

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГОМОЛОГИЧНЫХ МОРФОСТРУКТУР: ОТ ПОПУЛЯЦИЙ ДО ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ ВИДОВ

© 2010 г. А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. Н. Большаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.03.2010 г.

На основе эволюционно-экологического анализа гомологичных вариаций морфологических структур черепа (фенов) как при техногенных, климатических и ландшафтно-географических изменениях среды на уровне популяций и подвидов, так и при рассмотрении экологических рядов 46 внутривидовых форм и видов с разной экологической специализацией в пределах семейства Cricetidae выявлены закономерные проявления феногенетической изменчивости. У видов с одинаковой экологической специализацией обнаружены параллельные, направленные и, по-видимому, адаптивные изменения частот гомологичных фенов и их индивидуальных композиций, обусловленные перестройками анцестральной эпигенетической системы. Показано, что сходные экологические требования среды приводят к историческим однонаправленным преобразованиям гомологичных морфоструктур у разных видов, что может объяснить массовое появление гомоплазий, параллельную и отчасти направленную эволюцию близких таксонов при их одинаковой экологической специализации.

Ключевые слова: эволюционная экология, феногенетическая изменчивость, гомологичные морфологические структуры, неметрические признаки, грызуны.

Ведущая роль экологических факторов в эволюционных перестройках процессов развития, как ее представлял еще С.С. Шварц (1980), только в самые последние годы начинает в полной мере осознаваться мировой наукой (Gilbert et al., 1996; Gilbert, 2003; и др.). Речь идет не только о понимании эволюции как экологического феномена (Пианка, 1981), а о том, что эволюционные перестройки связаны с изменением развития на уровне популяций и видов. Эволюционно-экологические изменения особенно вероятны в новых техногенно измененных средах, а главное, в измененных сообществах (Моупе, Neige, 2007). Как показывают исследования в области исторической экологии (Смирнов, 2006), именно экологическая составляющая таких преобразований должна быть велика.

В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдалась бы трансформация ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Поэтому можно ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду (Васильев, Большаков, 1994; Васильев, Васильева, 2005). Эти представления отчасти согласуются с результатами исследований В.В. Жерихина (2003), который обнаружил быстрые, катастро-

фические изменения в составе энтомофауны в мезозое на рубеже верхнемелового времени. Он считал, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценологического кризиса на фоне усиливающегося антропогенного изменения ландшафтов.

В свете этих представлений крайне актуальным становится эволюционно-экологический анализ закономерностей феногенетической изменчивости гомологичных вариаций (фенов) морфологических структур в форпостных популяциях видов, осваивающих новые, в том числе техногенные, условия среды, а также сопряженной внутривидовой изменчивости у симпатрических видов и параллельных морфологических перестроек у таксонов, принадлежащих к разным экологическим рядам и жизненным формам. Напомним, что в качестве единицы наблюдения для гомологичных фенов билатеральных признаков рассматривается половина (сторона) особи, поэтому изучается внутрииндивидуальная изменчивость, имеющая эпигенетическую природу (Berry, Searle, 1963; Астауров, 1974; Захаров, 1987; Васильев, 2005). Вслед за Н.П. Кренке (1933–1935), который обнаружил ее у растений, мы называем такую внутрииндивидуальную изменчивость билатеральных структур феногенетической изменчивостью (Корона, Васильев, 2000; Васильев,

2009). Феногенетическая изменчивость обусловлена двумя компонентами: организующей – эпигенетической изменчивостью (Васильев, 2005), которая задается расстановкой эпигенетических порогов для каждой популяции и таксона, и стохастической – реализационной изменчивостью (Струнников, Вышинский, 1991), которая вызывается случайными флуктуациями эпигенетической системы и обеспечивает возможность выбора (переключения) альтернативного пути развития (Васильев, 2009). Поэтому эволюционно-экологический анализ проявлений феногенетической изменчивости гомологичных морфоструктур может способствовать решению проблемы и пониманию экологической природы параллельных эволюционных изменений (Татаринев, 1987; Раутиан, 1988).

Ранее нами (Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Васильева и др., 2003) был обнаружен параллелизм проявления гомологичных дискретных вариаций неметрических признаков скелета (фенов) в природных популяциях грызунов, наблюдающийся при разной интенсивности хронического радиоактивного облучения в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), возникшего на Южном Урале после Кыштымской аварии 1957 г. на НПО “МАЯК”. В частности, на примере малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*) в северных и южных импактных (расположенных вдоль осевой части следа) и контрольных (обитающих за его пределами) группировках было показано, что из 34 изученных гомологичных морфоструктур по 17 наблюдается параллелизм изменений частот их встречаемости. Оказалось, что как для северной, так и для южной импактных выборок характерно сходное по величине однонаправленное превышение частот этих аберрантных морфоструктур по сравнению с контрольными (Васильева и др., 2003). Дискриминантный анализ импактных и контрольных выборок по значениям главных компонент внутрииндивидуальных фенокомпозиций показал, что центроиды географически удаленных южной и северной импактных выборок сблизилась в морфопространстве, образованном дискриминантными функциями, тогда как размещение центроидов контрольных популяций оказалось пропорциональным их взаимному территориальному удалению. Другими словами, в обеих импактных группировках произошло однонаправленное феногенетическое преобразование, несмотря на различающийся почти на три порядка уровень радиоактивного хронического облучения (Васильева и др., 2003). Сходные явления обнаружены на территории ВУРСа и у красной полевки (Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Васильев, 2005).

В этой связи основную проблему можно сформулировать таким образом: возникают ли параллельные феногенетические изменения гомологичных морфологических структур на внутривидовом и видовом уровнях при сходных изменениях экологических условий?

Цель данной работы заключалась в том, чтобы провести эволюционно-экологический анализ проявления феногенетической изменчивости гомологичных вариаций (фенов) морфоструктур черепа модельных грызунов на разных уровнях таксономической иерархии: от внутривидовых форм разных видов до агрегаций видов со сходной экологической специализацией в пределах семейства Cricetidae. При этом на основе многомерной ординации гомологичных фенов черепа была сделана попытка решить две задачи: сравнить направленность феногенетической изменчивости симпатрических южных и северных подвидов двух видов: полевки-экономки и узкочерепной полевки; попытаться дифференцировать группы видов грызунов (Cricetidae) с разной экологической специализацией по частотам гомологичных морфоструктур черепа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Предварительно мы провели поиск и процедуру гомологизации 107 гомологичных фенов неметрических признаков черепа у 46 видов и внутривидовых форм грызунов семейства Cricetidae (Васильева, 2006). Гомологичные морфологические структуры представляют собой дискретные вариации в строении черепа: проявление, удвоение или редукция определенных отверстий для прохождения нервов и кровеносных сосудов, выпадение фрагментов кости, вставочные костные элементы, редукция щечных зубов и др. Изучали черепа взрослых зверьков обоих полов из краниологической коллекции научного фонда лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Материалом для работы послужили 1502 черепа грызунов, из них 104 представителя виварных колоний северных и южных подвидов полевки-экономки (*Microtus oeconomus hahlovi* и *M. o. oeconomus*) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis major* и *M. g. gregalis*). Исходные южные и северные выборки зверьков основателей виварных колоний обоих видов были взяты из географически близких северных (Полярный Урал, п-ов Ямал) и южных (Челябинская и Курганская области) популяций.

Наличие и отсутствие гомологичных фенов кодировали цифрами 1 и 0. В соответствии с рекомендациями Б.Л. Астаурова (1974) для билатеральных структур в качестве единицы наблюдения учитывали сторону тела. Поэтому расчет частот встречаемости фенов проводили по отношению к числу изученных сторон для билатеральных структур, а для медиальных – к числу особей.

При межгрупповом сравнении внутрииндивидуальной (феногенетической) изменчивости подвидов узкочерепной полевки и полевки-экономки сначала методом главных компонент проводили многомерную ординацию композиций фенов на левой и правой сторонах черепа. Затем по значениям главных компонент выполняли дискриминантный канонический анализ. При сравне-

нии групп видов грызунов (Cricetidae) с разной экологической специализацией матрицу видовых частот встречаемости произвольно взятых фенов (для этого в произвольном месте общей матрицы частот 107 фенов были выбраны четные номера 43 признаков) сначала ординировали методом главных компонент. Затем в соответствии с критерием Джоллифа (Jolliffe cut-off) при дальнейшем анализе были учтены ординаты таксонов для 27 первых главных компонент, по которым проводили канонический анализ сравниваемых экологических групп видов. Все расчеты выполняли в программах Statistica 5.5 и PAST 2.0 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаруженный нами ранее феномен параллельных однонаправленных перестроек эпигенетической системы, маркируемой проявлением гомологичных фенов неметрических признаков черепа у смежных популяций грызунов, позволяет рассмотреть это явление на более высоком уровне внутривидовой и надвидовой иерархии: при сравнении представителей южных и северных подвидов разных видов. В качестве такой природной модели мы рассматривали закономерности изменчивости проявления гомологичных фенов у южных и северных подвидов двух видов: полевки-экономки и узкочерепной полевки, относящихся к далеким в эпигенетическом отношении под родам *Pallasiinus* и *Stenocranius*.

Представляло интерес в таком параллельном сравнении оценить относительную степень эпигенетической дифференциации северных и южных подвидов у сравниваемых видов. Заранее можно было предположить, что подвиды узкочерепной полевки должны быть более дифференцированы, чем подвиды полевки-экономки, поскольку между ними давно, возможно, со времени появления лесной зоны (Фадеева, Смирнов, 2008), существует пространственная изоляция и резко выражены морфологические различия, включая размеры тела, пропорции черепа и другие особенности. С другой стороны, можно было проверить, возникают ли однонаправленные параллельные изменения эпигенетической системы при выработке адаптаций к условиям севера у двух видов грызунов одного рода *Microtus*. Критерием существования такой однонаправленности можно считать обнаружение сходного смещения выборочных центроидов северного и южного подвидов у сравниваемых видов, поскольку в обоих случаях расчет проводится одним и тем же способом и, главное, по одному и тому же составу гомологичных фенов.

Для проверки гипотезы было проведено сравнение, в котором фигурировали по две внутривидовые формы каждого вида: северные (*M. oeconomus hahlovi* и *M. gregalis major*) и южные (*M. o.oeconomus* и *M. g. gregalis*) подвиды. Дискриминантный канонический анализ выявил три

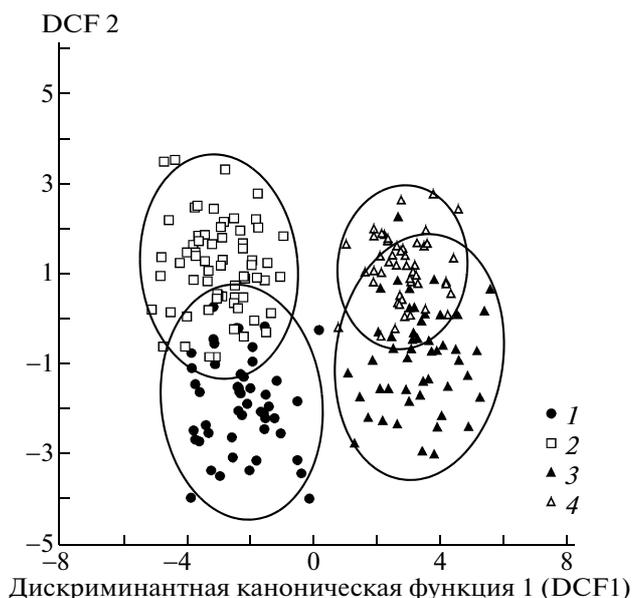


Рис. 1. Результаты дискриминантного канонического анализа главных компонент индивидуальных композиций гомологичных фенов неметрических признаков черепа северного *M. oeconomus hahlovi* (1) и южного *M. o.oeconomus* (2) подвидов полевки-экономки с северным *Microtus gregalis major* (3) и южным *M. g. gregalis* (4) подвидами узкочерепной полевки.

статистически значимые функции. Вдоль первой дискриминантной канонической функции проявились различия между видами (рис.1). На долю межгрупповых различий между выборками узкочерепной полевки и полевки-экономки вдоль первой оси приходится 75.7% от общей дисперсии. Вдоль второй дискриминантной оси наблюдаются однонаправленные для видов различия между центроидами выборок, принадлежащих северным и южным подвидам (15.4% межгрупповых различий). На рис.1 эллипсоиды, включающие 95% дисперсии координат особей, для северных подвидов смещены у обоих видов вниз, а для южных подвидов – вверх. Поскольку вдоль второй оси проявляются одинаково направленные различия между выборками северного и южного подвидов, то они характеризуют у обоих видов сходные феногенетические изменения в связи с адаптацией к северу. Фактически это и есть однонаправленные параллельные преобразования эпигенетической системы у разных видов, возникшие при выработке адаптаций к обитанию в условиях севера.

Вдоль третьей оси проявляются разнонаправленные для видов различия между центроидами внутривидовых форм, характеризующие видоспецифичность реакции эпигенетической системы подвидов на одни и те же условия обитания (8.9% дисперсии). Можно полагать, что разные видовые эпигенетические системы исторически сформировались в одной и той же среде обитания (как на севере,

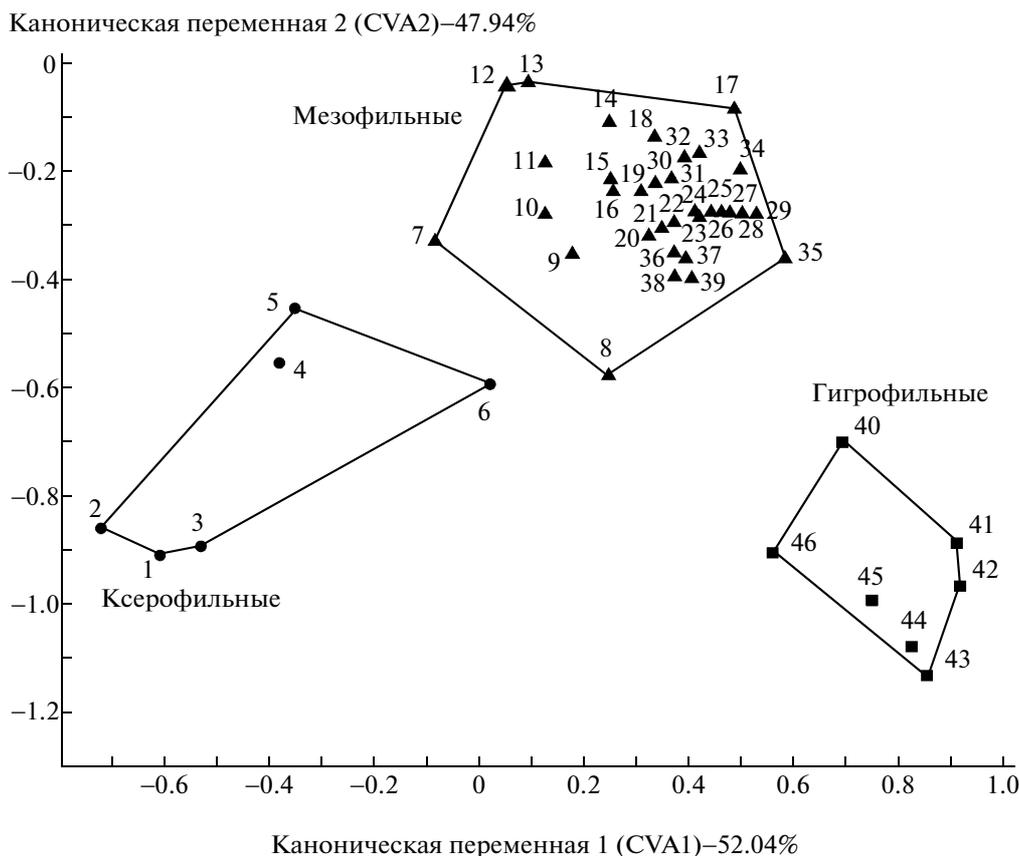


Рис. 2. Результаты канонического анализа главных компонент частот встречаемости фенотипических признаков черепа у гигрофильных, мезо- и ксерофильных видов грызунов.

1–6 – ксерофильные виды: 1 – *Cricetulus migratorius*, 2 – *Mesocricetus auratus*, 3 – *Ellobius talpinus*, 4 – *Lagurus lagurus*, 5 – *Lasiopodomys brandti*, 6 – *Microtus socialis*; 7–39 – мезофильные: 7 – *Cricetus cricetus*, 8 – *Microtus gregalis-1**, 9 – *Promethomys schaposchnikovi*, 10 – *Microtus carruthersi-1*, 11 – *Myopus schisticolor*, 12 – *Microtus transcaspicus-1*, 13 – *Microtus majori*, 14 – *Myodes gapperi*, 15 – *Alticola macrotis-1*, 16 – *Myodes rutilus-1*, 17 – *Alticola strelzowi*, 18 – *Microtus carruthersi-2*, 19 – *Alticola lemminus-1*, 20 – *Microtus juldaschi*, 21 – *Dicrostonyx torquatus*, 22 – *Microtus ilaeus-1*, 23 – *Microtus pennsylvanicus*, 24 – *Chionomys gud*, 25 – *Alticola argentatus*, 26 – *Microtus arvalis*, 27 – *Microtus levis*, 28 – *Microtus gregalis-2*, 29 – *Microtus ilaeus-2*, 30 – *Alticola lemminus-2*, 31 – *Alticola fetisovi*, 32 – *Myodes rufocanus*, 33 – *Chionomys roberti*, 34 – *Myodes glareolus*, 35 – *Myodes rutilus-2*, 36 – *Lemmus lemmus*, 37 – *Microtus agrestis*, 38 – *Microtus transcaspicus-2*, 39 – *Alticola macrotis-2*; 40–46 – гигрофильные: 40 – *Microtus middendorffi*, 41–43 – *Microtus oeconomus*, 44 – *Microtus maximowiczi*, 45 – *Ondatra zibethicus*, 46 – *Arvicola terrestris* (* – цифрами обозначены внутривидовые формы).

так и на юге) различные сочетания (композиции) определенных гомологичных фенотипов.

Уровень внутривидовой дифференциации между северным и южным подвидами у узкочерепной полевки по проявлениям фенотипов лишь немного выше, чем у полевки-экономки, и D^2 – обобщенное расстояние Махаланобиса, используемое в качестве косвенной меры эпигенетической дивергенции, составляет 11.9 и 10.6 соответственно. Поскольку формы узкочерепной полевки пространственно изолированы в течение длительного времени (Фадеева, Смирнов, 2008) и обитают в резко различных условиях среды (тундра и лесостепь), можно было ожидать между ними значительно большей степени дифференциации.

Надежность видовой диагностики по индивидуальным фенотипическим композициям составляет 100%, что неудивительно, так как данные так-

соны относятся к двум разным под родам и уровень эпигенетической дивергенции между ними составляет в среднем $D^2 = 38.93$, т.е. в несколько раз выше, чем средний уровень внутривидовой дивергенции обоих видов (где $D^2 = 11.25$). Корректность идентификации особей при этом высока и на внутривидовом уровне: она колеблется от 89% у полевки-экономки до 92% у узкочерепной полевки, что говорит о достаточно высоком уровне внутривидовой эпигенетической дивергенции.

Проявление фенотипов чрезвычайно устойчиво к прямому действию различных экологических факторов, что позволяет использовать явление фенотипической изменчивости для косвенной оценки уровня эпигенетических различий между сравниваемыми группами животных. Мера эпигенетической дивергенции аддитивна и включает в себя как минимум две составные компоненты: филогенетиче-

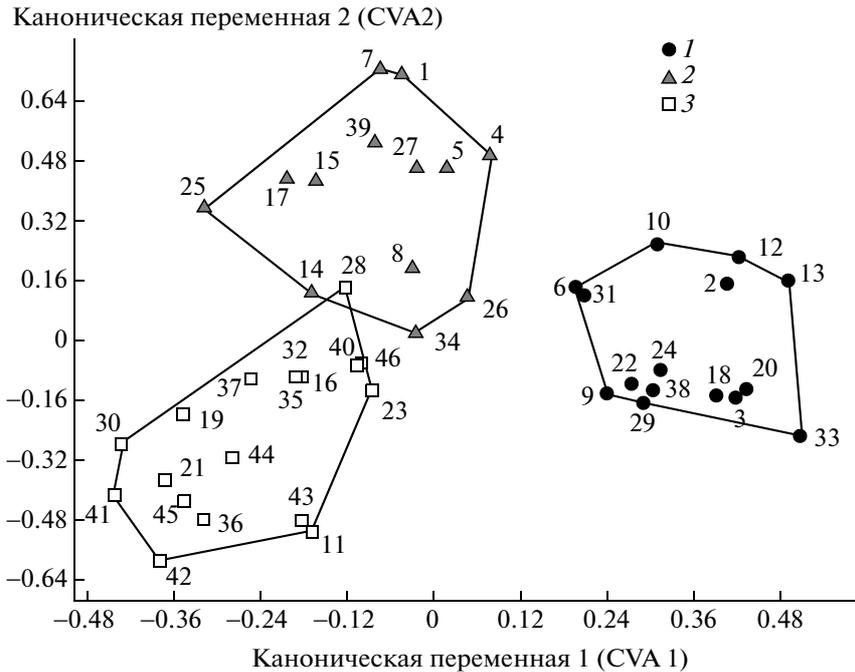


Рис. 3. Результаты канонического анализа главных компонент частот встречаемости фенов неметрических признаков черепа у видов грызунов южных (1), умеренных (2) и северных (3) широт. 1–46 – номера таксонов (см. на рис. 2).

скую и эволюционно-экологическую. Филогенетическая компонента обусловлена инерционностью и устойчивостью в филогенезе регулятивной эпигенетической системы, приводящей к феномену мейеновского транзитивного полиморфизма (Мейен, 1988). Эволюционно-экологическая компонента в свою очередь подразделяется на видоспецифическую (взаимодействие “таксон” × “среда обитания”) и эколого-историческую (параллелизм проявления фенов как результат исторического освоения таксонами сходных экологических условий).

На рассмотренном выше примере параллельного сравнения северных и южных подвидов двух видов рода *Microtus*: узкочерепной полевки и полевки-экономки, можно проиллюстрировать, как соотносятся между собой эти компоненты. Межгрупповые фенетические различия между видами – филогенетическая компонента эпигенетической дивергенции – составили приблизительно 76% доли общей изменчивости проявления фенов. Эволюционно-экологическая компонента объединяет приблизительно 24% изменчивости, из которых около 15% обусловлено параллелизмом проявления фенов (эколого-историческая компонента), а 9% связано с неодинаковой морфогенетической реакцией симпатрических подвидов разных видов на одни и те же условия обитания (видоспецифическая компонента). Из данного примера следует, что филогенетическая компонента многократно превышает эволюционно-экологическую по вкладу в общую меру эпигенетической дивергенции.

Поскольку при изучении внутривидовых форм разных видов были обнаружены параллельные

однонаправленные изменения, связанные со сходными адаптивными преобразованиями эпигенетической системы, следовало ожидать, что такие же параллельные явления должны наблюдаться и при сравнении экологических рядов видов, имеющих разную экологическую специализацию. В качестве таких общих черт экологической специализации мы выбрали три аспекта: гигрофильность видов, освоение северных широт, специализация к обитанию в горах.

Вначале рассмотрим результаты сравнения 46 видов и внутривидовых форм по степени их гигрофильности. Все таксоны заранее были условно разбиты на три совокупности: гигрофильные виды (например, водяная полевка, ондатра, полевка-экономка и др.), мезофильные (большая часть видов) и ксерофильные (например, полевка Брандта, степная пеструшка, серый хомячок и др.). Канонический анализ (см. раздел “Материал и методы”) предварительно ординированной методом главных компонент матрицы частот гомологичных фенов неметрических признаков для сравниваемых экологических групп таксонов выявил между ними значимые различия вдоль двух канонических переменных (рис. 2). Вдоль первой канонической переменной проявились межгрупповые различия в направлении от ксерофильных к гигрофильным видам, а вдоль второй наблюдается своеобразие доминирующей группы мезофильных видов относительно ксерофильных и гигрофильных.

Другой экологический ряд видов для аналогичного сравнения был сформирован по рангам значений градусов северной широты, до которой распро-

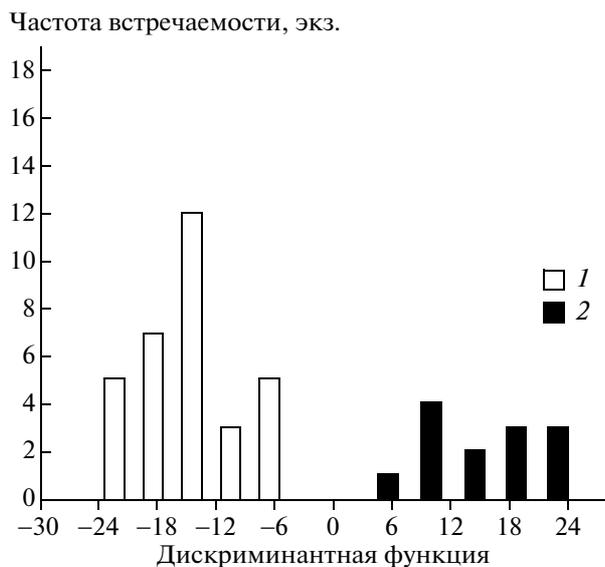


Рис. 4. Дискриминантный анализ главных компонент частот неметрических признаков грызунов семейства *Cricetidae*, относящихся к широко распространенным равнинным видам, включая обитателей низкоргорий (1), и специализированным горным видам (2).

страняется северный предел ареала изученных таксонов. Выделили три класса рангов: 1 — южные виды (до 50° с.ш.); 2 — виды умеренных широт (от 50° до 65° с.ш.); 3 — северные виды (выше 65° с.ш.). Данный экологический ряд, вероятно, следует условно рассматривать как отражающий исторически возникшую степень общей холодостойкости.

Результаты канонического анализа выявили значимые различия вдоль обеих канонических переменных (рис. 3). Изменчивость вдоль первой оси характеризует 79.94% межгрупповых различий. Видно, что группы, объединяющие таксоны разных “широтных рангов”, формируют вдоль этой оси отчетливый экологический ряд по “холодостойкости” видов. В области отрицательных значений *СVA1* расположена группа северных видов, далее — видов умеренных широт, а в области наибольших положительных значений — южных видов. Вдоль второй оси (*СVA2*) межгрупповая дисперсия соответственно составила 20.06%. Видно, что в этом направлении проявилось некоторое своеобразие видов умеренных широт по сравнению с северными видами. Примечательно, что ордината северного подвида узкочерепной полевки (№ 28), несмотря на его длительное изолированное обитание на севере, по-видимому, с позднего плейстоцена (Фадеева, Смирнов, 2008), тяготеет к группе таксонов умеренных широт, приближаясь к ординате номинативного подвида (№ 8). Это обстоятельство косвенно указывает на незавершенность адаптивной эпигенетической перестройки данной формы и сохранение у нее черт южной формы, а следовательно, возможность отнесения северного подвида еще к таксонам умеренных широт.

Результаты двух сравнений показывают, что у разных видов, относящихся к разным надвидовым таксонам, но имеющих сходную специализацию в отношении водного или околородного образа жизни или группируемых по рангу холодостойкости, наблюдаются сходные паттерны частот фенотипов, которые отражают однонаправленные адаптивные и параллельные феногенетические преобразования таксонов. В настоящий момент трудно понять, чем конкретно обусловлено такое сходство паттерна частот фенотипов этих видов полевок, однако сам факт такой агрегации указывает на ее неслучайный характер и может быть истолкован как сходная перестройка эпигенетической системы в каждом экологическом ряду видов.

Рассмотрим еще один экологический “ряд” по таксонам, сгруппированным по степени видовой специализации к обитанию в условиях гор. В данном случае мы смогли выделить только два члена такого ряда: обитателей равнин и предгорий (их оказалось сложно подразделить) и специализированных к обитанию в условиях гор.

В качестве специализированных к высокогорью горных обитателей были взяты азиатские высокогорные полевки рода *Alticola*, исключая плоскочерепную полевку, эндемики Кавказских гор — протеева, гудаурская и малоазийская полевки и др. Результаты дискриминантного анализа показали, что и в этом случае сравниваемые группы таксонов значительно различаются (рис. 4). Корректность отнесения всех таксонов к своей группе составила 100%. Масштабы различий были вполне сопоставимы с полученными в предыдущих сравнениях. Следовательно, специализация к горным условиям обитания у разных видов грызунов также связана с формированием сходного однонаправленного паттерна частот фенотипов некоторых признаков, который можно рассматривать как отражение адаптивной природы эпигенетической дивергенции горных форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты согласуются с эволюционно-экологической теорией географического формообразования в понимании С.С. Шварца (1980), который полагал, что “виды не потому видны, что не скрещиваются, а потому не скрещиваются, что они виды”, подчеркивая тем самым ведущую роль экологических, а не молекулярно-генетических факторов в эволюционном процессе, и возникновение необратимых морфофизиологических преобразований нормы реакции форм на измененную среду. В то же время наши данные не противоречат представлениям Н.И. Вавилова, Н.П. Кренке и С.В. Мейена, т.е. демонстрируют реальность существования феногенетических рядов гомологической изменчивости морфологических структур, подтверждают правило родственных отклонений гомологичных признаков у отдаленных

таксонов (правило Н.П. Кренке) и феномен транзитивного полиморфизма (по С.В. Мейену).

Проведенное сравнение показало, что на разных уровнях иерархии — от смежных популяций и внутривидовых форм до надвидовых экологических групп таксонов — проявляются однонаправленные параллельные изменения паттерна частот гомологичных фенотипов, обусловленные сходством экологических требований и общностью анцестральных эпигенетических систем разного уровня иерархии (от подвидов до таксонов разных подсемейств), эволюционно сформировавшихся в пределах Cricetidae.

Хорошо известно, что еще Г.Ф. Осборн (1933; цит. по: Раутиан, 1988) описал теоретическую возможность параллельных независимых перестроек у близких по происхождению таксонов, которую он назвал правилом аристократизма. Г.Ф. Осборн рассматривал глубокое структурное единство независимо и параллельно формирующихся гомопластических свойств как отражение ограничений, вызванных внутренними наследственными свойствами организма. Можно предполагать, что эти параллельные микро- и макроэволюционные изменения в проявлении гомологичных фенотипов связаны с эпигенетически обусловленным и транслирующимся в ряду филогенетических линий транзитивным полиморфизмом (термин С.В. Мейена) как фактором, ограничивающим и направляющим дальнейшую морфологическую эволюцию на уровне видов и, возможно, надвидовых таксонов. Полученные нами результаты могут быть истолкованы как косвенное эволюционно-экологическое подтверждение возможности параллельных и независимых аристократических перестроек гомологичных морфологических структур у близких таксонов, что может приводить к массовому появлению гомоплазий, т. е. параллельной и отчасти направленной эволюции близких таксонов при их одинаковой экологической специализации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума РАН (программа “Биологическое разнообразие”, проект № 09-П-4-1029), программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программ Президиума УрО РАН по совместным проектам УрО, СО (№ 09-С-4-1004) и ДВО РАН (№ 09-С-4-1005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б.Л.* Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Васильев А.Г.* Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 3. С. 195–209.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н.* Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. 1994. № 3. С. 4–15.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.* Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоэкологического кризиса // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. биол. 2005. № 1. (9). С. 27–38.
- Васильева И.А.* Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 46 с.
- 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.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. 542 с.
- Захаров В.М.* Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.
- Корона В.В., Васильев А.Г.* Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2000. 224 с.
- Кренке Н.П.* Феногенетическая изменчивость // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М., 1933–1935. Т. 1. 860 с.
- Мейен С.В.* Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение: Спр. пособ. В 2 т. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 497–511.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Раутиан А.С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение: Спр. пособ. В 2 т. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76–118.
- Смирнов Н.Г.* Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология. 2006. № 6. С. 452–456.
- Струнников В.А., Вышинский И.М.* Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 99–114.
- Татаринов Л.П.* Параллелизмы и направленность эволюции / Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 124–144.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г.* Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Изд-во “Голицынский”, 2008. 172 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Berry R.J., Searle A.G.* Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 557–615.
- Gilbert S.F.* Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen // Biology and Philosophy. 2003. V. 18. P. 347–352.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A.* Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology // Developmental Biology. 1996. V. 173. P. 357–372.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. N. 1. 9 p.
- Moyné S., Neige P.* The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. V. 248. P. 82–95.
- Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A.* Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriol. 1995. (Suppl. 3.). P. 55–64.