

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Млекопитающие горных территорий

**Материалы международной конференции
4—9 сентября 2005 г.**

Москва ❖ 2005

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт экологии горных территорий Кабардино-Балкарского
научного центра
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Териологическое общество
Программа Отделения биологических наук РАН
“Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”



Млекопитающие горных территорий

**Материалы международной конференции
4-9 сентября 2005 г.**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2005

Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. 215 с.

В сборнике представлены материалы докладов, заслушанных на международной конференции, которая состоялась 4–9 сентября 2005 г. в Институте экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик) при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Териологического общества при РАН. Представленные работы отражают различные аспекты экологии, морфологии, систематики, эволюции, охраны и рационального использования млекопитающих горных территорий.

Для зоологов, этологов, экологов.

Ответственные редакторы: д.б.н. В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН)
д.б.н. Ф.А. Темботова (ИЭГТ КБНЦ РАН)

Конференция поддержана РФФИ (проект № 05–04–58059 г)
и Программой Отделения биологических наук РАН
“Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”

ТЕМПЫ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ ПЕРЕСТРОЕК ПОПУЛЯЦИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТЕХНОГЕННОЙ СРЕДЕ НА УРАЛЕ

The rate of epigenetic diversification in mammalian populations within Ural tehnoguenic conditions

А.Г. Васильев, И.А. Васильева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

E-mail: vag@ipae.uran.ru

В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдались бы трансформация ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Имеются основания ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду, что может эволюционную теорию неожиданно превратить в прикладную науку (Васильев, Большаков, 1994). Эти представления согласуются с результатами исследований В. В. Жерихина, который обнаружил быстрые, катастрофические изменения в составе энтомофауны в мезозое на рубеже верхнемелового времени. Преобразование фауны осуществилось за относительно короткое геологическое время и проявилось на уровне смены целых семейств (Жерихин, 2003). Такие катастрофические смены фауны были обнаружены и в другие эпохи планетарной истории и на-

званы В. В. Жерихиным “глобальными биоценоотическими кризисами”. В одной из своих последних работ он писал о том, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценоотического кризиса на фоне усиливающегося антропогенного изменения ландшафтов (Жерихин, 2003).

В свете этих представлений крайне актуальным и важным направлением исследований становится поиск вероятных механизмов, способствующих наступлению биоценоотического кризиса, и, в частности, механизмов быстрых преобразований популяций фоновых видов, являющихся основными компонентами сообществ, подвергающихся антропогенной трансформации особенно в наиболее ранимых горных экосистемах.

В последние годы эпигенетические представления о поливариантной природе канализованного индивидуального развития и его роли в эволюционном процессе, сформулированные в работах К.Х. Уоддинг-

гтона (1947) и И.И. Шмальгаузена (1946), постепенно заменяют традиционные взгляды, характерные для синтетической теории эволюции XX века и начинают доминировать в научной среде (Alberch, 1980; Шишкин, 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 фенотипических представлений для понимания явлений развития, формирующихся на популяционном уровне, представляется нам очевидной и крайне перспективной (Веггу, 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).

Цель настоящей работы, поэтому, состоит в обсуждении проблемы реальности быстрых эпигенетических перестроек в популяциях животных в условиях антропогенно трансформированных ландшафтов как возможного механизма наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса. В качестве основных примеров использованы данные о млекопитающих Уральского региона.

Результаты и обсуждение

Преобразования популяций в первую очередь отражаются в фенотипе и фиксируются в изменении протекания морфогенеза, поскольку именно фенотипы непосредственно сталкиваются с измененной средой. Изменения условий развития, поэтому, неизбежно проявляются в перестройке морфогенетического процесса. Для возникновения нового вида требуется его когерентное встраивание в биоценотическую среду, становление полноправным и необходимым членом сообщества

(Шварц, 1973). Однако сам факт быстрых наследующихся перестроек морфогенеза весьма важен, и они могут быть востребованы сообществом в ситуации некогерентной эволюции (Красилов, 1986).

Достижения молекулярной генетики последних лет показывают чрезвычайную важность эпигенетических процессов в переключении развития и вновь делают актуальными представления К.Х. Уоддингтона (1947, 1970) о роли эпигенетических перестроек в эволюции. Хорошо известно, что параллельно с 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 осуществлен М.А. Шишкиным, который сформулировал основы эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 1988). Близкие представления, основанные на принципах нелинейной неравновесной термодинамики, предложил П. Олберч (Alberch, 1980).

Уоддингтон ввел представления об эпигенотипе — системной совокупности генов и их продуктов, находящихся в динамическом взаимодействии и обеспечивающих процесс развития. Согласно взглядам Уоддингтона, функционирование эпигенотипа забуферно 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. Уоддингтон ввел также представление об эпигенетическом ландшафте особи как аналогии, позволяющей описать потенциальное развитие особи как иерархически разветвленную систему путей формирования фенотипа, которая устойчиво зарегулирована эпигенетическими порогами и напоминает русло реки. 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 особи. 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).

На схеме приведена модель развития в виде желоба — креода, помеченного сплошной линией. Движение шара вдоль этого пути развития символизирует устойчивость и направленность процесса развития, которое в норме приводит к нормальному фенотипу N1. Случайные сбои развития могут привести к перескоку шара в развилку — субкреод, который приведет к аберрантному фенотипу. Для нас важна следующая модель, характеризующая механизм осуществления эволюционных перестроек системы развития. В исход-

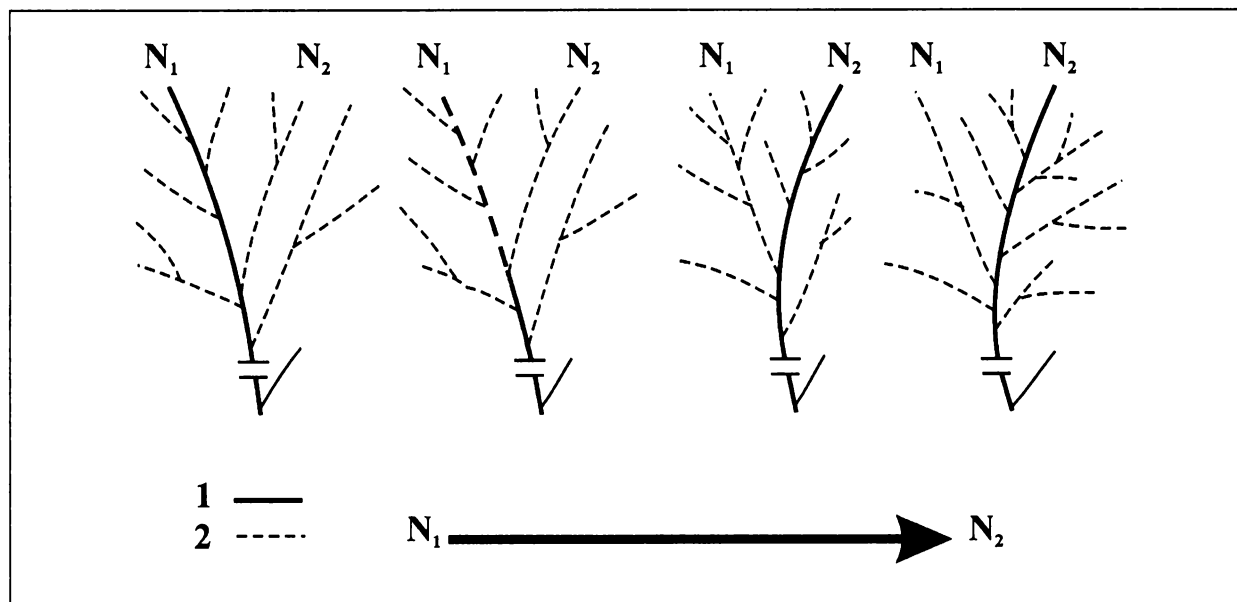


Рис. 1. Модель эволюционной перестройки эпигенетической системы (по М.А. Шишкину, 1988 с изменениями). Сплошной линией указаны креоды (1), прерывистой — субкреоды (2).

ном случае креод ведет к нормальному фенотипу N_1 . При изменении условий может наблюдаться дестабилизация развития, и основной его путь — креод, характерный для нормальных исходных условий, может оказаться неэффективным, и регуляция его нарушится. Это приведет к тому, что возникнет веер возможных абберрантных путей развития, из которых будет выбран и в ходе естественного отбора углублен (“накатан”) новый креод, который приведет к иному фенотипическому решению. Затем новый креод зафиксирован в качестве новой нормы развития и будет устойчиво приводить к формированию фенотипа N_2 , то есть наследоваться. Важно подчеркнуть, что согласно теории М.А. Шишкина, “накатывание” нового креода одновременно приводит к общей деформации эпигенетической системы и порождает, с одной стороны, возможность появления новых или деформации старых субкреодов, а с другой — необратимость и поступательность эволюционных перестроек.

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) А.Г. Васильевым 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 тол-

кование онтогенеза: 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 данная особь принадлежит данной популяции, а не другой. В каждой популяции эпигенетические 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, то есть их флуктуирующая асимметрия, обусловлено сбоями развития и зависит от эпигенетических причин, поскольку генотип для левой и правой сторон, как и среда развития, практически одинаков (Астауров, 1974). Это обстоятельство и позволяет подобную изменчивость рассматривать как эпигенетическую.

В качестве примера визуализации эпигенетического ландшафта популяции рассмотрим изменчивость билатеральных сочетаний — композиций фенов костных перемычек овального отверстия у горного эндемика Кавказа — прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi*). Линии, соединяющие конкретные композиции фенов, означают, что такие сочетания встретились у одной и той же особи одновременно, но

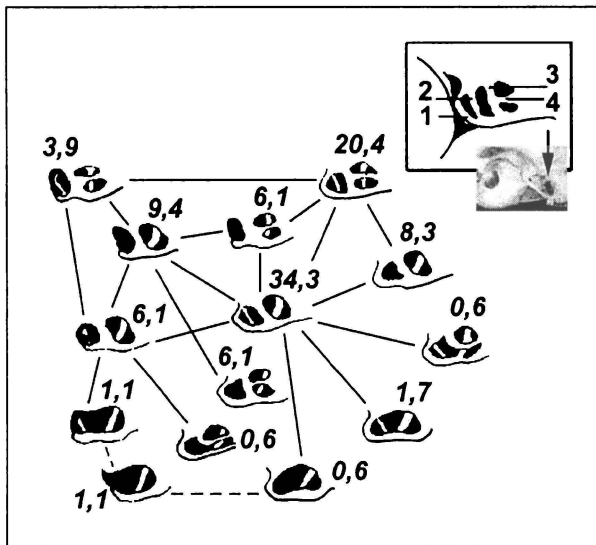


Рис. 2. Эпигенетическая изменчивость структуры антимерных композиций фенотипов перемычек овального отверстия (1–4) в популяции прометеевой полевки. Цифрами указаны частоты встречаемости композиций, %. Линии соединяют варианты антимерных билатеральных композиций, встретившихся у одной и той же особи, но на разных сторонах черепа.

на разных сторонах ее черепа (рис. 2). Цифры указывают значения частот встречаемости композиций фенотипов в процентах. Хорошо видно, что формируется единая, допустимая в ходе развития, система переходов от одной композиции к другой. Видно так же, что одни

композиции преобладают, а другие встречаются редко, что напоминает модель некоего ландшафта. В разных природных популяциях прометеевой полевки: на Крестовом перевале в Грузии и в районе Бахмаро в Аджарии эпигенетический ландшафт отличается, что сопровождается значимыми различиями в частотах встречаемости фенотипов у сравниваемых группировок.

Для визуализации индивидуальных композиций по многим фенотипам и признакам необходимо использование многомерных методов статистики. Разработанная нами методика заключается в следующем. В каждой выборке производится кодирование проявления фенотипов разных признаков единицами, а отсутствия — нулями. После выбраковки признаков, связанных с возрастом, полом, друг с другом и общими размерами проводится многомерная ординация таких индивидуальных фенетических композиций с использованием метода главных компонент. Далее по полученным значениям главных компонент между выборками проводится дискриминантный анализ. На рисунке 3 показаны полигоны изменчивости индивидуальных фенетических композиций у представителей трех линий мышей, полученные в результате дискриминантного анализа (материал для исследования предоставлен А.В. Осадчук, ИЦиГ СО РАН). Хорошо видно, что полигоны практически не перекрываются, то есть “эпигенетические ландшафты”, маркированные фенетическими композициями, у всех трех линий оказываются различными. Это указывает на то, что у одного и того же

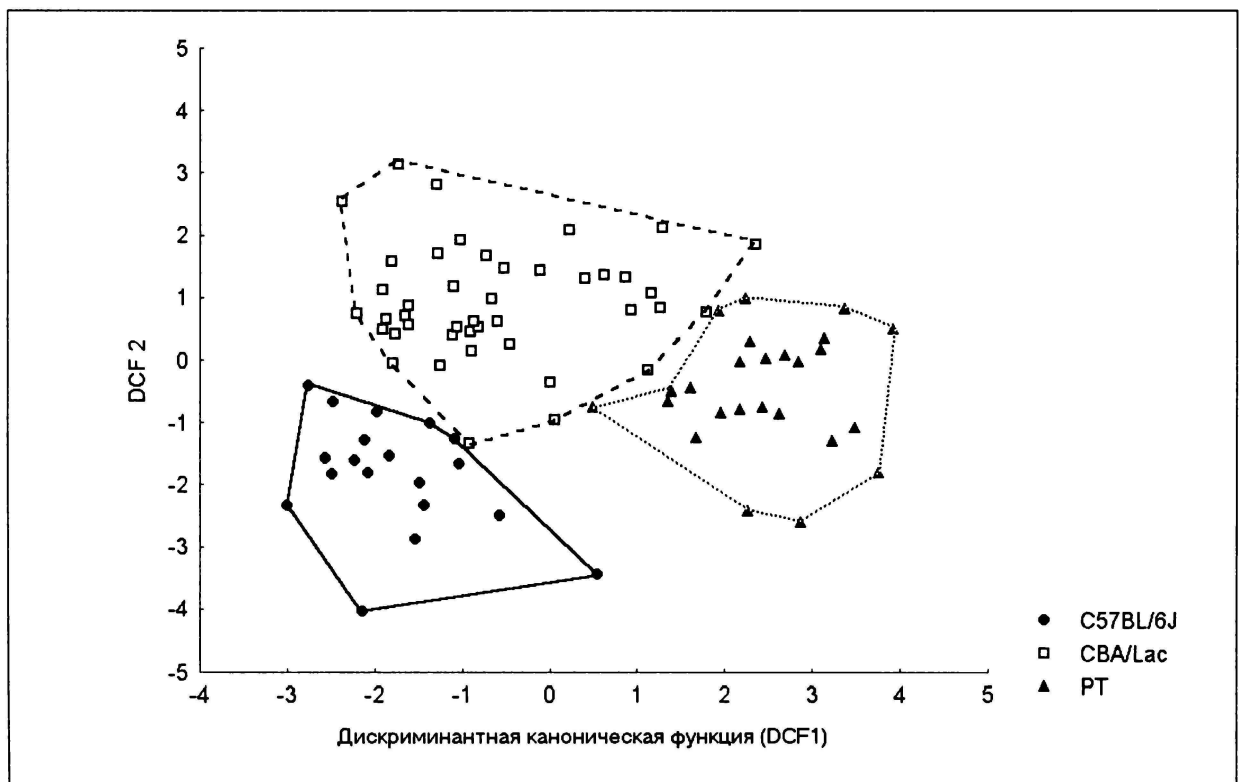


Рис. 3. Дискриминантный анализ трех линий мышей по главным компонентам внутрииндивидуальных индивидуальных композиций 15 фенотипов.

вида — домовый 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 млекопитающих Урала.

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 и (1955) 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 обнаружилось 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.

Рассмотрим диапазон эпигенетических перестроек у другого вида грызунов — 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) между аллохронными выборками сакмарской популяции, которую обработали методом многомерного неметрического шкалирования для приведения к евклидовой метрике, а затем провели анализ главных координат. На рисунке 4 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, указанные 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 связывать отклонение хронографической траектории с этой аварией. Далее, после направленного изменения, в популяции вновь наблюдается стазис, но уже на новом уровне. Таким образом, в историческое время, “на наших глазах” может происходить изменение эпигенетической системы популяции (Васильев и др., 2000).

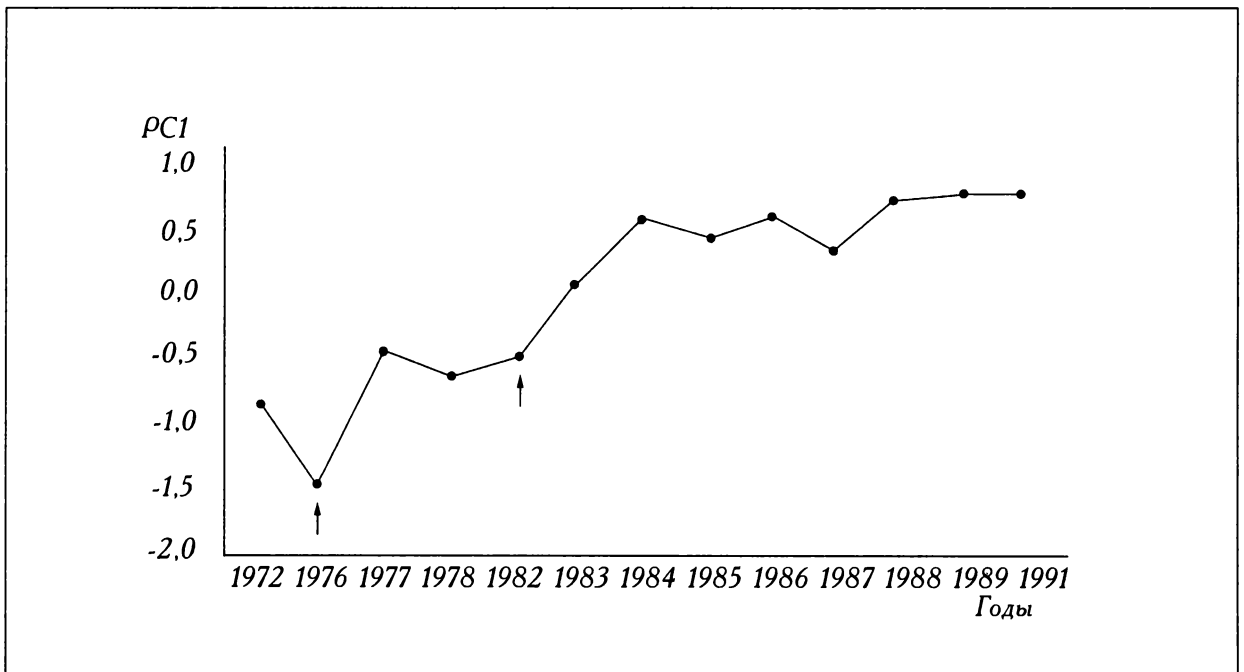


Рис. 4. Эпигенетические изменения в популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) с 1972 по 1991 г. в Оренбургской области: хронографическая изменчивость центроидов выборок вдоль первой главной координаты — PC1 (см. пояснения в тексте).

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 км² (Тарасов, 2000), а на севере до 4 Ки на км² (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 индивидуальных фенетических композиций показал, что центроиды обеих импактных выборок сблизились друг с другом. Это показывает, что в обеих импактных группировках произошло однонаправленное эпигенетическое преобразование, несмотря на различающийся почти на три порядка уровень радиоактивного хронического облучения (Васильева и др., 2003. Важно подчеркнуть, что эти различия устойчиво сохраняются в разные годы уже в течение 10 лет наблюдений.

В заключение проведенного обзора мы приходим к следующим важным выводам. Во-первых, установлено, что быстрые изменения популяций млекопитающих в новых условиях среды не миф, а реальность. В их основе лежит перестройка и перенастройка эпигенетической системы. О масштабах этих эпигенетических и генетических преобразований можно косвенно судить по изменениям частот встречаемости фенотипических признаков. Во-вторых, сама возможность быстрых эпигенетических преобразований популяций указывает на то, что они могут быть механизмом наступления и осуществления биоэкологического кризиса, предсказанного В.В. Жерихиным (2003). Биоэкологическая 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. Судя по полученным нами данным, скорость эпигенетических

перестроек может быть весьма высокой и в случаях потери жесткого биоэкологического 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.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (04-04-48352, 04-04-96100 р2004урал) и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ РИ-112/001/249.

Литература

- Астауров Б.Л. 1974. Наследственность и развитие. М.: Наука. 359 с.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 158–169.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н. 1994. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. № 3. С. 4–15.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. 1999. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. №6. С. 435–443.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2000. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроногеографический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 132 с.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. 2003. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 6. С.325–332.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. 1997. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. Т. 28. № 5. С. 325–343.
- Гродницкий Д.Л. 2001. Две теории биологической эволюции / 2-е изд. Саратов: Изд-во Научная книга. 160 с.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 542 с.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 213 с.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 140 с.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва. Т. 73. СПб. 108 с.
- Северцов А.С. 1990. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. Т. 51. № 5. С. 579–589.
- Смирнов В.С., Шварц С.С. 1959. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Воп-

- росы акклиматизации млекопитающих на Урале. // Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18. Свердловск. С.91–137.
- Уоддингтон К.Х. 1947. Организаторы и гены. М.: Госизд-во иностр. лит. 240 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир. С.108–115.
- Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.В. и др. 2000. Радиационные беды Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН. 93 с.
- Шварц С.С. 1973. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С. 213–228.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра. С. 142–168.
- Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 396 с.
- Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. 1993. / Соколов В.Е., Криволицкий Д.А. (ред.) М.: Наука. 336 с.
- Alberch P. 1980. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. Vol.20. P. 653–667.
- Berry R.J. 1963. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetical Research, Cambr. Vol.4. P. 193–220.
- Gould S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Harvard University Press. 268 p.
- Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A. 1995. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriologica. Suppl. 3. P. 55–64.