль-1, контроль-2 и северной части: ВУРС-2, контроль-3; контроль-4. Указаны стандартные ошибки значений дискриминантных канонических функций для каждой выборки вдоль всех трех осей

Во-вторых, сама возможность быстрых эпигенетических преобразований популяций указывает на то, что они могут быть реальным механизмом наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса, предсказанного В. В. Жерихиным (2003) и его коллегами-палеонтологами. Биоценотическая перестройка может начаться уже в этом столетии, причем катастрофические изменения биоты должны протекать в форме некогерентной эволюции (Красилов, 1986), и не только у синантропных видов, что часто подразумевается. Огромные масштабы поступления углеводородов в природные экосистемы во время техногенных аварий при добыче углеводородного сырья приводят к избытку неосвоенных органических ресурсов в окружающей среде. Они будут неизбежно использованы и утилизированы импактными экосистемами, что, в свою очередь, вызовет коренную адаптивную перестройку составляющих их сообществ и видов микроорганизмов, растений и животных в аварийном режиме. Агроценозы с сортами растений-монокультур и породы сельскохозяйственных животных окажутся новым биологическим ресурсом для членов природных сообществ. Неизбежно постройки человека в урбоценозах и промышленных агломерациях будут осваиваться многочисленными антропотолерантными и антропофильными формами микроорганизмов, грибов, растений и животных. Биотой будут использоваться новые, синтезированные человеком материалы и продукты.

Судя по полученным нами данным, скорость эпигенетических перестроек может быть весьма высокой и в случаях потери жесткого биоценотического контроля над популяциями, способными успешно осваивать антропогенно трансформированную среду, характерные времена формообразования могут приблизиться к масштабу исторического времени и измеряться в сотнях, а не в сотнях тысяч лет. Таким образом, существующая реальная возможность быстрых эпигенетических перестроек природных популяций в новой антропогенной среде требует со всей серьезностью отнестись к возможности наступления глобального биоценотического кризиса.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (04–04–48352, 04–04–96100 р 2004 Урал, 04–04–96026 р 2004 Урал, РФ–62, 2006–РИ–112.0/001/337).

ЛИТЕРАТУРА

Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.

Беляев Д. К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 76–84.

Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158–169.

Васильев А. Г., Большаков В. Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. 1994. № 3. С. 4–15.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Малафеев Ю. М., Валяева Е. А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. 1999. № 6. С. 435–443.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-

географический подход). Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 132 с.

Васильев А. Г., Трут Л. Н., Осадчук Л. В. Влияние доместикации на скорость и направление морфогенетических преобразований: возможная роль гетерохронии // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. С. 74–94.

Васильева И. А., Васильев А. Г., Любашевский Н. М. и др. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (Apodemus uralensis Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 2003. № 6. С. 325–332.

Гилберт С. Ф., Опиц Д. М., Рэф Р. А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 5. С. 325–343.

Гродницкий Д. Л. Две теории биологической эволюции. 2-е изд. Саратов: Научная книга, 2001. 160 с.

Евсеев А. В. Импактные районы как отражение особенностей природопользования на севере России // Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всероссийской научно-практической конф. Нижний Тагил, 30 ноября – 1 декабря 2004. Нижний Тагил: Нижнетагильская гос. социально-педагогическая академия, 2004. С. 209–213.

Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. 542 с.

Животовский Л. А. Ламарк был прав // Химия и жизнь – XXI век. 2003. № 4. С. 22–25.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.

Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.

Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т. 1. Ч. 4. М.: Недра, 1988. С. 497–511.

Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва, 2002. Т. 73. СПб., 2002. 108 с.

Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 5. С. 579–589.

Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959. С. 91–137. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).

Тарасов О. В. Радиоэкология наземных позвоночных в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Уоддингтон К. Х. Организаторы и гены. М.: Гос. изд. иностр. лит., 1947. 240 с.

Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 108–115.

Уткин В. И., Чеботина М. Я., Евстигнеев А. В. и др. Радиационные беды Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2000. 93 с.

Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 115–136.

Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра, 1988. С. 142–168.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. 336 с.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. 160 с.

Яблонка Е., Лэмб М. Дж. Эпигенетическая наследственность в эволюции // Цитология. 2003. Т. 45. № 11. С. 1057–1072.

Alberch P. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. 1980. V. 20. P. 653–667.

Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of Mus musculus // Genetical Research, Cambr. 1963. V. 4. P. 193–220.

Gould S. J. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Harvard University Press, 1977. 268 p.

Shaposhnikov G. K. Origin and breakdown of reproductive isolation and the criterion of the species // Entomological Rev. 1966. V. 45. P. 1–18.

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

Zuckerkandl E. Why so many noncoding nucleotides? The eukaryote genome as an epigenetic machine // Genetica. 2002. V. 115. P. 105–129.