ISSN 0367—0597

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

3

МАЙ—ИЮНЬ

1994

«Наука»

УДК 576.12 : 591.526

ВЗГЛЯД НА ЭВОЛЮЦИОННУЮ ЭКОЛОГИЮ ВЧЕРА И СЕГОДНЯ [1]

А. Г. Васильев, В. Н. Большаков

Обсуждаются научные предпосылки, основная проблематика, современное состояние и дальнейшие перспективы развития эволюционной экологии — особого научного направления, основанного академиком С. С. Шварцем в начале 70-х годов. Значение экологического ориентира, котодый присутствует в названии «эволюционная экология», становится понятным именно сегодня, когда очевидной стала глубокая необходимость обогащения эволюционной теории экологическими взглядами и методологией. Предполагается, что в силу ожидаемого ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления эволюционная теория неожиданно может стать прикладной областью.

В 1980 г. была опубликована последняя книга академика С. С. Шварца «Экологические закономерности эволюции», которая представляет собой значительно дополненный вариант его монографии «Эволюционная экология животных», содержащий целый ряд новых представлений и идей. В этих книгах сформулировано и обосновано особое направление исследований, названное им эволюционной экологией. В статье «Эволюционная экология» С. С. Шварц (1973б) следующим образом определил содержание этого научного направления: в первую очередь — изучение возникновения и развития экологических адаптаций отдельных видов и форм, во-вторых — изучение экологических закономерностей эволюционного процесса.

В рамках данного направления сегодня выполнено много работ по изучению экологических адаптаций к различным, в том числе экстремальным, условиям среды: субарктическим, высокогорным, аридным и т. д., однако основная задача эволюционной экологии состоит в изучении экологических закономерностей эволюционного процесса.

В этой связи нельзя не вспомнить книгу известного эколога Э. Пианки «Эволюционная экология», переизданную на русском языке (Пианка, 1981). Развиваемые в ней взгляды принципиально отличаются от отечественных представлений об эволюционной экологии. Хотя книга весьма глубока и многогранна по содержанию, прекрасно освещает идеи популяционной экологии, экологии сообществ, теории островной биогеографии и многие другие, развиваемые долгое время американскими экологами, однако, на наш взгляд, она лишь касается решения эволюционных проблем: в ней приводятся сравнительные результаты эволюции популяционных адаптаций, статика, а не динамика эволюционных событий. Согласно представлениям Э. Пианки, содержание эволюционной экологии сводится к применению эволюционных понятий для объяснения популяционных явлений. Напротив, С. С. Шварц считал, что эволюционная экология направлена на использование популяционных явлений для изучения эволюционного процесса. В этом проявляется и кардинальное различие обоих направлений и близость рассматриваемых ими проблем. Сегодня эти научные направления тесно дополняют друг друга, хотя и имеют разную нацеленность.

Действительно, можно рассматривать популяцию как объект исследования в широком смысле слова. Это, безусловно, продуктивное и важное научное направление в рамках собственно популяционной экологии и экологии сообществ (при рассмотрении взаимодействия популяций разных видов). Однако оно само по себе еще недостаточно

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов 93—04—6944, 93—04—6720, а также гранта ЭБР26/1.47.

для развития эволюционных представлений. Необходимо рассматривать популяционный подход как метод познания эволюции. Популяционное мышление, по С. С. Шварцу, должно быть инструментом познания эволюционных закономерностей. Следовательно, экологические закономерности эволюции представляют собой такой объект исследования, который лежит уже не в пределах популяционной экологии, а, собственно, эволюционной теории. Не так давно вышла книга А. В. Яблокова «Популяционная биология» (1987), в которой наряду с обилием новейшего фактического материала убедительно показана реальность существования предсказанного более 20 лет назад С. С. Шварцем синтеза популяционных дисциплин, нацеленных на изучение эволюционного процесса. Таким образом, можно считать, что главный стержень эволюционной экологии выдержал испытание временем.

Важно подчеркнуть, что эволюция — это глубоко экологический процесс. Тезис об экологической природе эволюции, вносимый эволюционной экологией в теорию эволюции, принципиально важен. Польский эколог К. Петрусевич (коллега и большой друг С. С. Шварца) неоднократно подчеркивал, что теория эволюции — это теория экологическая. Напомним, что основной движущий фактор эволюции — естественный отбор — исключительно экологический фактор. Действуя на фенотипы, он работает экологически опосредованно. Важный фактор эволюции — пространственная изоляция — экологичен уже потому, что каждое местообитание на Земле экологически уникально и формирует свою векторизованность давления отбора. Выделенный еще С. С. Четвериковым фактор — популяционные волны — сам по себе, как проблема динамики численности популяций, является разделом популяционной экологии.

В последние годы о важности и даже неизбежности эколого-генетического синтеза для дальнейшего плодотворного развития эволюционной теории писал Н. В. Глотов (1988). Нам представляется это вполне справедливым, однако до настоящего полноценного синтеза, по-видимому, еще далеко, хотя несомненно, что один из первых кирпичей в фундамент этого нового эволюционного синтеза был заложен С. С. Шварцем. Именно С. С. Шварц убедительно показал, что одних популяционно-генетических воззрений на эволюцию недостаточно для ее описания, и считал, что «вопрос «вид — не вид» решается на экологическом, а не на физиологическом или генетическом уровне».

Круг проблем, сформулированных С. С. Шварцем в рамках эволюционной экологии, очень велик, поэтому остановимся лишь на некоторых наиболее важных моментах.

Одним из инструментов популяционного анализа служит созданный С. С. Шварцем и его учениками (Шварц и др., 1968) метод морфофизиологических индикаторов. Напомним, что он заключается в экспресс-оценке физиологического состояния популяций животных по важнейшим морфофизиологическим показателям (относительному весу органов — сердца, почки, печени, надпочечника и др.), параметры которых зависят от интенсивности их функционирования. Эти морфофизиологические признаки могут служить своеобразными индикаторами состояния популяционных группировок и позволяют оценивать реакцию на такие изменения условий, которые не улавливаются другими методами и в то же время являются более интегральными, чем физиологические показатели.

Заметим, что метод морфофизиологических индикаторов сразу же нашел много приверженцев, видевших в нем очередную панацею. Однако, как и следовало ожидать, прямолинейная интерпретация некоторыми неофитами изменения относительного веса органов, не всегда

корректное использование ими статистических методов и многочисленные артефакты, полученные в основном из-за неточности в разделении функционально-возрастных групп, привели к появлению негативного и скептического отношения к методу в целом. Сначала скепсис проявился у физиологов ввиду явных просчетов в интерпретации некоторыми зоологами результатов своих измерений, а затем и у многих экологов. Это, конечно, не означает, что метод не пригоден. Напротив, развитие многомерных методов статистики, а также бурное оснащение исследователей быстродействующей компьютерной техникой позволили в ряде случаев не только полностью реабилитировать метод, но и наметить пути его дальнейшего использования в эволюционной и популяционной экологии.

Широкое использование этого метода и огромный материал, собранный на многих десятках видов позвоночных животных из различных природных зон нашей страны, позволили сформулировать многие важные моменты эволюционной экологии. Была вскрыта общая фундаментальная закономерность, которая, по предложению К. Петрусевича, может быть названа экологическим правилом Шварца. Оно гласит, что специализированный в определенных условиях вид лучше приспособлен к окружающей среде по сравнению с любыми специализированными внутривидовыми формами (подвидом, популяцией) широко распространенных видов. Теоретической основой для этого послужило известное из экологической физиологии явление, что любое изменение среды прямо или опосредованно ведет к изменению путей осуществления энергетического баланса организма, а также то, что при необходимости усилить метаболизм происходит относительное (по отношению к весу тела) увеличение веса органов, которые наиболее связаны с этим процессом. Следовательно, в экстремальных условиях обитания не специализированные в адаптации к ним формы будут изменять пути реализации энергетического баланса, а это будет сопровождаться интенсификацией метаболизма органов, наиболее связанных с ним: сердца, почек и т. д., что косвенно выразится в увеличении их относительного веса.

Значительный материал, собранный по субарктическим популяциям и популяциям умеренных широт многих десятков видов С. С. Шварцем и его сотрудниками — Л. Н. Добринским, Н. Н. Даниловым, В. Н. Большаковым, В. Г. Ищенко, О. А. Пястоловой, В. С. Смирновым, Л. М. Сюзюмовой и др., подтвердил это положение. Аналогичные явления были обнаружены и при сравнении горных и равнинных популяций широко распространенных видов и специализированных горных видов (Большаков, 1972). Виды-автохтоны (специализированные арктические и горные) характеризуются такими же относительными параметрами сердца, почки и ряда других органов, что и популяции широко распространенных видов птиц и млекопитающих из умеренных широт или равнин. Напротив, субарктические популяции широко распространенных видов отличаются увеличением относительного веса или индекса органов. Так, В. Н. Большаковым (1972) показано, что у широко распространенных равнинных видов *Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus* наблюдается четкое возрастание индекса сердца по мере увеличения высоты над уровнем моря. Однако у *C. frater (centralis)* — типичных обитателей гор — индекс сердца такой же низкий, что и у особей равнинных популяций *C. glareolus* и *C. rutilus*. Особенно низок индекс сердца у представителя близкого лесным полевкам рода высокогорных каменных полевок *Alticola argentata* — серебристой полевки — типичной горной формы. Очевидно, что у типичных горных видов осуществляется другой способ приспособлений к большим высотам, чем у широко распространенных (Большаков, 1972).

На большой совокупности аналогичных исследований и были обоснованы основные положения эволюционной экологии.

Видообразование — приспособительный процесс, сопровождающийся возникновением качественно нового отношения формирующегося вида к среде. Новый вид отличается качественно иным типом метаболизма и биохимических процессов, энергетически более выгодным и эффективным. Специализированный подвид или популяция еще не обладают этими качествами и адаптированы в рамках возможностей собственного вида. Их адаптация выражена в форме морфофункциональной компенсации и энергетически более «дорогостояща», а следовательно, и менее эффективна. Поэтому виду-автохтону нет необходимости прибегать к интенсификации метаболизма, что обычно наблюдается у широко распространенных видов на пределах их распространения в экстремальных для жизни условиях.

Любая популяция обладает уникальными, присущими только ей, чертами адаптации. Процесс видообразования в отличие от формирования внутривидовых адаптаций (микроэволюция) сопровождается фундаментальными биохимическими и тканевыми изменениями и приводит к качественному изменению энергетических отношений со средой.

Еще одно важнейшее звено эволюционной экологии — представление о пространственной структуре вида. Главный тезис синтетической теории эволюции (СТЭ) гласит, что элементарной единицей эволюции может быть только популяция. С другой стороны, обильный материал, поставляемый популяционной экологией, убеждает в том, что популяция — элементарная автономная экологическая и биохорологическая единица вида. По определению С. С. Шварца, «популяция — форма существования вида» (1980, с. 7). Она функционирует как единое целое, но это не означает, что ее можно считать мельчайшей биохорологической единицей. Любая внутрипопуляционная группировка (семья, агрегация семей, отдельное поселение и др.) не обладает главным свойством популяции — экологической самостоятельностью, не может быть относительно автономной целостностью, соизмеримой с временным масштабом микроэволюции. Только относительно постоянные популяции отвечают тем требованиям, которые предъявляют популяционная генетика и теория эволюции. Понимая сложность биохорологической структуры вида, необходимо тем не менее четко учитывать эволюционно значимую разницу между внутрипопуляционными группировками и популяциями, а также помнить о том, что хотя внутривидовые группировки сами по себе и не автономны, но при взаимодействии друг с другом создают собственно популяцию — единую самостоятельно функционирующую систему. По терминологии С. С. Шварца, такие внутрипопуляционные группировки называются микропопуляциями. Они не способны к длительному существованию и функционируют лишь как части целого. Таким образом, в эволюционной экологии популяция выступает не только как элементарная единица эволюции, но и как естественная элементарная автономная экологическая единица. Эволюционно-экологическое единство популяции — важная веха в создании базовой концепции эволюционной экологии.

Группа морфологически сходных смежных популяций образует географическую форму. Эти популяции характеризуются общими морфофизиологическими и экологическими особенностями, которые определяют специфику реакции географической формы или, другими словами, подвида на изменение среды.

В этой связи остановимся еще на одном важном тезисе эволюционной экологии — на идее о необратимости микроэволюции. Эволюцион-

ная экология исходит из того, что не всякое изменение генетической структуры популяции может быть приравнено к микроэволюционному событию. Любые изменения среды вызывают перестройку популяции, преобразование ее свойств и, следовательно, генетической структуры. Это в целом обычное явление. Например, адаптационный полиморфизм, обнаруженный на божьей коровке *Adalia bipunctata*, и чередующиеся сезонные изменения частоты встречаемости темно- и светлоокрашенных морф у обыкновенного хомяка. Широко известны сезонные различия между осенними и весенними генерациями мышевидных грызунов-эфемеров, которые в ряде случаев настолько контрастны, что сопоставимы с размахом подвидовых различий. Все эти достаточно широко распространенные явления носят явно выраженный гомеостатический характер и обратимы. Они отражают взаимосвязь изменений экологической и генетической структуры, на фоне которых популяция проявляется как эколого-генетическое единство.

Различие между гомеостатическими явлениями поддержания динамического равновесия генетической структуры и ее существенными микроэволюционными сдвигами имеет принципиальный характер. Микроэволюция — это начальная стадия эволюционного процесса. Микроэволюционный процесс принципиально отличается от гомеостатических изменений генетической структуры необратимостью преобразования популяций. Согласно эволюционной экологии, необратимость внутривидовых преобразований определяется не морфофизиологическими и генетическими особенностями популяций (степень морфофизиологических различий, степень генетической дифференциации), а их экологическими особенностями, т. е. изменением нормы реакции на изменение внешней среды. На этой основе формируются специфичные морфогенетические реакции, делающие возврат к исходной форме невозможным. По С. С. Шварцу, микроэволюция — это процесс становления необратимой приспособительной реакции популяции, определяющей специфичность ее эволюционной судьбы. Формы, в которых материализуется микроэволюционный процесс, — это подвиды. Очевидно, что не каждый подвид может стать видом, но все виды в своем обособлении должны проходить стадию подвида.

Из этих представлений была сформулирована схема внутривидовой дифференциации. Она выглядит следующим образом: ненаправленное гомеостатическое изменение генетической структуры популяции — направленное изменение структуры популяции — необратимое изменение генетической структуры популяции (микроэволюция или подвидообразование) — видообразование. Эта схема и изложенные выше положения послужили базой для обоснования теории эволюционно-экологического механизма видообразования. Ее общие положения были сформулированы С. С. Шварцем. Последовательность видообразования с позиций эволюционной экологии такова:

1. Развитие популяции в своеобразной среде.
2. Возникновение необратимых морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяций к среде.
3. Прогрессирующее приспособление. Развитие тканевых адаптаций.
4. Репродуктивная изоляция на основе тканевой несовместимости.
5. Видообразование.

С. С. Шварц полагал, что движущие силы видообразования принципиально не отличаются от механизмов внутривидовой дифференциации. Эти процессы различны по своим результатам, а не по движущим силам. В отличие от внутривидовых преобразований в процессе видообразования отбор оценивает не только морфофункциональное совершенство, но и энергетическую стоимость адаптаций. Данное обстоя-

тельство и приводит к образованию нового вида. К. Петрусевич, обсуждая проблему, полностью поддерживал эту точку зрения: «видообразование является отчетливым этапом адаптации, формированием нового, энергетически более экономного приспособления, поэтому специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы» (1979, с. 4).

Мы коротко обсудили наиболее существенные разделы эволюционной экологии, намеренно не детализируя их и не ссылаясь на конкретные источники. Подробнейшая аргументация на огромном материале приводится самим С. С. Шварцем — основоположником этого научного направления. В тезисной форме добавим некоторые важные принципы эволюционной экологии, без которых обзор был бы не полным:

1. Фундаментальные изменения экологической структуры популяций (возрастной, пространственной и т. д.) всегда связаны с преобразованием приспособительных особенностей их генетической структуры.

2. Существуют разнообразные экологические механизмы, благодаря которым при любых изменениях численности поддерживается генетическая гетерогенность популяции.

3. В основе развития животных лежит принцип, который может быть назван принципом оптимального фенотипа. Способность определенного генотипа формировать разные фенотипы не означает, что все возможные пути онтогенеза энергетически равнозначны. Один из них достигается энергетически более экономным путем, другой — более дорогим. Каждому генотипу соответствует энергетически оптимальный фенотип.

Перед тем как изложить наиболее важные направления развития современной эволюционной экологии, нам кажется уместным совершить краткий экскурс к ее истокам. Сейчас нет необходимости подробно говорить о том, что синтез классического дарвинизма и популяционной генетики привел к созданию СТЭ. Представление СТЭ о том, что популяция — элементарная эволюирующая единица, как известно, в свою очередь привело к формированию популяционного стиля мышления. На этом этапе развития биологии зарождается специфическое направление исследований, которое использует популяционный подход как инструмент для решения биологических задач, — популяционная биология (Яблоков, 1987), а в его рамках возникает популяционная экология животных и растений. По мнению Э. Пианки (1981), сейчас нет необходимости различать популяционную экологию животных и растений, разница между ними только внешне выглядит фундаментальной. Слияние популяционно-экологических идей с представлениями популяционной генетики и теории эволюции приводит к созданию эволюционной экологии (Шварц, 1965, 1969, 1973а, 1980).

В это же время формируется популяционная морфология. Развитие и обоснование этого направления в нашей стране связано с именем А. В. Яблокова (1966, 1980, 1987). Слияние популяционно-морфологических и популяционно-генетических воззрений приводит к становлению одного из наиболее продуктивных современных направлений популяционной биологии — фенетики (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1980, 1987). По определению А. В. Яблокова (1980), фенетика представляет собой «распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно» (с. 42). В последние годы в русле популяционной биологии быстро формируются и другие направления исследований, связанные с популяционным анализом процесса развития, — популяционная феногенетика и количе-

ственная морфогенетика (Захаров, 1987; Яблоков, 1987; Магомедмирзаев, 1990).

Таким образом, в рамках популяционной биологии сформировалось несколько направлений: популяционная генетика, популяционная экология, популяционная морфология, фенетика и популяционная биология развития (Яблоков, 1987). Каждое из них имеет свой предмет и свои задачи исследований, а их главной особенностью можно назвать популяционный метод и стиль мышления. Взаимодействие этих разделов естественно ведет к эволюционной проблематике. В этом плане наиболее широким и емким, на наш взгляд, следует признать эволюционно-экологическое направление, которое фактически и представляет собой эволюционное приложение усилий всех направлений популяционной биологии.

Современное состояние в популяционной биологии можно определить, с одной стороны, как распространение популяционно-генетических воззрений в широком смысле на популяционную экологию и другие популяционно-биологические дисциплины и, с другой, как встречное обогащение популяционной генетики принципами и явлениями, описываемыми на природном материале этими направлениями. Таким образом, под эволюционной экологией мы склонны понимать использование богатого методического и фактологического арсенала популяционной биологии (популяционной генетики, популяционной экологии и других популяционных дисциплин) для изучения процесса эволюции, и особенно ее начальных этапов. Значение экологического ориентира, который присутствует в самом названии «эволюционная экология», становится понятным в настоящее время, когда очевидной стала глубокая необходимость обогащения эволюционной теории экологическими взглядами и методологией. Экологический ориентир в эволюционной теории важен в наши дни еще и потому, 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.

В свете этих представлений мы и попытаемся определить некоторые черты развития эволюционной экологии, складывающиеся в наши дни. В первую очередь остановимся на проблемах, решение которых ведет к полноценному эколого-генетическому синтезу в эволюционной теории, что будет одновременно означать и успешное развитие эволюционной экологии. В этом плане следует обратить внимание на фенетические исследования, которые выполняют важную функцию — развивают косвенно-генетические методы исследования природных популяций, чего в некоторой степени недоставало ранее эволюционной экологии. Согласно А. В. Яблокову (1980), цель фенетики заключается в разработке вопросов микроэволюции, теоретической систематики, практической биотехнии и других проблем, связанных с популяционным исследованием видов в природе. Поэтому не будет преувеличением сказать, что многие фенетические направления дополняют и развивают эволюционную экологию и могут способствовать ее дальнейшему развитию.

Приведем несколько примеров, иллюстрирующих эту точку зрения. Так, одной из важных проблем эволюционной экологии является изучение популяционной структуры различных видов: выявление популяций в природе, определение их границ, соотнесение численного объема популяций и внутрипопуляционных группировок как хорологических единиц. В этом плане показательны исследования, выполненные фенетическими методами, работы по выделению внутрипопуляционных группировок путем картирования поимок особей-носите-

лей редких фенов (Крылов, Яблоков, 1972; Турутина, 1978; Баранов, 1988), изучению популяционной структуры вида (Яблоков и др., 1981; Большаков, Васильев, 1975, 1978; Васильев, 1982, 1988; Васильев и др., 1986). Например, при изучении популяционной структуры прыткой ящерицы (Яблоков и др., 1981) в течение многих лет на стационарных площадках на большой сплошной территории проводилось картирование поимок особей и изучение частоты встречаемости более сотни признаков-маркеров, относящихся к особенностям рисунка окраски и фолидоза ящериц.

В результате были выделены биохорологические группировки пяти уровней естественной иерархии. Минимальное объединение особей — семья, временная агрегация с длительностью существования 1—2 поколения (уровень обмена особями между ними более 50% на поколение). Группа семей объединяется в дем и может существовать несколько поколений. Более высокий уровень — группа демов, где обмен составляет лишь 3—4% особей на поколение. Такое объединение может, по мнению исследователей, существовать десятки поколений. Далее идет объединенная группа демов, или популяция, между которыми обмен особями не превышает сотых долей процента на поколение, а ориентировочная длительность существования — сотни поколений. Предполагается и более высокий уровень структурированности — группа родственных популяций. Авторы полагают, что уже третий уровень — группа демов, или популяция, может считаться достаточно сбалансированной генетической системой, что подтверждается наличием промежуточных «гибридных» зон на границе объединений (Яблоков и др., 1981). Необычное фенетическое разнообразие на таких участках рассматривается как результат нарушения сбалансированных генных систем при их взаимодействии. Эта работа имеет, на наш взгляд, важные следствия для эволюционной экологии. Выявленные естественные биохорологические группировки свидетельствуют не только о реальности популяционной организации вида, но и о сверхупрощенности расчетов типа выяснения судьбы аллелей в системе менделевских популяций, а также убеждают в том, что последние могут не иметь биологического смысла. Это обстоятельство еще раз свидетельствует о недостаточности только одной популяционно-генетической базы для понимания процесса эволюции.

Другая сторона изучения популяционной организации вида — изучение внутривидовой дифференциации, ее масштабов и реальной картины. При выявлении степени дифференциации популяций приобретает большое значение комплексный анализ экологических, морфологических и косвенных генетических (фенетических) характеристик популяций (Большаков, Васильев, 1978; Васильев, 1982). Сравнение экологической структуры популяций (возрастной структуры, пространственного размещения, интенсивности размножения, численности и т. д.) позволяет оценить их популяционно-экологическую специфику. Многомерное морфометрическое сравнение дает возможность выявить своеобразие фенотипического облика популяций, а сравнение популяций по частотам встречаемости фенов неметрических пороговых признаков, как показано в ряде работ по фенетике, выполненных за рубежом и в нашей стране (Berry, 1963, 1964; Hartman, 1980; Sikorski, 1982; Васильев и др., 1986), — генетически интерпретировать полученные различия. Все эти подходы, дополняя друг друга, приводят к достаточно полному эволюционно-экологическому представлению о степени популяционной дифференциации. Например, на сплошном участке пойменных лесов реки Урал в Оренбургской области А. Г. Васильевым за короткий срок были взяты представительные пробы из шести примерно равно удаленных поселений рыжей полевки. Общая про-

тяженность участка сравнения составила около 150 км. Изучение этих проб показало, что по особенностям экологической структуры и морфометрическим характеристикам выделяются две совокупности, которые обладают специфическими чертами. К одной совокупности относятся первая и вторая пробы, а другая объединяет пробы с третьей по шестую. Различия между совокупностями обнаружены в возрастной структуре, уровне относительной численности, общих размерах и некоторых пропорциях черепа.

Определение фенетических дистанций между пробами (по частотам 23 фенов неметрических признаков черепа) позволило обнаружить, что первая и вторая пробы близки, а разница между ними сопоставима с уровнем внутрипопуляционных различий. Резких различий между второй и третьей, равно как и вообще между соседними смежными пробами, не было установлено. Однако между наиболее удаленными пробами (первая — шестая, вторая — пятая) порядок различий велик и сопоставим с фенетической дистанцией между заведомо длительно изолированными, но соседними популяциями вида. На сплошном участке ленточного ареала не удалось обнаружить жестких границ между популяциями. Можно лишь говорить о большой переходной зоне между ними. Тем не менее важен полученный факт: сочетание анализа экологической структуры, морфометрических особенностей и фенетических дистанций показало, что на данном отрезке пойменного леса обитают не менее чем две популяции рыжей полевки. На наш взгляд, развитие подобных исследований может быть плодотворным при изучении популяционной организации вида, внутривидовой дифференциации и микроэволюции.

Современная эволюционная экология глубоко исторична, поскольку изучает проблему преобразования популяций в пространстве и во времени. Однако этот аспект не всегда находит свое отражение в неонтологии, что оправдывает обращение к палеонтологическому субфоссильному материалу и данным археозоологии. Пионерные работы в этом направлении были выполнены К. Л. Паавером (1976), которому принадлежит развитие представлений о вековой изменчивости. Данное направление эволюционной экологии Н. Г. Смирновым названо исторической экологией (Смирнов и др., 1990). Н. Г. Смирнов в результате изучения изменчивости морфологических признаков в современных и субфоссильных (2,5—3 тыс. лет тому назад) популяциях обыкновенного хомяка показал не только наличие вековой изменчивости признаков, но и установил при сравнении разных возрастных групп смену нормы реакции признаков от прапопуляции к современности. Другой пример — исследование Б. А. Калабушкина (1976) по выявлению генетической дифференциации в современной и среднеголоценовой популяциях одного из видов брюхоногих моллюсков из лагуны Буссе в прибрежной зоне о-ва Сахалин. Примечательно, что автор установил не только явление генетической дифференциации популяции в процессе адаптации к различным условиям среды обитания, но и показал на протяжении 4,5—5 тыс. лет изменения в структуре, связанные с увеличением экологической дифференциации в акватории лагуны. Выявлен важный факт, что по исследованным признакам субпопуляции (микропопуляции) современной лагуны в большей степени отличаются друг от друга, чем прапопуляция от современной популяции в целом. Эволюционно-экологическое значение подобных работ трудно переоценить.

В развитии эволюционно-экологической проблематики немалую роль играют сравнительно-кариологические и электрофоретические исследования, которые нацелены не только на решение таксономических задач, но и имеют четко выраженную эволюционную направлен-

ность (Воронцов и др., 1972; Орлов, 1974; Гилева и др., 1982; Малыгин, 1983). Интересны работы, в которых осуществляется комплексный кариологический, электрофоретический и морфологический анализ. Большое значение для эволюционной экологии имеют исследования по изучению внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма и явлению географической изменчивости хромосомных наборов (Гилева, 1990).

Развитию эволюционно-экологического направления способствует и экспериментальная гибридизация и разведение в сходных условиях представителей разных внутривидовых и таксономически спорных форм. Опыт исследований такого рода был обобщен А. В. Покровским и В. Н. Большаковым в монографии «Экспериментальная экология полевок» (Покровский, Большаков, 1979). Важность развития таких исследований неоднократно подчеркивалась С. С. Шварцем (1973а, 1980). Перенесение животных, относящихся к разным внутривидовым формам, в относительно одинаковые лабораторные условия и изучение их реакции на эти условия можно рассматривать как своеобразный морфогенетический тест. Выявляя специфику морфогенетических и иных реакций на сходные условия у представителей разных внутривидовых форм, можно установить не только сам факт необратимой специфики данных форм, но и направление микроэволюционных преобразований (Большаков и др., 1980). В этом же русле лежит использование метода провокационных сред и изучение эффектов взаимодействия генотип — среда с эколого-генетических позиций (Глотов, Тараканов, 1985). В самые последние годы благодаря сочетанию электрофоретических, морфологических и феногенетических методов с экологическими вновь возрождается интерес к эколого-генетическим исследованиям природных популяций, а следовательно, и к дальнейшему развитию эволюционной экологии.

Напомним, что еще в 20-е годы Б. Л. Астауров (1974) выявил особую форму изменчивости, которая обусловлена естественными стохастическими ошибками развития и приводит к хорошо известному теперь явлению флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1981, 1987; Soule', 1979; Palmer, Strobeck, 1986; Parsons, 1992). Большинство билатеральных морфометрических и неметрических признаков подвержено флуктуирующей асимметрии. Это явление неодинаковой реализации признака на разных сторонах особи обусловлено сбоями (ошибками) развития — эпигенетическими причинами, — так как генотип особи и условия ее развития практически одинаковы для обеих сторон. Флуктуирующая асимметрия (ФА) — независимая и часто неодинаковая реализация билатеральных признаков на разных сторонах особи — является обобщенной эпигенетической мерой стресса (Parsons, 1990), позволяет оценить стабильность развития группы особей и, следовательно, может использоваться при биомониторинге популяций (Захаров, 1981, 1987; Palmer, Strobeck, 1986). Использование показателей ФА позволит оценить стабильность развития разных функциональных групп животных в популяции, выявить индивидуальные уровни ФА, а также сравнить стабильность развития животных из популяций, обитающих в различных условиях (в оптимуме и пессимуме ареала, на разных фазах динамики популяции, в районах техногенных загрязнений и т. д.). В 1992 г. в Польше состоялся I Международный симпозиум по экологической генетике млекопитающих, на котором объединились специалисты из разных областей популяционной биологии, включая популяционную генетику, экологию и биологию развития. На этом симпозиуме одним из главных направлений был признан подход, связанный с использованием флуктуирующей асимметрии в эколого-генетических исследованиях.

Все сказанное выше подтверждает правильность выбранного С. С. Шварцем почти 25 лет назад направления исследований, которое он, несколько опережая свое время, назвал эволюционной экологией. Только сегодня экологическая парадигма начинает прослеживаться во всех направлениях биологии и эколого-генетический взгляд на эволюционный процесс начинает постепенно доминировать в популяционно-биологических исследованиях. По этой причине необходимо еще раз подчеркнуть важность и актуальность поднимаемых эволюционной экологией проблем для формирования современных фундаментальных представлений об эволюционном процессе.

ЛИТЕРАТУРА

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

Баранов А. С. Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга. — В кн.: Фенетика природных популяций. М., 1988, с. 170—177.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. — М.: Наука, 1972. — 200 с.

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала. — В кн.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975, с. 3—31.

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции. — В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1978, вып. 5(7), с. 110—115.

Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. — М.: Наука, 1980. — 140 с.

Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции. — В кн.: Фенетика популяций. М., 1982, с. 15—24.

Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. — В кн.: Фенетика природных популяций. М., 1988, с. 158—169.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей. — Генетика, 1986, **22**, № 7, с. 1191—1198.

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

Гилева Э. А. Хромосомная изменчивость и эволюция. — М.: Наука, 1990. — 141 с.

Гилева Э. А., Большаков В. Н., Черноусова Н. Ф., Мамина В. П. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (*Microtus juldashi*) и арчевой (*M. carruthersi*) полевок и данные о их репродуктивной изоляции. — Зоол. журнал, 1982, **61**, № 6, с. 912—922.

Глотов Н. В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции. — В кн.: Дарвинизм: история и современность. Л., 1988, с. 45—55.

Глотов Н. В., Тараканов В. В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип — среда в природной популяции. — Журнал общ. биол., 1985, **46**, № 6, с. 760—770.

Захаров В. М. Флуктуирующая асимметрия как показатель гомеостаза развития. — Генетика, 1981, № 13, с. 241—256.

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

Калабушкин Б. А. Внутрипопуляционная изменчивость современной и голоценовой популяции *Littorina squalida*. — Журнал общ. биол., 1976, **37**, № 3, с. 369—377.

Крылов Д. Г., Яблоков А. В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки. — Зоол. журнал, 1972, **51**, № 4, с. 576—584.

Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. — М.: Наука, 1990. — 232 с.

Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок. — М.: Наука, 1983. — 207 с.

Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих. Цитогенетические методы в систематике млекопитающих. — М.: Наука, 1974. — 207 с.

Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода к биоморфологии. — Таллин: Валгус, 1976. — 256 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. — М.: Наука, 1979. — 147 с.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. — Свердловск: УрО АН СССР, 1990. — 244 с.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1973, № 5, с. 40—51.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 278 с.
Турутина Л. В. Изучение пространственно-генетической внутрипопуляционной структуры двух видов позвоночных животных (*Lacerta agilis* L., *Clethrionomys glareolus* Schreb.) фенетическим методом. — В кн.: Фенетика популяций. М., 1982, с. 174—187.
Шварц С. С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса (постановка проблемы). — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965, с. 21—32.
Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. — Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. — 199 с.
Шварц С. С. Проблема вида и новые методы систематики. — В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск, 1973а, с. 3—18.
Шварц С. С. Эволюционная экология. — В кн.: Современные проблемы экологии. М., 1973б, с. 52—62.
Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.
Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. — Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. — 387 с.
Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. — М.: Наука, 1966. — 364 с.
Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. — М.: Наука, 1980. — 135 с.
Яблоков А. В. Популяционная биология. — М.: Высшая школа, 1987. — 303 с.
Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.). — Журнал общ. биол., 1981, **42**, № 5, с. 645—656.
Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus*. — Genetical Research, Cambr., 1963, **4**, p. 193—220.
Berry R. J. The evolution an island population of the house mouse. — Evolution, 1964, **18**, N 3, p. 468—483.
Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits. — J. Mammal., 1980, **61**, N 3, p. 436—448.
Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1986, **17**, p. 291—321.
Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. — Biol. Rev., 1990, **65**, p. 131—145.
Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. — Heredity, 1992, **68**, N 4, p. 361—364.
Sikorski M. D. Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemuc agrarius* in urban areas. — Acta theriol., 1982, **27**, N 13, p. 169—180.
Soule' M. E. Heterozigosity and developmental stability: another look. — Evolution, 1979, **33**, p. 396—401.