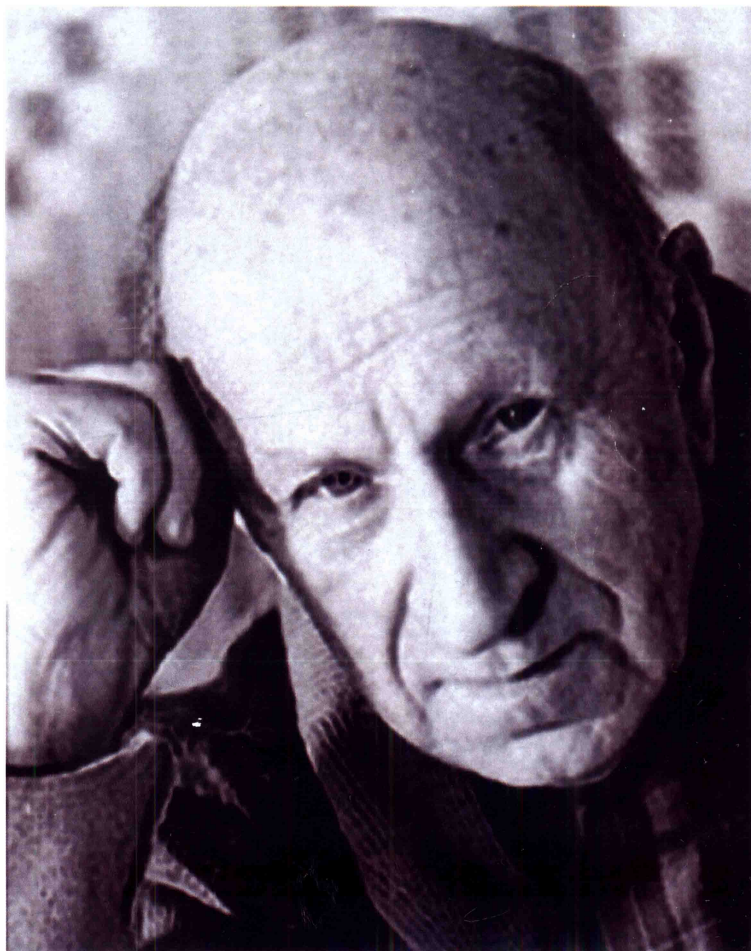


# ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ



VI ЛЮБИЦЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

---

2015

ТОЛЬЯТТИ

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт экологии Волжского бассейна  
Кафедра ЮНЕСКО «Изучение и сохранение биоразнообразия экосистем  
Волжского бассейна» при ИЭВБ РАН**

## **ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ**

**VI Любищевские чтения,  
11-й Всероссийский популяционный семинар и  
Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы  
биологических систем»  
с общей темой  
«ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ»  
(6-10 апреля 1915 г., Тольятти, Россия)**



**Тольятти  
2015**

Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (6-10 апреля 1915 г., Тольятти, Россия) / Под ред. Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2015. 363 с.

**ISBN 978-5-91687-154-8**

В сборнике представлены материалы международных научных чтений «Теоретические проблемы экологии и эволюции», посвященных 125-летию со дня рождения выдающегося биолога, ученого-энциклопедиста, профессора Александра Александровича Любищева. Чтения были проведены в Институте экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) и посвящены теоретическим проблемам популяционной экологии (демэкологии).

**Редакционная коллегия:**

**Розенберг Г.С.**, д.б.н., проф., чл.-корр. РАН (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти) – главный редактор;

**Быков Е.В.**, к.б.н., доцент (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

**Гелашвили Д.Б.**, д.б.н., проф. (Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород);

**Глотов Н.В.**, д.б.н., проф. (Марийский государственный университет, Йошкар-Ола);

**Драгавцев В.А.**, д.б.н., проф., академик (Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург);

**Евланов И.А.**, д.б.н., проф. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

**Захаров В.М.**, д.б.н., проф., чл.-корр. РАН (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН и Институт устойчивого развития Общественной палаты РФ, Москва);

**Ишбирдин А.Р.**, д.б.н., проф. (Башкирский государственный университет, Уфа);

**Магомедов М.-Р.Д.**, д.б.н., проф., чл.-корр. РАН (Прикаспийский института биологических ресурсов Дагестанского НЦ РАН, Махачкала);

**Парфенов В.И.**, д.б.н., проф., академик НАН Беларуси (Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск);

**Саксонов С.В.**, д.б.н., проф. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

**Сенатор С.А.**, к.б.н., стар. науч. сотр. (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти);

**Стриганова Б.Р.**, д.б.н., проф. чл.-корр. РАН (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва);

**Фрисман Е.Я.**, д.б.н., проф., чл.-корр. РАН (Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан).

Издание поддержано Программой Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем» и Программой ОБН РАН «Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления».

445003, Россия, Самарская область, г. Тольятти, ул. Комзина, 10  
Институт экологии Волжского бассейна РАН  
Тел., факс: (8482) 489504, e-mail: [ievbras2005@mail.ru](mailto:ievbras2005@mail.ru)

**ISBN 978-5-91687-154-8**

© ИЭВБ РАН, 2015  
© Оформление. Кассандра, 2015

# ЭВОЛЮЦИОННАЯ СИНЭКОЛОГИЯ И ПРОБЛЕМА БЫСТРОГО СИМПАТРИЧЕСКОГО ФОРМООБРАЗОВАНИЯ

© 2015 А.Г. Васильев, И.А. Васильева, В.Н. Большаков  
Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

## EVOLUTIONARY SYNECOLOGY AND THE PROBLEM OF RAPID SYMPATRIC SPECIATION

Aleksey G. Vasil'ev, Irina A. Vasil'eva, Vladimir N. Bolshakov

Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Yekaterinburg

e-mail: vag@ipae.uran.ru

В последние годы все шире обсуждаются проблемы диффузной коэволюции биотических сообществ [Thompson, 2006], быстрого симпатрического формообразования [Albertson, Kocher, 2006; Brakefield, 2006; Grant, Grant, 2009; de Graaf et al., 2010] и последствий инвазивных процессов [Sakai et al., 2001; Bertolino, 2013], решение которых позволит оценить вероятность наступления глобального и/или региональных биоценотических кризисов в XXI в., вызванных сочетанием негативных природно-климатических трендов и усиления техногенного воздействия на региональные биоты Земли. В.В. Жерихин [2003], одним из первых обнаруживший глобальный биоценотический кризис на границе среднемелового времени, полагал, что отдаленные признаки наступления глобального биоценотического кризиса отчетливо видны и в наше время. В истории Земли позднее были обнаружены аналогичные примеры проявления глобальных и региональных биоценотических кризисов, сопряженных с быстрой перестройкой и катастрофической сменой биоты: массовым вымиранием одних таксонов и быстрым видообразованием и появлением других. Поскольку опасность наступления глобального биоценотического кризиса высока, многие исследователи прогнозируют, что к середине XXI в. эволюционная экология займет лидирующее положение среди других биологических исследований [Sutherland et al., 2013], которое с начала века занимает молекулярная биология.

Мы, в свою очередь, полагаем, что в самом недалеком будущем среди прочих направлений эволюционной экологии, ведущее место будет принадлежать *эволюционной синэкологии* (ЭС), контуры которой сегодня еще только намечаются. Именно это направление исследований будет нацелено на изучение и моделирование сложнейших аспектов коэволюции сообществ, выяснение механизмов симпатрического видообразования и прогнозирование быстрых перестроек популяций и сообществ. Основной чертой и преимуществом ЭС является двухуровневый популяционно-ценотический подход [Чернов, 2008; Букварева, Алещенко, 2013] к проявлениям сопряженной изменчивости и морфоразнообразия в локальных таксоценозах [Васильев и др., 2010]. Поскольку сообщества как таковые в полном объеме изучать сложно, в качестве природных моделей могут быть использованы их фрагменты – таксоцены [Чернов, 2008; Васильев и др., 2010]. Мы определяем *таксоцен* как исторически возникший локальный комплекс таксономически близких видов, выполняющих в сообществе сходные трофические и иные функции. Таксоцен – особый тип таксономически однородной экологической гильдии. Локальные таксоцены представлены ценопопуляциями симпатрических видов, длительное время населяющими общую территорию/акваторию, а не списком видов. Примерами таксоценов являются сообщества землероек рода *Sorex*, американских дубов, флоры видов цихлидовых рыб Великих Африканских озер и др.

В основе быстрых перестроек сообществ лежат потенциальные возможности видовых компонентов к быстрым адаптивным или инадаптивным морфогенетическим изменениям. В свою очередь, в последние годы доказаны случаи трансгенерационного наследования эпигенетических профилей метилирования и связанных с ним изменений морфогенеза потомков [Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky, 2012]. Такие приобретенные «наследуемые» трансформации морфогенеза за счет эпигенетических изменений теоретически могут в дальнейшем фиксироваться в геноме и приводить к быстрым перестройкам эволюционного характера [Васильев, Васильева, 2005].

Быстрые морфогенетические изменения хорошо известны. Благодаря искусственному бессознательному и сознательному отбору в историческое время человеком созданы сотни пород собак. Недавними исследованиями с помощью геометрической морфометрии было показано [Drace, Klingenberg, 2010], что морфологическое разнообразие трехмерной формы осевого черепа пород собак (приведенного к одинаковому размеру) занимает в общем морфопространстве, сформированном представителями всех основных таксонов хищных млекопитающих, наибольшее по объему подпространство, которое превышает объем подпространства, занятого остальными представителями отряда Carnivora. Иными словами, рукотворный аналог "морфологической эволюции" в пределах одного вида оказался сопоставим с естественными масштабами эволюции целого отряда, что указывает на огромный потенциал быстрых перестроек морфогенеза.

Массовое внедрение агрессивных инвазивных видов в ценозы, наблюдающееся в последние годы в связи с возрастанием числа и разнообразия транспортных связей в мире и вызывающее вымирание одних и сокращение численности других видов в составе исторически сложившихся естественных природных сообществ, неизбежно приводит к неконтролируемой акклиматизации. Подчеркнем, что процесс акклиматизации представляет собой формирование адаптации видов-интродуцентов к новой ценотической обстановке, связанное с их морфогенетическими изменениями с одной стороны, и с процессами адаптивных перестроек видовых компонентов аборигенных биотических сообществ, обусловленными инвазией чужеродных видов, с другой. Другими словами, это популяционно-ценотические процессы, на которые нацелена эволюционная синэкология.

Адекватной моделью для изучения становления адаптации вида к новой для него абиотической и биотической среде обитания может служить успешная акклиматизация ондатры (*Ondatra zibethicus*) в Евразии. На основе того же метода геометрической морфометрии нами было установлено [Васильев и др., 2014], что всего за полувековой период акклиматизации ондатры на юге и севере Урала и Западной Сибири (1933–1989 гг.) у нее произошли направленные морфогенетические перестройки осевого черепа и нижней челюсти. На первом этапе акклиматизации возникла морфологическая дифференциация географически удаленных северной (п-ов Ямал) и южной (Курганская обл.) популяций. Затем в обеих популяциях произошли параллельные морфогенетические изменения. Поскольку эти изменения оказались почти строго однонаправлены, они указывают на сходное направление адаптивных процессов перестройки морфогенеза ондатры и на севере, и на юге. При этом исходно возникший размах морфологических различий между северной и южной популяциями сохранился, хотя форма осевого черепа и нижней челюсти существенно изменились.

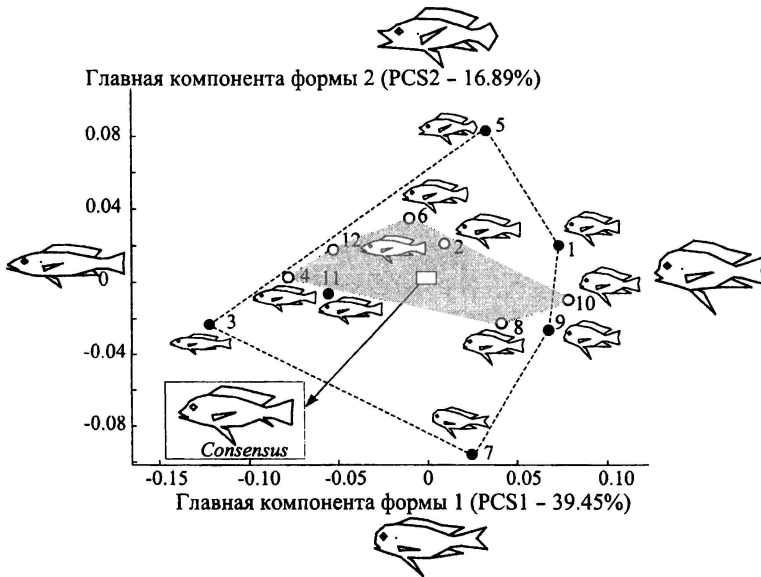
Проявившиеся через полувековой период параллельные перестройки морфогенеза в обеих популяциях можно связать с постепенным встраиванием локальных группировок ондатры в ее новое ценотическое окружение. Таким образом, после фазы быстрого преобразования, позволившей ценопопуляциям вида закрепиться в

локальных сообществах на юге и севере региона, наступил направленный процесс длительной популяционно-ценотической перестройки морфогенеза. Выявленные отдаленные морфологические последствия акклиматизации могут служить примером быстрой направленной микроэволюционной перестройки морфогенеза популяций акклиматизируемого вида в новых для него ценотических условиях. Они также свидетельствуют о том, что локальные северные и южные биотические сообщества оказали на морфогенез ондатры как нового инвазивного вида сходное по направлению ценотическое давление, вызвавшее у интродуцента быстрые параллельные адаптивные морфогенетические перестройки. Таким образом, можно полагать, что феномен давления биотического сообщества на морфогенез ценопопуляций симпатрических видов, приводящий к его быстрой направленной перестройке, является не мифом, а реальностью.

В этой связи для эволюционной синэкологии особый интерес представляет проблема быстрого симпатрического формообразования. Подобные случаи, доказывающие сам феномен, известны для так называемых *флоков* (пучков видов) рыб, в частности, усачей (*Labeobarbus*) оз. Тана в Эфиопии [Mina et al., 1996; de Graaf et al., 2010]. Флок видов африканских усачей *Labeobarbus* очень молод (не старше 15 тыс. лет), имеет монофилетическое происхождение, а его диверсификация обусловлена неоднократными процессами трофической специализации форм в разных биотопах, причем выбор новых биотопов сопровождался изменениями морфологии, связанными с новыми трофическими требованиями. Фенотипические черты рыб разных полувинов (*semispecies*), или как мы готовы их определить, «эковидов» (*ecospecies*), входящих в состав данного флора, устойчиво сохраняются и из поколения в поколение передаются потомкам. Таксоцэн, представленный флорой усачей оз. Тана, тем не менее, функционирует как типичное сообщество рыб, где есть хищные, планктоноядные, моллюскоядные, растительноядные и другие специализированные симпатрически возникшие «эковиды». Исследования последних лет показали, что при этом молекулярно-генетическая диверсификация 15 морфологически и экологически дифференцированных представителей флора выражена слабо и с формальных генетических позиций они должны быть отнесены к одному виду [de Graaf et al., 2010]. М.В. Миной и Ф.Н. Шкилем (устное сообщение) было экспериментально установлено, что в общих аквариумах меченые потомки трех разных «эковидов» усачей оз. Тана в течение нескольких лет устойчиво сохраняли исходные морфотипы. Мы предполагаем, что ведущим механизмом устойчивого наследования в данном случае может являться мягкое наследование (*soft heredity*) за счет трансгенерационной передачи измененных эпигенетических профилей [Jablonka, Lamb, 2010; Bonduriansky, 2012]. Поэтому он вполне вероятен как некий эпигенетический механизм быстрых микроэволюционных и эволюционных перестроек морфогенеза популяций и сообществ [Васильев, Васильева, 2005].

Другой пример быстрого симпатрического формообразования – наличие параллелизма морфологических изменений эндемичных флор цихлидовых рыб в озерах Танганьика и Малави и возникновение в этих изолированных озерах морфотипов-двойников – продемонстрирован Альбертсоном и Кочер [Albertson, Kocher, 2006]. С помощью методов геометрической морфометрии мы сопоставили форму тела в двойниковых парах морфотипов из этих озер, используя приведенные авторами изображения 12 видов рыб (6 из них представители оз. Танганьика, 6 – оз. Малави), которые считаются парами сходных, или двойниковых морфотипов. Оцифровку изображений провели по 37 меткам-ландмаркам, характеризующим изменчивость формы тела и головы рыб. Результаты сравнения видов представлены на рисунке. Пары

ординат сходных по морфологии видов-двойников из фlocks разных озер, маркированных смежными нечетным и четным номерами, расположены в морфопространстве наиболее близко друг от друга (за исключением 1 и 2). При этом морфологическое разнообразие представителей оз. Танганьика, обозначенное штриховым полигоном, существенно больше, чем у видов из озера Малави (серый теневого полигон). Ведущей причиной параллельной морфологической диверсификации цихлидовых разных озер в этом примере мы считаем возникающие в данных таксоценозах рыб сходные трофические, территориальные и иные взаимодействия, закономерно приводящие к появлению определенных морфотипов рыб, т. е. направленной симпатрической морфологической эволюции под давлением самоорганизующегося сообщества.



**Рис. Геометрическая морфометрия формы тела видов цихлидовых рыб одной трибы, являющихся морфотипами-двойниками, из фlocks Великих Африканских озер – Танганьика (черные кружки, штриховой полигон) и Малави (белые кружки, теневого полигон).**

Морфопространство представителей фlocks разных озер ограничено штриховым и теневого полигонами. Ордината каждого вида на графике сопровождается каркасной конфигурацией, построенной на основе 37 ландмарков. Краевые увеличенные конфигурации рыб соответствуют максимальным и минимальным значениям главных компонент формы (PCS1, PCS2). Консensusная (усредненная) конфигурация изображена в нижней левой части графика.

Невероятно высокая скорость изменений морфогенеза при формировании упомянутого выше фlocks видов африканских усачей оз. Тана, а также ряда других аналогичных озерных фlocks рыб, может быть обусловлена результатом изменения эпигенетических профилей, корректирующих морфогенез, и их дальнейшим трансгенерационным наследованием. Быстрые эпигенетические изменения, которые в той или иной мере корректируют процесс морфогенеза, теоретически могут подхватываться направленным отбором и впоследствии фиксироваться стабилизирующим отбором (Васильев, Васильева, 2005). Поэтому можно полагать, что симпатрическое формообразование не только имеет место, но и одновременно является своеобраз-

ным аварийным способом ускоренной комплектации сообщества необходимыми функциональными видовыми компонентами. Таким образом, механизм быстрого симпатрического формообразования за счет эпигенетических перестроек и их дальнейшей фиксации вполне реалистичен, обусловлен двухуровневыми популяционно-ценотическими взаимодействиями и является основой дальнейшей направленной и диффузной коэволюции формирующихся в новой среде биотических сообществ.

Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН № 12 "Живая природа" (№ 15-12-4-25) и гранта Президента РФ (НШ-2840.2014.4).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Букварева Е. Н., Алещенко Г.М.** Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2013. 522 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Синева Н.В.** Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Докл. Академии наук (ДАН). 2014. Т. 455, № 4. С. 478-480.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.** Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биол. 2005. № 1 (9). С. 27-38.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибирик М.В.** Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119-125.
- Жерихин В.В.** Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Чернов Ю.И.** Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Albertson R.C., Kocher T.D.** Genetic and developmental basis of cichlid trophic diversity // *Heredity*. 2006. V. 97. P. 211-221.
- Bertolino S.** *Callosciurus squirrels*: worldwide introductions, ecological impacts and recommendations to prevent the establishment of new invasive populations // *Mammal Review*. 2013. V. 43. P. 22-33.
- Bonduriansky R.** Rethinking heredity, again // *Trends in Ecology and Evolution*. 2012. V. 27, No. 6. P. 330-336.
- Brakefield P.M.** Evo-devo and constraints on selection // *Trends in Ecology and Evolution*. 2006. V. 21, No. 7. P. 362-368.
- de Graaf M., Megens H.-J., Samallo J. et al.** Preliminary insight into the age and origin of the Labeobarbus fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. V. 54. P. 336-343.
- Drake A.G., Klingenberg C.P.** Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // *Amer. Naturalist*. 2010. V. 175, No. 3. P. 289-301.
- Grant P.R., Grant R.** The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches // *Proc. National Acad. Sci. USA*. 2009. V. 106. P. 20141-20148.
- Jablonka E., Lamb M.J.** Transgenerational epigenetic inheritance / *Evolution – the Extended Synthesis* / Ed. by Piglucci M., Müller G.B. 2010. P. 137-174.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.** Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // *J. Fish Biol.* 1996. V. 48. P. 383-404.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S. et al.** The population biology of invasive species // *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2001. V. 32. P. 305-332.
- Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J. et al.** Identification of 100 fundamental ecological questions // *J. Ecology*. 2013. V. 101. P. 58-67.
- Thompson J.N.** Mutualistic webs of species // *Science*. 2006. V. 312. P. 372-373.