



УДК 574.5

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ: КОНЦЕПЦИЯ, ПРЕДМЕТ, ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ В АНАЛИЗЕ СИСТЕМ РАЗМНОЖЕНИЯ

© 2018 г. Ю. В. Слынько

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

E-mail: yslynko@mail.ru

Поступила в редакцию 09.07.2017; после доработки 11.04.2018;
принята к публикации 27.04.2018; опубликована онлайн 29.06.2018.

Излагаются основные понятия эволюционной экологии, приводится краткая историография вопроса и предпосылок возникновения данного раздела биологии; даются определения предмета исследования рассматриваемой дисциплины, краткие характеристики объектов изучения, основные концепции и методологические подходы. Указывается, что эволюционная экология — это раздел эволюционного учения, посвящённый анализу адаптации и эволюции сообществ видов, фаун и биогеоценозов. Подчёркивается, что предметами изучения эволюционной экологии являются виды и популяции, а также сообщества, ценозы и экосистема. Основная идея данной работы сводится к попытке осуществления гносеологического синтеза двух базовых методологических подходов — экосистемного и популяционного. Постулируются два предпочтительных методических подхода в эволюционной экологии: во-первых, генетический, а именно популяционно-генетический, основанный на динамике частот полиморфных генов, молекулярно-генетический, анализирующий динамику частот пар нуклеотидов, и эволюционно-генетический, рассматривающий филогеографию и молекулярную филогеографию; во-вторых, эпигенетический, позволяющий, в частности, анализировать траектории развития морфологических структур. Постулированы принципиальные характеристики особенностей эволюционной экологии именно водных животных. Предпринята попытка обосновать тот факт, что эволюционная экология водных организмов в целом представляет больший интерес для изучения процессов адаптации и эволюции, нежели таковая наземных. В водной среде все абиотические факторы, тип репродукции и характер изоляции приобретают несколько большую значимость для эволюции. По основным позициям предмета предоставлены материалы исследований, которые и послужили основой для разработки собственных представлений об эволюционной экологии. Значительное место в работе уделено проблемам эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации, в частности эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов. Сочетание у отдалённых гибридов разнородных геномов может сообщать эволюции геномов дополнительную и многополярную направленность, что позволяет рассматривать гибриды в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие. Предполагается, что успешность гибридизации обеспечивается путём формирования генетической программы системного отклика в ответ на структурные преобразования генома. Основным итогом наших изысканий в этой области стало не только обнаружение принципиально новой системы размножения позвоночных животных, но и определение эволюционно-экологических последствий естественной отдалённой гибридизации.

Ключевые слова: эволюция, экология, эпигенетика, генетика, биосфера, экосистема, популяция, вид, гидробионт

Всеобъемлющее проникновение генетики как в теоретическом смысле, так и в практическом в качестве основного инструмента исследований в теорию эволюции и популяционный анализ вызвало

более широкое распространение генетических подходов в таких областях биологии, как таксономия, филогенетика и экология. Это влияние ознаменовалось появлением широкого спектра новых разделов, среди которых — как сформировавшиеся путём прямого взаимопроникновения и сращивания генетики с другими науками (эволюционная генетика, популяционная генетика, генетика поведения, молекулярная таксономия и филогения и т. п.), так и принципиально новые дисциплины (эволюционная экология, филогеография). Особое место в этом ряду занимает эволюционная экология (далее — ЭЭ). Само понятие возникло ещё на заре овладения генетикой популяционной и репродуктивной биологией в попытке найти объяснения сути и механизмов адаптивного процесса и его взаимосвязи с эволюцией [67, 68]. По мере развития этого глобального синтеза достаточно чётко определились базовые подходы к ЭЭ в области экологии с одной стороны и в области эволюции — с другой. В первом случае постулировались идеи системной экологии и, соответственно, эволюционная экология представлялась как область знания, направленная на изучение эволюции сообществ, экосистем и биогеоценозов с приложением идей о превалирующей роли различных тактик размножения [5, 26, 27, 42, 44, 45]. Во втором случае доминировали идеи структурных системных функциональных преобразований в микро- и макроэволюции в рамках популяционного подхода [7, 11, 22, 24, 47, 48]. Однако при обоих подходах не было дано отчётливых дефиниций предмета и направлений исследования ЭЭ как науки. Это, собственно, и явилось основной целевой задачей предлагаемой публикации, предполагающей своего рода гносеологический синтез обоих подходов — экосистемного и популяционного.

Определение и область приложений. Поскольку элементарной единицей любого (как экологического, так и эволюционного) исследования является вид (таксон), преимущественное внимание при изучении уделяется именно адаптациям и эволюции вида. Следовательно, ЭЭ попадает в разряд объяснительных дисциплин по терминологии [7].

Эволюционная экология — раздел эволюционного учения, посвящённый изучению адаптации и эволюции сообществ видов, фаун и биогеоценозов. По-видимому, необходимо добавить несколько слов по поводу гносеологического разделения адаптации и эволюции. Достаточно длительное время научное сообщество пользовалось малопригодными и формально содержательными определениями типа «микроэволюция» и «макроэволюция», нередко доводя дело до абсурдности восприятия. Генетический подход в значительной степени упростил понимание и внёс определённую ясность: все изменения, которые не имеют шанса на успех закрепления в череде потомства (с отсутствующим или низким коэффициентом наследуемости), но имеют существенное значение в обеспечении функционирования популяции и вида, относятся к категории микроэволюции, или же, в нашей интерпретации, к адаптации. Изменения же с высокой долей наследственной обусловленности, надёжно закрепляемые в череде поколений и характеризующиеся значимостью в обеспечении исторических преобразований, — это категория макроэволюции, или же просто эволюционные изменения.

Предметами изучения ЭЭ являются виды и их популяции, а также сообщества, ценозы и экосистема. На популяционном уровне наибольшее внимание привлекает анализ структурных, функциональных и географических особенностей внутривидовой организации [9, 90], адаптивных и эволюционных процессов у чужеродных видов, экстремобионтных видов и отдалённых гибридов категории «от случая к случаю» [24, 50]. На экосистемном уровне внимание привлекает эволюция сообществ и ценозов, определяемая закономерностями смены состава фаун и флор, изменениями структуры и организации взаимосвязей и взаимодействий в сообществе [72]. Весьма перспективным в целях ЭЭ представляется подход к исследованию популяционной структуры вида на основе изучения эволюционно значимых единиц [13]. Временной масштаб исследований для целей ЭЭ определяется как кратковременными изменениями в пределах нескольких лет (в понимании одного-двух поколений), так и долговременными (в геологическом масштабе) [77, 80].

На основании вышеизложенного абзаца выкристаллизовываются два предпочтительных методических подхода в ЭЭ. Во-первых, генетический, а именно популяционно-генетический (динамика частот полиморфных генов), молекулярно-генетический (динамика частот пар нуклеотидов) и эволюционно-

генетический (филогеография и молекулярная филогения) [1, 55, 56, 57, 58, 59]. Во-вторых, эпигенетический, в частности анализ траекторий развития морфологических структур [6, 29, 30, 48, 49, 51, 89]. Генетические подходы дают полное представление о структуре исследуемого предмета, будь то виды и популяции или же сообщества и экосистемы, и значительную часть информации о процессе эволюции в рамках концепции синтетической теории эволюции. Вместе с тем, принимая во внимание неутраченные споры селекционистов и нейтралистов, мы вынуждены констатировать, что ценность этого подхода в познании как механизмов, так и сущности адаптации минимальна. Эпигенетический подход, несмотря на резкие критические замечания [28], успешно доказал свою состоятельность в оценке адаптивных процессов и привёл к формированию весьма стройной и адекватной теории эволюции, названной эпигенетической теорией эволюции (далее — ЭТЭ).

Эволюционная экология водных организмов представляет большой интерес для изучения процессов адаптации и эволюции, нежели ЭЭ наземных. В водной среде все факторы абиотики вроде репродукции и характера изоляции приобретают несколько большую значимость для эволюции [10, 24]. Эти концепты значимости можно свести к нескольким тезисам [4, 23]:

- 1) гидробионты, особенно внутренних водоёмов, в наибольшей степени подвержены изоляции;
- 2) водные обитатели в большей степени, чем наземные организмы, зависят от химических и физических свойств среды;
- 3) большинство водных обитателей характеризуются обильным (в смысле обилия половых продуктов) и свободным (в смысле скрещивания посредством внешней среды) размножением, что в наземной среде присуще в основном только растениям.

Эволюционная экология систем: биосфера, экосистема, сообщества. На протяжении своей истории наша планета испытала шесть глобальных биоценотических кризисов, которые затрагивали не только географию и климат, но и живые организмы, населявшие Землю (рис. 1). Пять кризисов достаточно хорошо известны [12, 14, 21]. Изложим их в порядке убывания по временной геологической шкале: миоцен — плиоцен, поздний мел, триас — пермь, девон, силур — ордовик. Каждый из этих кризисов сопровождался значительным изменением материковых плит (распад — слияние), горообразованием, вулканической активностью, глобальными оледенениями. В эти периоды отмечалось вымирание от 60 до 95 % живых организмов. Мы же предлагаем учесть ещё один значительный кризис докембрийской эпохи. Он ознаменовался тем, что на тогдашней планете, с её преимущественно метановой атмосферой, доминировали прокариоты-анаэробы (археи, бактерии). Однако в конце докембрийского периода на Земле по не вполне выясненным причинам произошла т. н. кислородная катастрофа: в атмосфере, наряду с долей азота, существенно возросла доля кислорода (по некоторым оценкам, до 12–14 % против 2–3 % ранее) [15]. Соответственно, почти все прокариоты-анаэробы, вероятно, погибли.

При этом выявлено, что период, следующий за актом почти тотального вымирания организмов, каждый раз знаменуется увеличением биоразнообразия живых существ на планете. Это соображение подводит нас к нижеизложенному выводу в рамках традиционных представлений ЭТЭ. Как же будут развиваться события в органическом мире после завершения любого кризисного периода? Согласно концепции ЭТЭ, немногие уцелевшие таксоны подвергаются в период кризиса действию разнообразных флуктуирующих факторов среды, например жёсткой радиации, острым химическим воздействиям (минерализация, вулканический аллювий), коренной смене пищевых предпочтений (переход с животной пищи на растительную, переход на каннибализм), резким изменениям физических условий среды (текучесть, плотность, давление, температура и т. п.) и, наконец, как следствие — сокращению ареалов и зон обитания [17, 66]. Также отмечаются коррективы стратегий и тактик размножения, вплоть до тотального перехода к отдалённой гибридизации (в частности, переход от бисексуальности к партеногенезу, гиногенезу, апомиксису). Данные изменения, являясь стрессовыми характеристиками, инициируют, в свою очередь, весьма активный и быстрый мутационный процесс (от точечных до макромутаций) [43], что в короткие сроки приводит к интенсификации видообразования с последующей диверсификацией новых видов и к их расселению на новообразованные территории (акватории) с дальнейшей всё

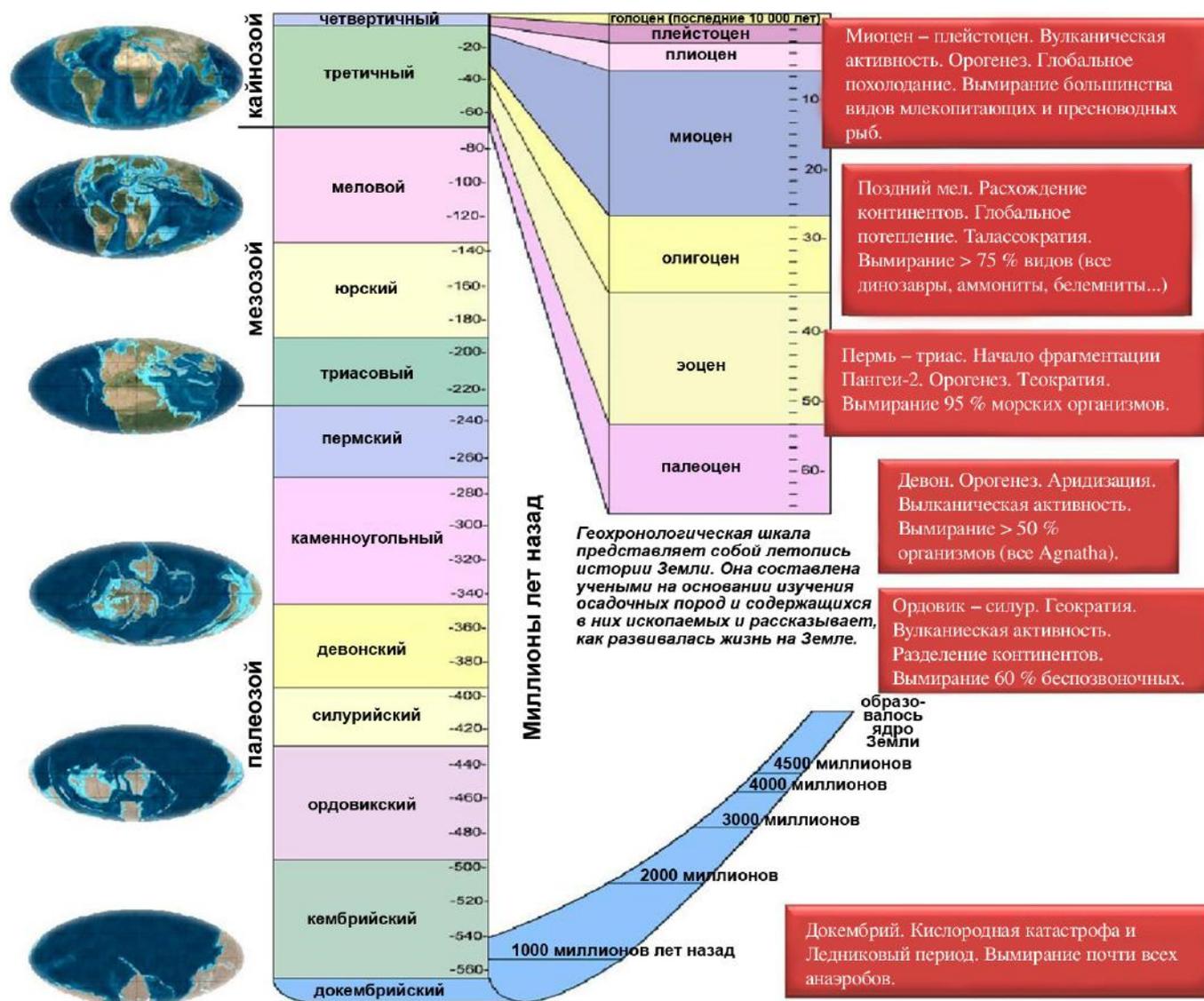


Рис. 1. Схематическое изображение глобальных биоценологических кризисов в истории Земли. Слева на схеме — динамика изменения континентов и океанов. В центре — геологическая шкала. Справа — информация о геоклиматических изменениях и массовых вымираниях организмов

Fig. 1. Schematic representation of global biocenotic crises in the history of the Earth. On the left is the dynamics of continents and oceans change. In the center is a geological scale. On the right is information about geoclimatic changes and mass extinctions. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

усиливающейся изоляцией. Эти процессы имеют хорошие иллюстрации в современной биоинвазионной науке (науке о современном расселении видов и их натурализации на новых территориях) [33, 39]. В качестве примера приведём анализ циклов расселения рыб в бассейне Волги, крупнейшей реки Европы. Натурализующиеся в бассейне Волги виды не только сами подвергаются сильным биологическим изменениям, но и обуславливают, в свою очередь, крупнейшие за весь постплейстоценовый период изменения в структуре и функционировании исторически сложившихся биот [81]. Наблюдается повышение доли мелкогазмерных короткоцикловых видов рыб. Происходит усложнение структуры существовавших в волжских водохранилищах биотопных сообществ и формирование новых сообществ. Установлено, что их вселение не только не сопровождалось усилением конкуренции и вытеснением аборигенных видов, но и привело к возрастанию биоразнообразия и к усложнению структурной и функциональной организации сообществ и экосистем (рис. 2). Ихтиофауна бассейна Волги формируется



Рис. 2. Динамика видового богатства рыб в пресноводных экосистемах Волжского бассейна
Fig. 2. Dynamics of species richness of fish in freshwater ecosystems of the Volga basin

в четвертичный период после завершения Валдайского оледенения и образования современного русла. До середины XX в. структура ихтиофауны Волги формировалась за счёт восстановления немногочисленных сохранившихся представителей древнего верхнетретичного комплекса и двух потоков вселенцев — северного (арктический и бореально-предгорный комплексы) и южного (бореально-равнинный, нагорно-азиатский). С середины XX в. существенную роль в изменениях видового богатства сыграли масштабное зарегулирование русла Волги и создание единой воднотранспортной сети в европейской части России, а также многочисленные интродукционные мероприятия. К концу первого десятилетия XXI в. число видов в Волге составило 70, из них почти половина — вселенцы. Наибольшего успеха в расширении своих пресноводных ареалов на север достигли понто-каспийские виды, которые произошли из реликтовых пресноводных популяций, образовавшихся в период хвалынской трансгрессии Каспия. Глобальные климатические изменения служат основным регулятором пульсации ареалов и динамики численности. Холодные климатические периоды благоприятствуют расселению северных по происхождению видов, а периоды глобального потепления — южных (рис. 2). Всего в голоцене в бассейне Волги насчитывается три цикла расселения, или пульсаций, ареалов:

- 1) начало голоцена было связано с таянием ледников и зарегулированием речных стоков, когда происходило активное расселение всех трёх компонентов (северного, южного и древнего); похолодание палеолита сопровождалось преобладанием северного потока;
- 2) потепление неолита (античность) было сопряжено с доминированием южного потока; в период похолодания поздней античности (малый ледниковый период) происходило уплотнение ареалов северных по происхождению видов и сокращение южных;
- 3) современное потепление, наиболее ярко проявившееся во второй половине XX — начале XXI в., привело к уплотнению ареалов и расселению южных по происхождению видов.

Предпоследние два крупных цикла потепления — похолодания (палеолит — неолит и античность — средневековье) не сопровождались, как правило, значительными гидрографическими изменениями (трансгрессии — регрессии); отмечены только изменения стоковых балансов, увлажнённости и пойменных площадей.

Современный цикл в определённой степени воспроизвёл постплейстоценовую ситуацию трансгрессий. Правда, в нынешний период это произошло по причине антропогенного зарегулирования стоков. Вместе с тем отмечена ещё одна принципиальная особенность современного периода, а именно

антропогенная интродукция и натурализация чужеродных видов из тропических и субтропических областей. Весьма показательными в смысле оценки роли чужеродных видов в изменениях структуры и состояния аборигенных фаун являются результаты анализа воздействия конкретных видов и динамики прихода видов, имеющих различные источники происхождения (рис. 3). Мы видим, что только в период незначительного похолодания 1940–1970-х гг. имело место некоторое превалирование по числу видов-вселенцев из северных регионов.

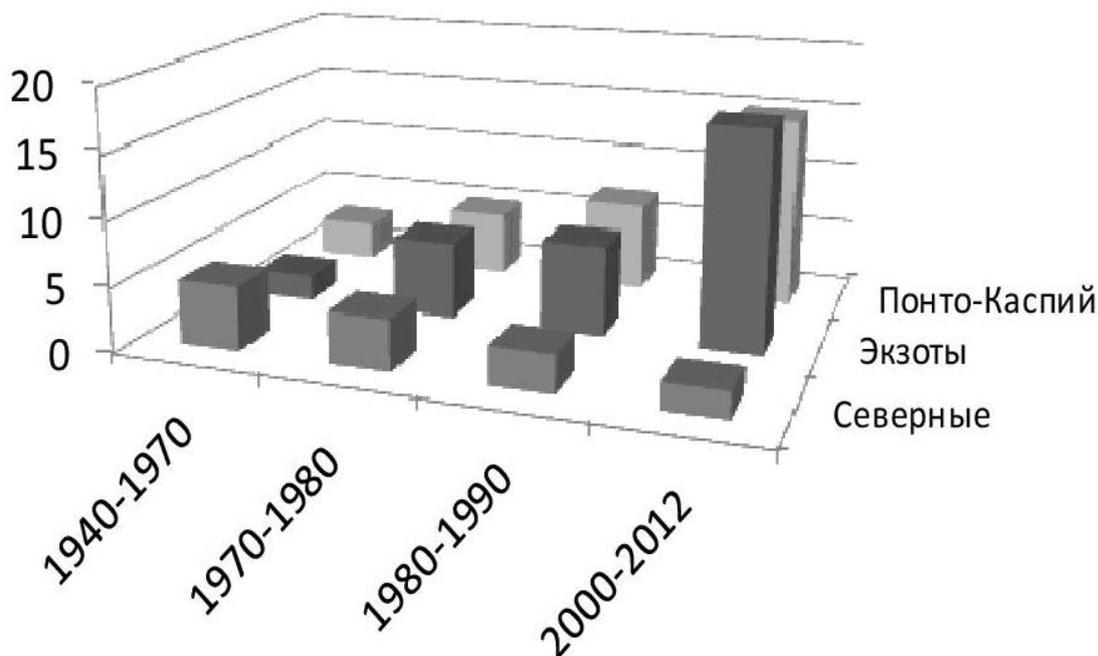


Рис. 3. Динамика количества видов рыб, натурализовавшихся в бассейне Волги в период 1940–2012 гг. из Понто-Каспийского бассейна, экзотических водоёмов (не имеют границы с бассейном Волги), водоёмов северных регионов (Северная Европа и Бело-Балтийский морской бассейн)

Fig. 3. Dynamics of the number of species of fish naturalized in the Volga basin in the period of 1940–2012. ‘Понто-Каспий’ – from the Ponto-Caspian basin, ‘Экзоты’ (the exotic ones) – from reservoirs that do not have a border with the Volga basin, ‘Северные’ (northern) – from Northern Europe and the White Sea and Baltic Sea basin

К настоящему времени доминирующее положение занимают виды из южных областей. В качестве конкретного примера можно привести Шекснинский плёс Рыбинского водохранилища (самого северного в каскаде волжских водохранилищ): там за короткий период с 1997 по 2011 г. возросли рыбопродукционные показатели в отношении южного по происхождению вида (обыкновенного сома *Silurus glanis*) и снизились для вида арктического комплекса (налима *Lota lota*) (рис. 4). Данная тенденция очень наглядно демонстрирует роль температурного фактора в определении тактик перераспределения численности основных промысловых видов рыб, поскольку именно в указанный период зарегистрирован устойчивый тренд прироста температур как на планете в целом [82], так и в северном полушарии в частности [60]. Не менее показательна выглядит роль минерализации как фактора, стимулировавшего расселение видов мелких бычков из района первичной дислокации в Азово-Черноморском бассейне. В своём продвижении в сугубо речные экосистемы несомненное преимущество получили только т. н. дельтаво-эстуарные виды (априори обитавшие в условиях эвригалинности) (рис. 5).

Экстремобионтные виды. Возможность применения эволюционной экологии в рамках популяционного подхода можно продемонстрировать на примере т. н. экстремобионтных видов. Опираясь на концепцию преодоления ценобиотических кризисов, мы приходим к необходимости тщательного анализа экстремобионтных видов, поскольку именно они, по нашему мнению, были способны и способны в настоящее время пережить глобальные катастрофы. К данной категории относятся те виды

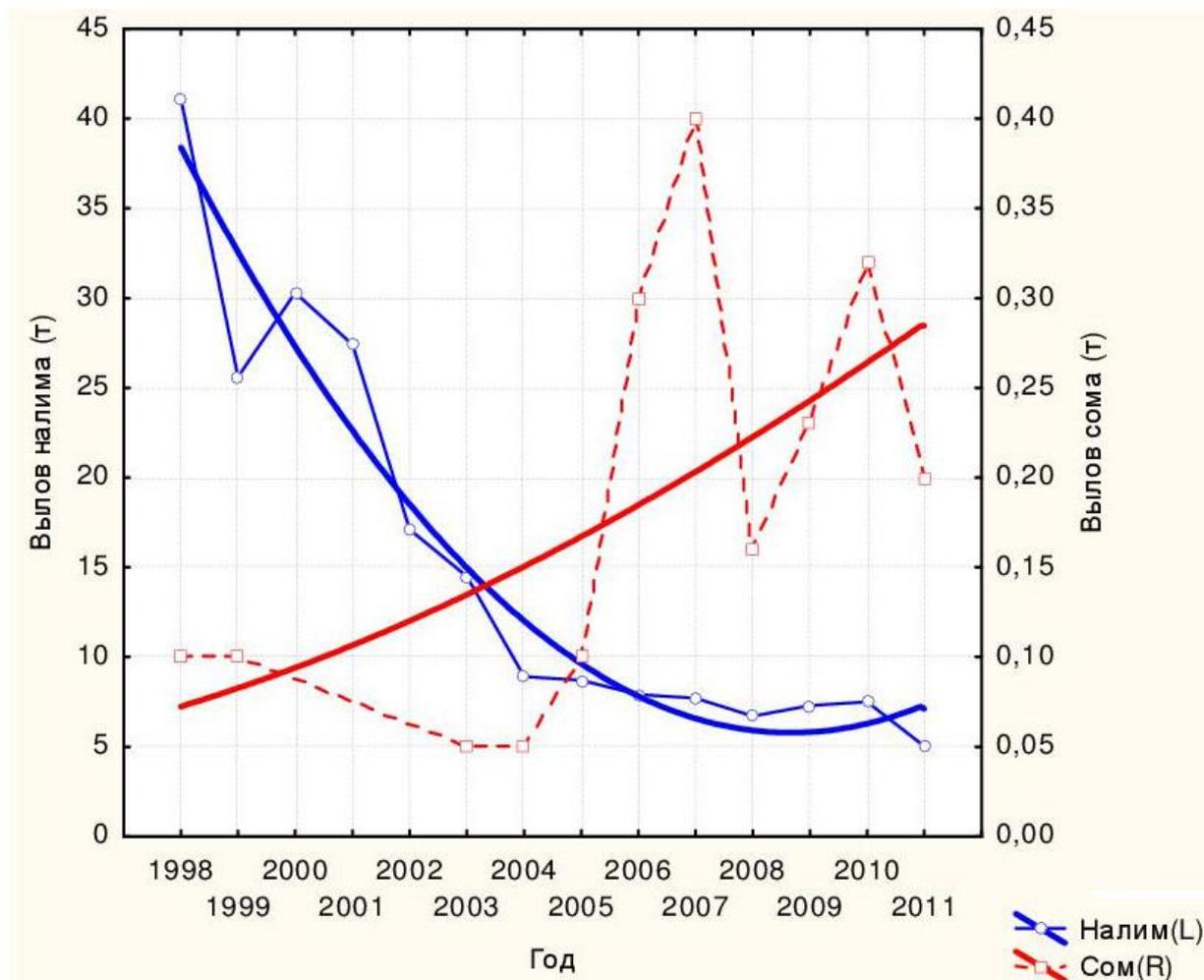


Рис. 4. Объёмы вылова налима, представителя арктического комплекса, и европейского сома, относящегося к южному древнему верхнетретичному, в Рыбинском водохранилище (из [39])

Fig. 4. Catch volumes of the representative of the Arctic complex, burbot (L), and of southern ancient Upper Tertiary complex, catfish (R), in the Rybinsk Reservoir (from [39]). Years are on the abscissa. The catch of burbot in tons is on the left along the ordinate. The catch of catfish in tones is on the right along the ordinate

прокариот и эукариот, чей жизненный цикл протекает в экстремальных условиях обитания. История происхождения экстремобионтных видов непосредственно связана с выживанием их предковых форм в условиях глобальных геоклиматических кризисов. У экстремобионтных видов диапазоны жизнедеятельности по основным абиотическим факторам значительно превышают диапазоны для видов той таксономической группы (класса, отряда, семейства), к которой они относятся. Это качество отличает их от просто эврибионтных видов. Экстремобионтные виды представлены во всех царствах — от бактерий и архей до высших позвоночных. Они могут быть как эврибионтами, так и стенобионтами по отношению к основным абиотическим факторам. Стенобионтные виды (узкоспециализированные экстремобионты) в современной литературе обозначены как экстремофильные, не способные существовать за пределами своей локальной экологической ниши с экстремальными условиями обитания [15, 62]. Большинство из них составляют почти все представители архей; также они наблюдаются среди бактерий, одноклеточных водорослей, сосудистых растений, беспозвоночных и позвоночных животных. Эврибионтные виды (неспециализированные экстремобионты) ранее вообще не выделялись в отдельную категорию. Они способны жить и размножаться за пределами экстремальных условий, т. е. в нормальных условиях. Наблюдаются преимущественно среди эукариот. Мы предполагаем, что подавляющее большинство экстремобионтов (а может быть, и все) относятся к категориям реликтовых и эндемичных видов. В отличие от экстремофильных видов, экстремобионты демонстрируют,

как правило, высокий потенциал к расселениям и освоениям новых территорий. Среди саморасселяющихся видов они доминируют. Ранее на основании изучения экстремофильных видов было установлено, что их ключевой особенностью являются принципиально скорректированные способы упаковки ДНК и организации транскрипции [69] в целях повышения степени их защиты от неблагоприятных условий, что характерно, однако, только для прокариот. А вот у экстремобионтов (как прокариот, так и эукариот) отмечается наличие особых участков генома, обеспечивающих специализированную биохимическую продукцию [64].

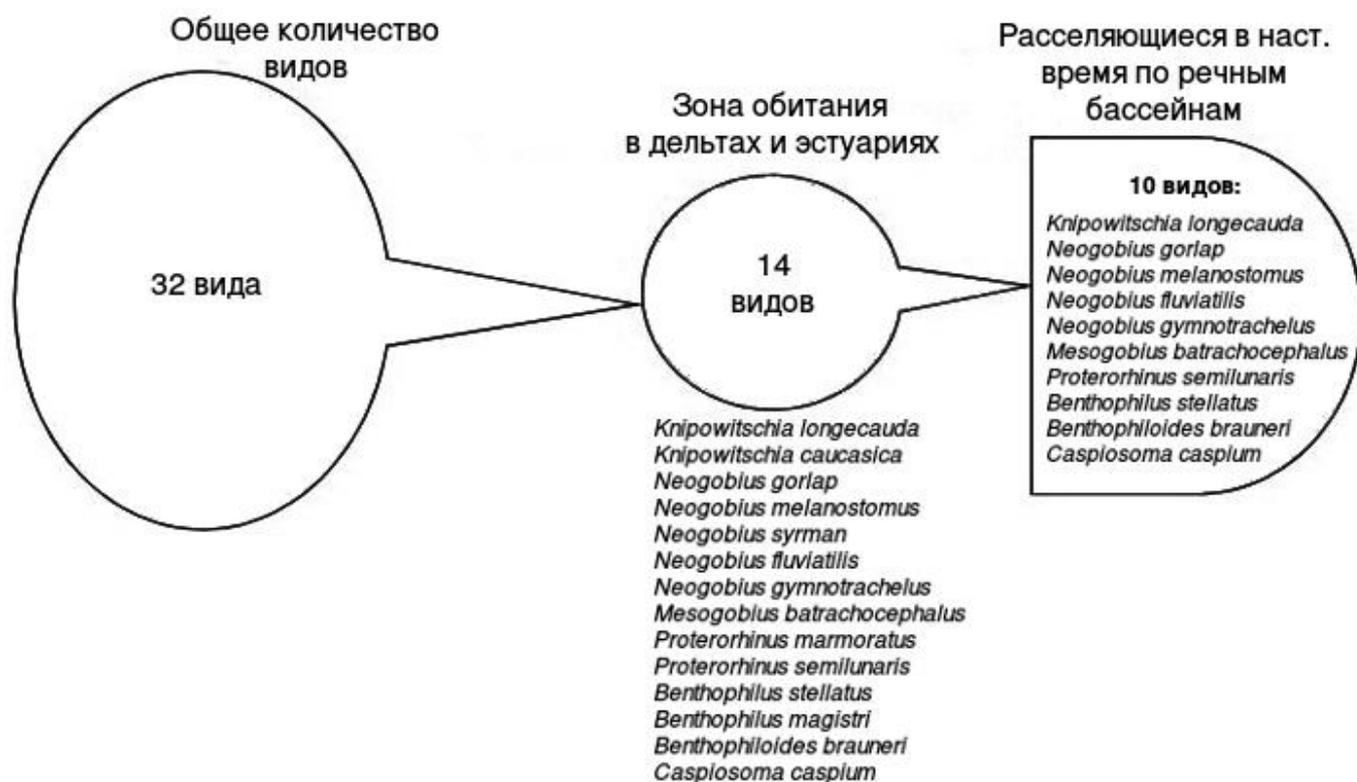


Рис. 5. Схема расселения видов бычковых рыб в Азово-Черноморском бассейне (из [39])

Fig. 5. Dispersion scheme of Gobiidae species in the Sea of Azov – the Black Sea basin (from [39]). Left to right are total number of species (32), species in deltas and estuaries (14), species that are currently settled along rivers (10)

Детальное исследование особенностей экстремобионтов-позвоночных и связи с глобальными геоклиматическими изменениями проведено нами на примере рыб рода *Oreoleuciscus* — эндемиков Центральной Азии. Известно, что его предковые формы на рубеже плейстоцена и плиоцена подверглись катастрофическому воздействию в результате извержения хангайского супервулкана и последовавшего глобального похолодания [43]. При этом *Oreoleuciscus* оказались практически единственными представителями богатой миоценовой фауны, пережившими данную катастрофу. В настоящее время диапазон условий обитания видов этого рода выходит далеко за пределы оптимальных и в целом весьма широких для подавляющего большинства рыб семейства Cyprinidae по всей совокупности основных физико-химических лимитирующих факторов (температура, минерализация воды, давление и т. п.) (рис. 6) [2]. Генетико-биохимическое и молекулярно-генетическое изучение видов рода *Oreoleuciscus* позволило выявить несколько принципиальных особенностей группы [34, 38]. Обнаружены специализированные преобразования изоферментов и локусов, их кодирующих, по лактатдегидрогеназе и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе. На основании анализа изменчивости локуса *cyt b* мтДНК показано, что для группы характерны исключительно высокие темпы накопления нуклеотидных замен, обеспечивших невероятно большие скорости дивергенции группы и её диверсификации в сравнении с таковыми других

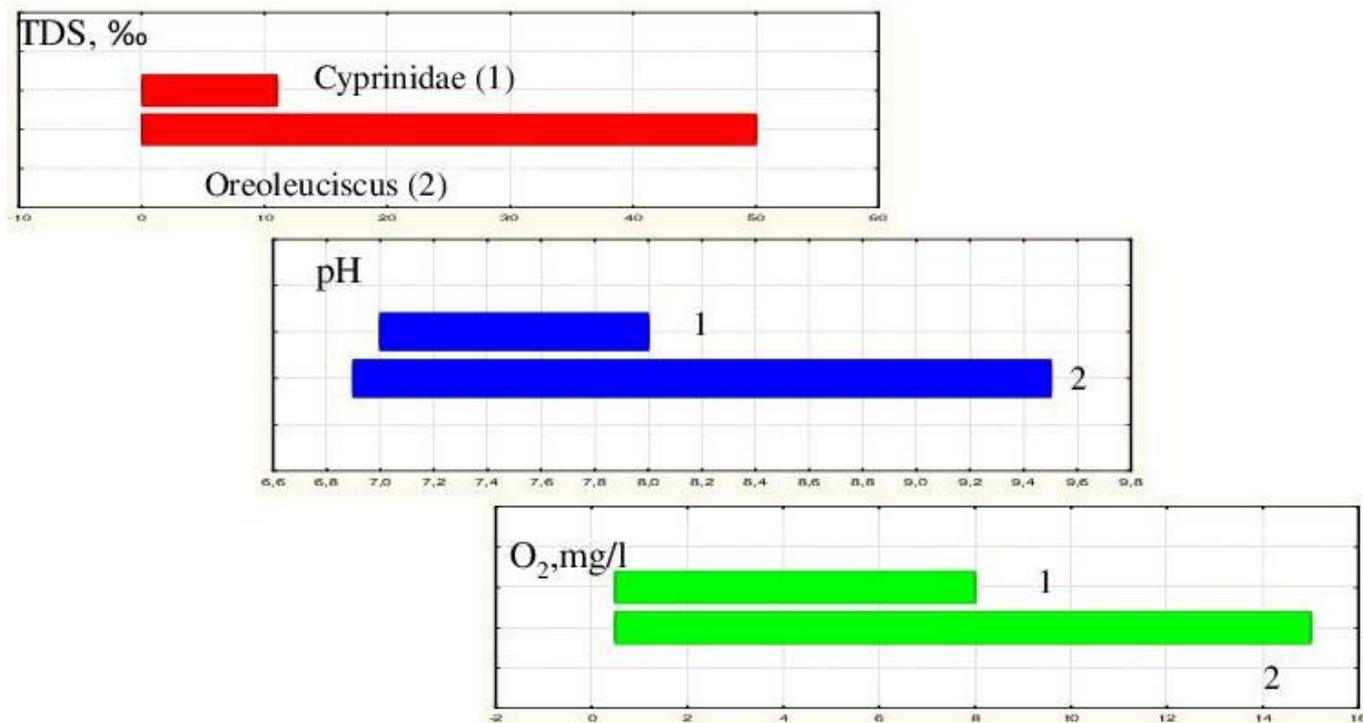


Рис. 6. Диапазоны значений некоторых абиотических факторов для видов семейства Cyprinidae в целом (1) и для видов рода *Oreoleuciscus* (2)

Fig. 6. Ranges of some abiotic factors for the species of the Cyprinidae family as a whole (1) and for the species of the *Oreoleuciscus* genus (2)

таксонов семейства. Так, дивергенция видов в роде происходила от 5,5 до 3,0 млн лет назад (рис. 7), тогда как в целом для других видов из различных родов карповых время дивергенции видов колеблется: она происходила от 70 до 35 млн лет назад. Аналогичные молекулярно-генетические результаты получены для другой группы экстремобионтов — для видов рыб р. *Tribolodon* — угаи (эндемиков Японского моря) [73]. Данные виды рыб сформировались в период активной талассократической фазы в регионе Дальнего Востока; к настоящему времени они являются фактически единственными представителями семейства карповых, которые основное время жизненного цикла, за исключением нереста, проводят в морских условиях. У таких экстремобионтов, как алтайские османы и угаи, наблюдаются высокие уровни морфологической изменчивости и отмечается способность к образованию внутривидовых дискретных морфо-экологических форм (рис. 8).

Сходная картина формообразования наблюдается и у видов р. *Thymallus* в регионе Центральной Азии (рис. 9А, рис. 9В) [35, 40].

Все вышеизложенное даёт основание предполагать, что необычайно высокая скорость нуклеотидных преобразований обеспечивает формирование экстремобионтности и предоставляет этим видам возможность успешного преодоления и выживания в условиях глобальных геоклиматических катастроф. Таким образом, основными эволюционными стратегиями экстремобионтов являются формирование специализированных генетических комплексов и ускорение нуклеотидных замен. Особенности экологических стратегий экстремобионтов заключаются в приспособленности как к гиперкритическим, так и к нормальным условиям существования. Это позволяет экстремобионтам эффективно и с высоким уровнем конкурентоспособности адаптироваться к новым средовым условиям и расширять ареалы.

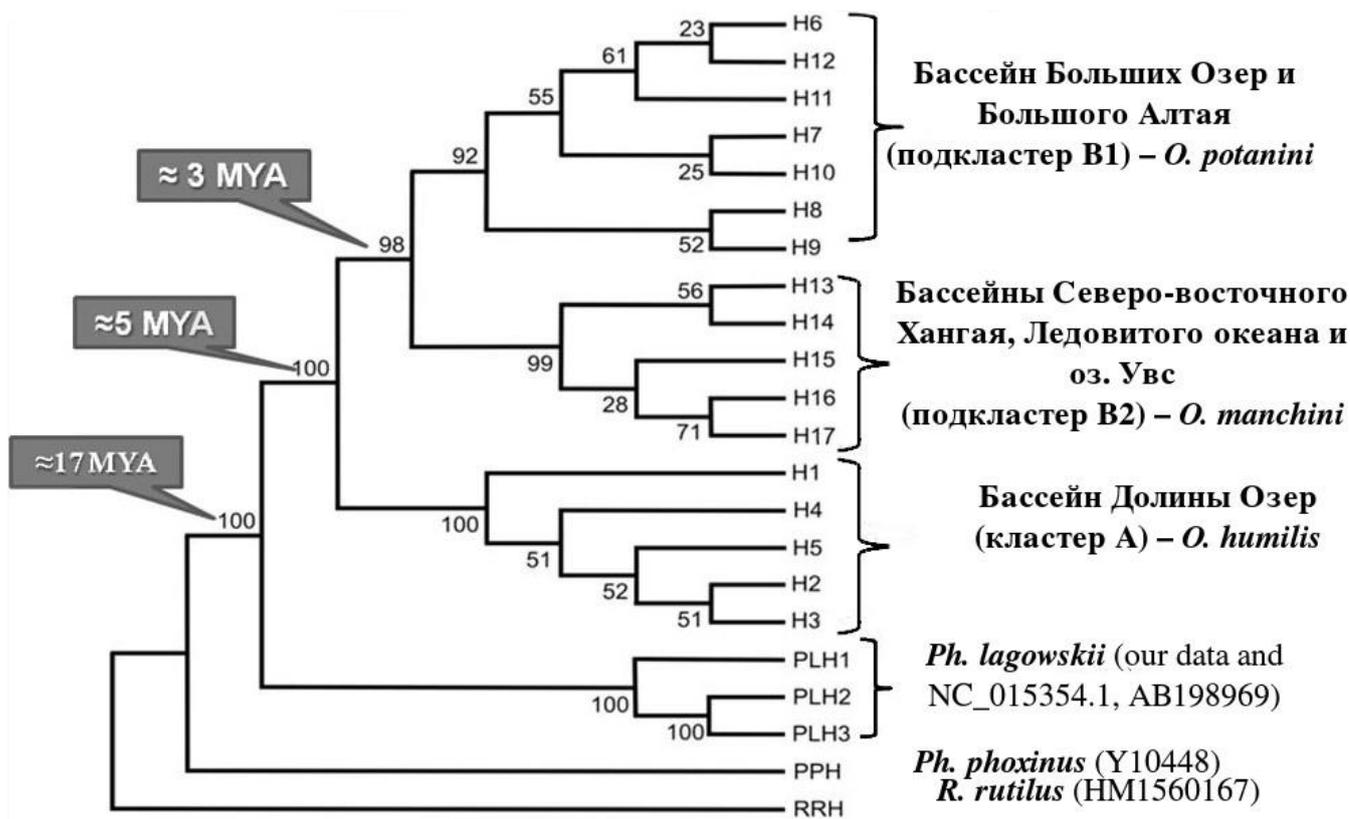


Рис. 7. Дендрограмма, отражающая филогенетические взаимосвязи между гаплотипами цитохрома *b* Алтайского османа на территории Монголии (по [38])

Fig. 7. A dendrogram reflecting the phylogenetic relationships between haplotypes of cytochrome *b* of the Altai osman on the territory of Mongolia (by [38]). English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

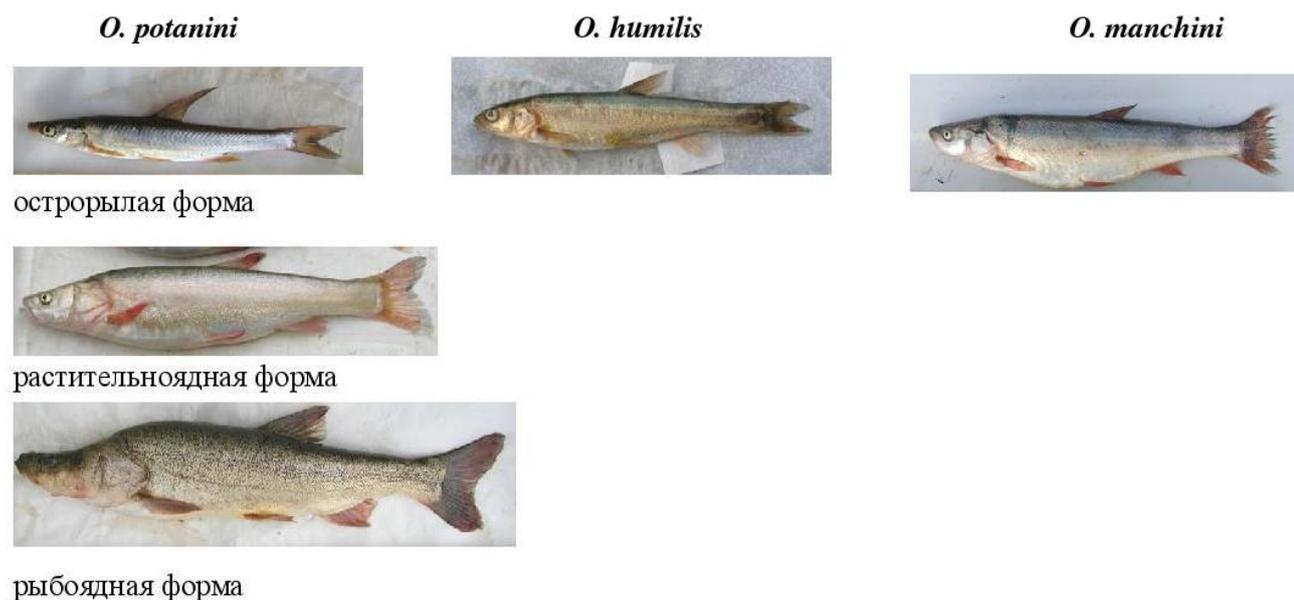


Рис. 8. Виды рода *Oreoleuciscus* и морфо-экологические формы *O. potanini* в водоёмах Монголии

Fig. 8. Species of the genus *Oreoleuciscus* and morpo-ecological forms of *O. potanini* in the reservoirs of Mongolia

Механизмы согласования работы геномов разных видов. Ключевой проблемой в понимании эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации является проблема эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов, которая касается не только чужеродных ядерных геномов, но и их ядерно-цитоплазматических взаимодействий. Известно, что сочетание в гибридном геноме мтДНК одного вида и ядерной ДНК другого может сообщать эволюции последнего дополнительную направленность, что позволяет рассматривать гибриды в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие [19, 25]. В контексте эволюционной теории амфимиксис и апомиксис противопоставляются как две системы размножения эукариот, ведущие к альтернативным генетическим последствиям [24]. Амфимиксис (= эугамия, половое размножение, бисексуальное размножение) определяет рекомбинантный тип наследования, при котором потомки генетически отличаются друг от друга и от обоих родителей. Апомиксис (= агамия, бесполое размножение, вторично бесполое размножение, однополое размножение, партеногенез) определяет клональный тип наследования, при котором потомки генетически идентичны друг другу и родительской особи. До недавнего времени у высших животных, в том числе у позвоночных, был известен только один способ апомиктического размножения — клонирование соматического генома самки в зародышевом пути (партеногенез). Это позволяло рассматривать апомиксис и партеногенез как одно и то же явление [91], а переход к телитокии и клональному наследованию — как один и тот же шаг в эволюции систем размножения [41]. Такой шаг предполагает кардинальную редукцию полового процесса (в результате наблюдается исключение синкарии и гаплофазы), и развитие яйца происходит без оплодотворения, а значит, данный шаг возможен только при накоплении и «счастливым» сочетании нескольких или многих генетических факторов (мутаций), определяющих эти процессы. Вероятность такого события очень низка, что и объясняет редкость, случайность и независимость появления партеногенетических видов. Межвидовая гибридизация способствует возникновению партеногенеза, создавая условия для реализации мутаций, накопившихся в изолированных популяциях. В частности, у позвоночных известно немногим более 50 партеногенетических видов, что составляет примерно одну тысячную от общего числа видов, и все они гибридного происхождения [65, 88]. По нашему мнению, открытие гибридогенеза в комплексах рыб *Poeciliopsis 'monacha'* и бесхвостых амфибий *Rana 'esculenta'* [63, 78, 79, 86, 87] вызвало эффект домино в этой системе представлений о природе, генезисе и эволюционной роли апомиксиса. Как правило, гибридогенетические формы передают по наследству гаплоидный геном только одного из родительских видов, гаплотип другого элиминируется в процессе гаметогенеза. Аллодиплоидная структура соматического генома восстанавливается заново в каждом поколении при возвратном скрещивании с родительским видом — донором отвергнутого генома. Поэтому гаплофаза, синкария, равноправное участие мужского и женского геномов в развитии фенотипов, генетическая изменчивость потомства — обязательные условия гибридогенеза. Сохраняется единственный признак, позволяющий относить гибридогенез к апомиктической системе размножения, — клональное наследование одного генома (моноклональность).

Гибридогенез *Rana esculenta* более примитивен. Зелёная лягушка — бисексуальный вид, лишь некоторые популяции которого представлены только самцами или исключительно самками. Диплоидные и триплоидные особи обоих полов в норме производят гаплоидные гаметы с хромосомным набором лишь одного из родительских видов. Некоторые диплоидные самцы способны продуцировать гаплоидные гаметы обоих родителей, а некоторые диплоидные самки — как гаплоидные гаметы одного из родителей, так и гаметы с соматическим набором хромосом, однако эта гетероклональность никогда не представлена в максимально возможном виде — одновременном клонировании всех трёх вариантов (два гаплоидных родительских генома и диплоидный соматический).

В комплексе же *Poeciliopsis* гибридные популяции представлены только самками, диплоидные расы размножаются гибридогенетически, а триплоидные — гиногенетически. Диплоидные самки всегда клонируют лишь гаплоидный геном материнского вида ('monacha'), а триплоидные — только свой

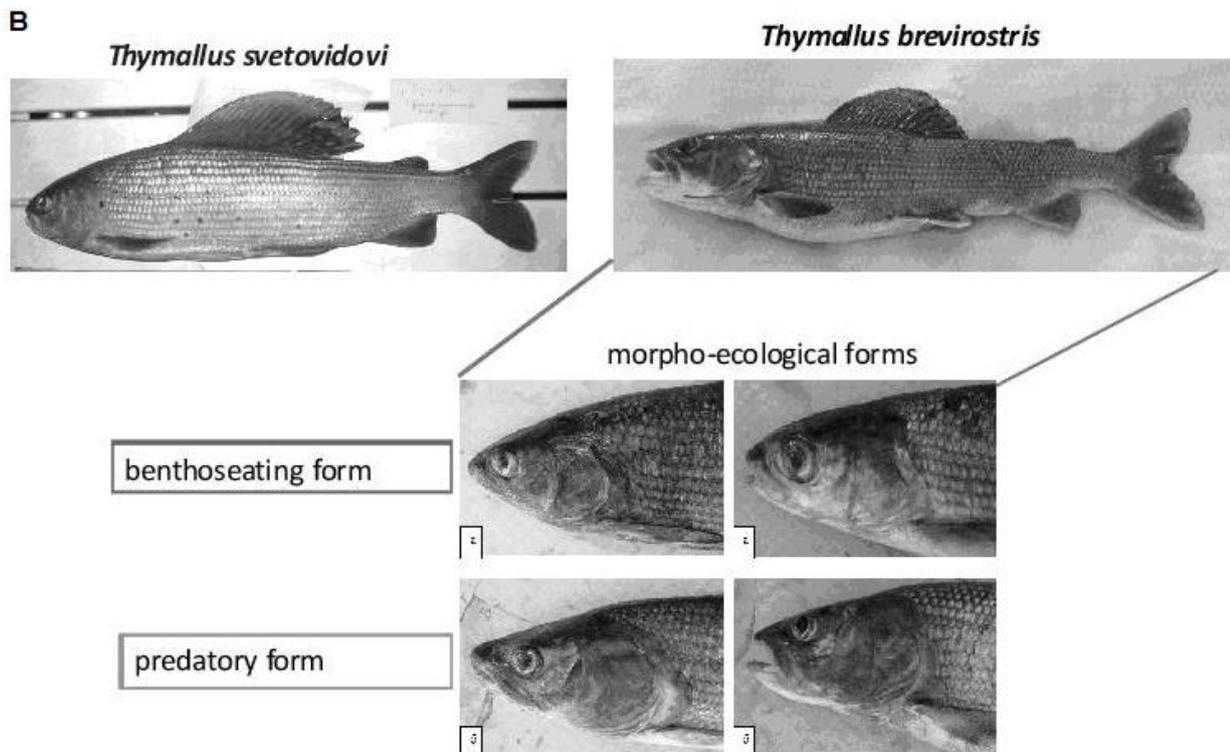
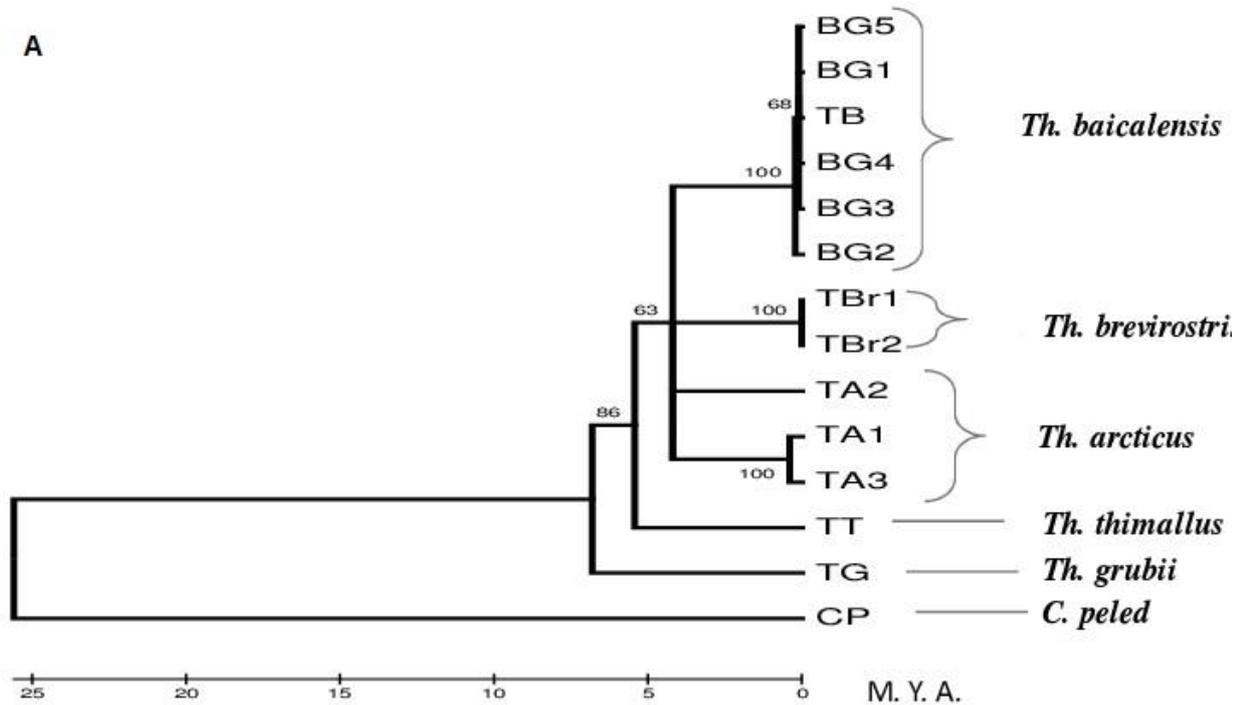


Рис. 9. Виды (A) и морфо-экологические формы (B) монгольского хариуса Центрально-Азиатского бессточного бассейна. A — кластеризация таксонов хариусов по цитохрому *b*, выраженная в абсолютной временной шкале (млн лет), шкала внизу рисунка (из [40]). B — морфо-экологические формы монгольского хариуса (из [35])

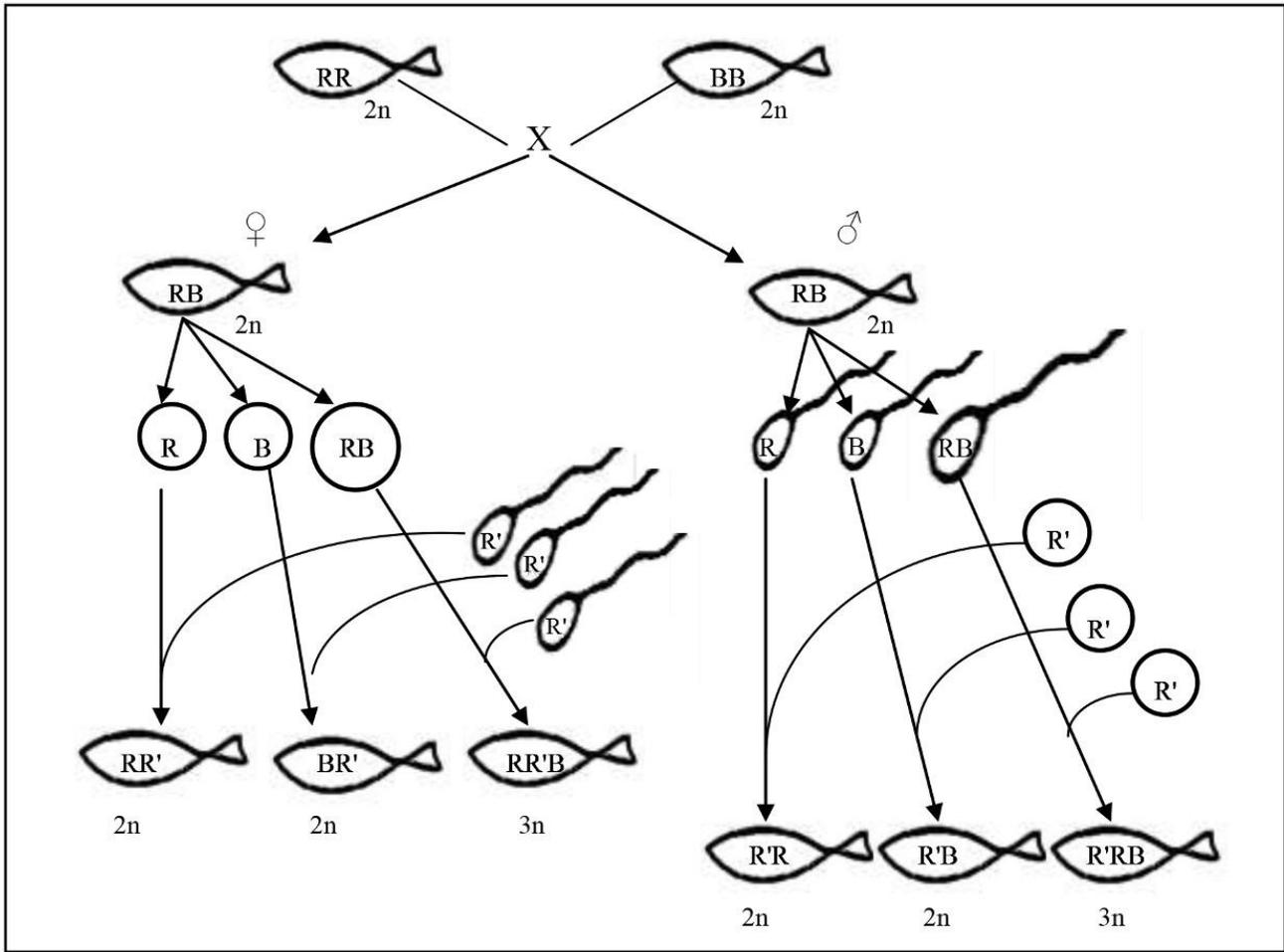
Fig. 9. Species (A) and morpho-ecological forms (B) of the Mongolian grayling of the Central Asian drainage basin. A is clustering of grayling taxa by *cyt b*, expressed in absolute time scale (million years), the scale is at the bottom of the figure (from [40]). B illustrates morpho-ecological forms of the Mongolian grayling (from [35])

соматический геном. Это разные, генетически изолированные ‘parthenospecies’ с разными цитогенетическими механизмами клонирования. Таким образом, обе природные модели гибридогенеза могут рассматриваться как последовательные этапы перехода от бисексуальной формы апомиксиса к настоящему партеногенезу.

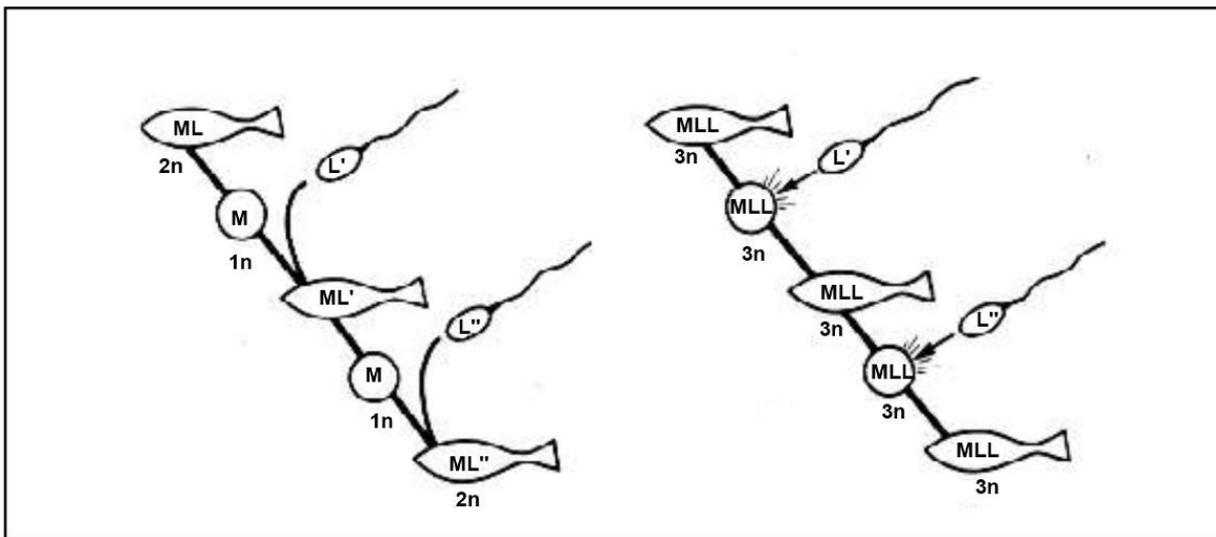
У облигатно партеногенетического *Poecilia formosa* как триплоидные, так и диплоидные партеногенетические формы представлены только гиногенетическими самками, при этом гаметогенез обеих форм обеспечивается одним и тем же цитогенетическим механизмом, который существенно отличается от механизма у гиногенетических *Poeciliopsis*. В этом ряду партеногенез — конечный этап в эволюции апомиктического размножения. Начальный этап находится за пределами всех стабилизированных, имеющих специализированные механизмы, форм и видов апомиктов. Этот этап можно реконструировать таким же способом, каким реконструируется гипотетический общий предок в филогенетических исследованиях, а именно путём отбрасывания апоморфных признаков и объединения плезиоморфных, общих для всех представителей таксонов с архаическими особенностями, изредка встречающихся у отдельных форм [71].

Архаическая гетероклональность гаметогенеза у отдельных особей зелёной лягушки позволяет рассматривать жесткую моноклональность гибридогенетических и гиногенетических позвоночных как апоморфный признак. Способность клонировать только гаплоидный или только соматический геном возникает независимо на основе первичной гетероклональности (т. е. способности одной особи любого пола одновременно клонировать в гаметогенезе все три возможных типа геномов — оба гаплоидных родительских и диплоидный соматический). В качестве симплезиоморфных можно выделить только два признака — облигатную зависимость репродукции гино- и гибридогенетиков от видов-предков и специфическую структуру диплоидно-полиплоидных комплексов (автодиплоид, аллодиплоид и аллополиплоиды).

Мы предлагаем гипотезу первичного апомиксиса = проапомиксиса. Проапомиксис — это система гетероклонального размножения бисексуальных гибридов, которая не детерминирована наследственными факторами. Она автоматически формируется при гибридизации видов, геномы которых уже имеют значительные структурные различия. Рекомбинационная несовместимость родительских гаплотипов вызывает неспецифическую системную реакцию (стресс) в зародышевом пути гибридов первого поколения, в результате которой реализуются обе возможности отказа от рекомбинации — сегрегация гаплотипов и клонирование соматических хромосомных наборов. В течение всего репродуктивного периода такой гибрид производит гаплоидные гаметы обоих родительских видов и аллодиплоидные гаметы. Ситуация стресса частично воспроизводится при скрещивании гибрида с любым из родителей: аллодиплоидные гаметы и гаплоидные гаметы одного из родительских видов неизбежно входят в состав гибридных зигот (триплоидных и диплоидных). Таким образом, ненаследственная модификация гаметогенеза может продолжаться в ряду поколений, но она обратима. Любой из гаплотипов при встрече со своим гомологом возвращается в лоно амфимиктической популяции родительского вида (рис. 10). Наблюдатель, для которого интрогрессия — единственный признак удачной межвидовой гибридизации, будет интерпретировать результат проапомиксиса как гибридизацию без последствий, то есть «гибридизацию от случая к случаю» категорий а) и б) по классификации Э. Майра (1968) — наиболее распространённый тип естественной отдалённой гибридизации во всех таксонах позвоночных [24]. Таким образом, и классическое объяснение гибридизации «без последствий» (дивергенция геномов — постзиготическая изоляция), и гипотеза проапомиксиса построены на общем основании. Если эта система размножения реально существует, она будет обнаруживаться везде, где отсутствует полная стерильность случайных гибридов.



A



B

C

Рис. 10. Принципиальная схема проапомиксиса (A) в сравнении со схемами гибридогенеза (B) и гиногенеза (C). Схемы гибридо- и гиногенеза приведены по [87]. А, К, М, L — гаплоидные геномы

Fig. 10. Principal scheme of proapomixis (A) in comparison with the schemes of hybridogenesis (B) and gynogenesis (C). The hybridogenesis and gynogenesis schemes are given by [87]. A, K, M, L are haploid genomes

Нами изучена репродукция самого известного гибрида этой категории в ихтиофауне Европы — гибрида плотвы *Rutilus rutilus* L. и леща *Abramis brama* L. — с применением методических подходов, которые использовались для доказательства клонального наследования у гиногенетических и гибридогенетических позвоночных (идентификация гамет по размерам геномов, анализирующие скрещивания, оценка изменчивости потомства по моногенным и полигенным признакам). Плотва и лещ — наиболее массовые и самые изученные виды карповых рыб ихтиофауны Европы, относящиеся к разным таксономическим трибам.

Роды *Rutilus* и *Abramis* дивергировали не позднее 30 млн лет назад [52]. Морфологические различия этих видов более значительны, чем различия бисексуальных видов в комплексах *Poeciliopsis* и *Rana esculenta*. Оба вида имеют одинаковое число хромосом ($2n = 50$), но значительно отличаются по размерам геномов (плотва — 2,0 пкГ/2С, лещ — 2,6 пкГ/2С ([8])). Лещ и плотва перманентно скрещиваются на всём протяжении совместного ареала. В некоторых водоёмах Европы неоднократно отмечались вспышки массовой гибридизации [66, 74, 76]. Самки и самцы гибридов фертильны, однако доказательства того, что естественная гибридизация идёт дальше гибридов F_1 , отсутствуют, интродукция не обнаружена ни в одном случае, несмотря на использование молекулярных методов анализа [85]. Неизвестны и самовоспроизводящиеся популяции гибридов, которые могли бы существовать самостоятельно или в контакте хотя бы с одним родительским видом.

Путём индивидуальных реципрокных скрещиваний получено несколько генераций гибридов F_1 и исследована их изменчивость (объём совокупной выборки составил 1600 экз.). Все гибриды были аллодиплоидами ($2n = 50$) по размерам геномов, они были гетерозиготными по мономорфным диагностическим локусам и имели промежуточные между таковыми родительских видов значения диагностических морфологических признаков. Чтобы избежать принципиальных затруднений, связанных с интерпретацией плоидности женских гамет и потомства (второе деление мейоза в оогенезе позвоночных обычно происходит после оплодотворения яйцеклетки), цитометрию применяли только для анализа гаметного пула самцов. Соответственно, лишь гибридные самцы были использованы при проведении анализирующих скрещиваний с самками родительских видов.

Установлено, что гаметный пул любого самца гибрида F_1 содержит три класса подвижных жизнеспособных сперматозоидов, два из которых по размерам ядер идентичны таковым родительских видов, а третий составляют гигантские спермии, размеры ядер которых в среднем в два раза превышают таковые в первых двух классах (рис. 11). Примерно третья часть сперматозоидов представлена дефектными клетками, подвижность которых отсутствует или значительно снижена, а размеры ядер промежуточны между таковыми классов мелких и гигантских сперматозоидов. В сперме родительских видов подобный размерный полиморфизм никогда не наблюдается.

По мере созревания гибридов F_1 были поставлены анализирующие индивидуальные скрещивания самцов $P \times L$ и $L \times P$ с самками обоих родительских видов. В потомстве каждого скрещивания, вне зависимости от реципрокного варианта гибридного самца, наблюдалось согласованное расщепление по всем диагностическим признакам, в результате чего восстанавливались тип родителя, с которым производилось скрещивание, и тип гибрида первого поколения (представлен диплоидными ($2n = 50$) особями), и появлялась группа триплоидов ($2n = 75$), особи которой были промежуточными между гибридом F_1 и соответствующим родительским видом по всем морфологическим признакам и имели гетерозиготные фенотипы диагностических локусов. Отсутствие рекомбинации по всем диагностическим признакам (моногенным и полигенным) родительских видов свидетельствует о клональном характере наследования. Это подтверждается существенным снижением изменчивости количественных морфологических признаков во всех фенотипических классах. Генетическая изменчивость определяется только разнообразием гаплотипов амфимиктической самки. Изменчивость по аллелям трёх полиморфных локусов (LDH, AAT, P_x) у бэккроссов наблюдается лишь в случае гетерозиготности самок (табл. 1). Результаты бэккроссирования соответствуют комбинаторике трёх типов жизнеспособных сперматозоидов гибридов с гаплотипами самок родительских видов (табл. 2): потомство от скрещивания любого

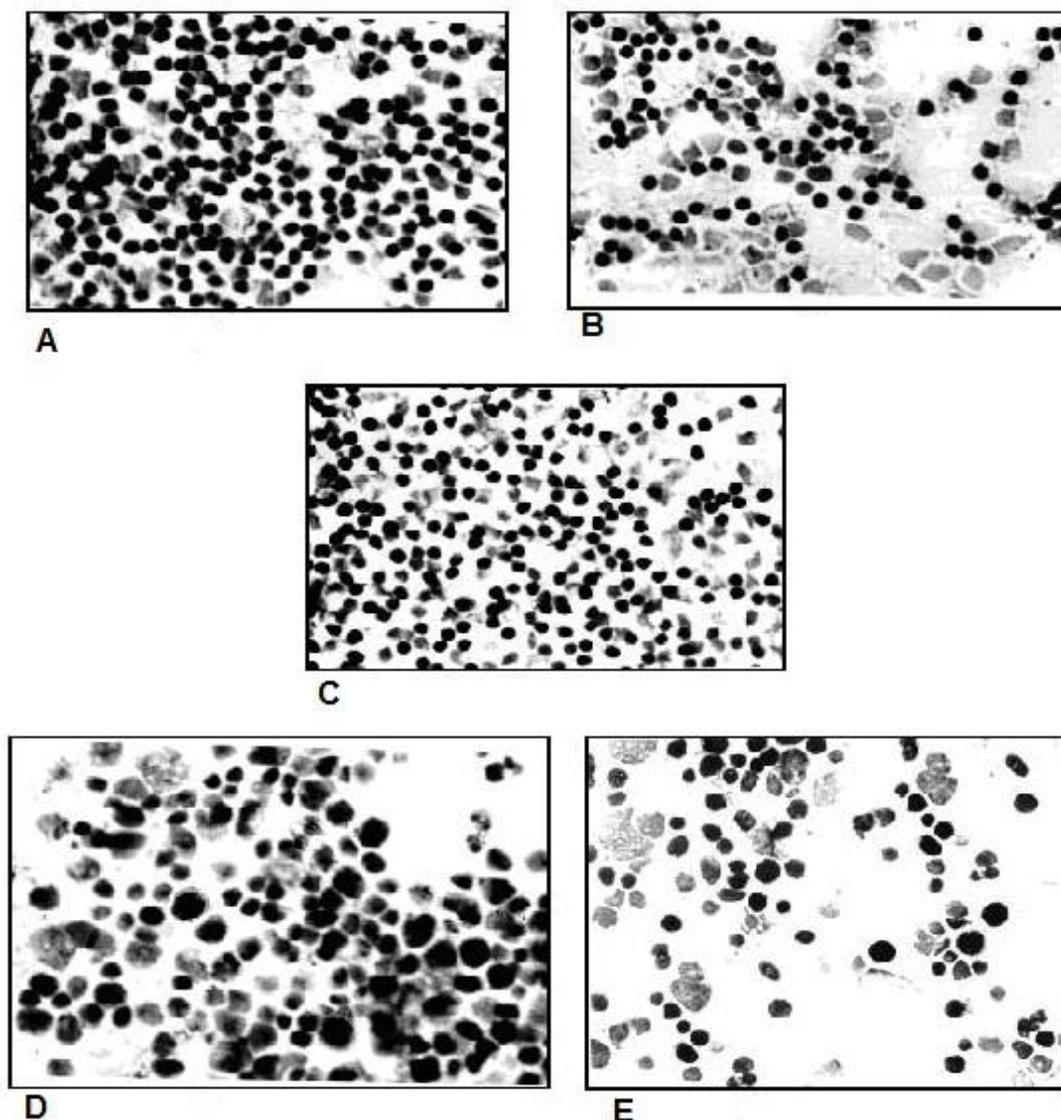


Рис. 11. Препараты окрашенных ядер сперматозоидов из эякулятов родительских видов (А — лещ, В — синец, С — плотва) и гибридов F_1 (D — плотва \times лещ, E — плотва \times синец) (из [53])

Fig. 11. Preparations of stained sperm nuclei from ejaculate of parental species (A – bream, B – blue bream, C – roach) and hybrids of F_1 (D – roach \times bream, E – roach \times blue bream) (from [53])

гибридного самца с самками обоих родительских видов представлено пятью дискретными генотипическими группами — автодиплоидами двух родительских видов, аллодиплоидами типа гибридов F_1 и двумя симметричными группами аллотриплоидов.

Поливариантность гаметогенеза, а именно способность каждой отдельной особи гибрида первого поколения одновременно продуцировать гаплоидные гаметы обоих родительских видов, амфидиплоидные и анеуплоидные гаметы, исключает специальную генетическую детерминацию механизмов клонирования и вполне может быть интерпретирована как неспециализированная системная реакция, вызванная взаимодействием негомологичных гаплотипов в зародышевом пути (стрессовая реакция, называемая *germ-line stress*).

Для доказательства того, что отказ от рекомбинации — общее свойство дивергировавших геномов, мы провели по той же схеме исследования гибридов плотвы и другого представителя рода *Abramis*, синца *A. ballerus*, которые никогда не скрещиваются в природе. В лабораторных условиях были синтезированы генерации реципрокных гибридов F_1 и проведены возвратные скрещивания самцов гибридов

П × С и С × П с самками родительских видов. Как гаметная продукция самцов F₁, так и их бэкросное потомство характеризуются теми же особенностями, что и бэкроссы плотвинно-лещевых гибридов. Единственным отличием являлось значительное повышение долей диплоидных и анеуплоидных гамет и триплоидов (последние составляли от 50 до 100 % в отдельных скрещиваниях). В целом экспериментальные данные соответствуют теоретическим ожиданиям и могут рассматриваться как доказательство гипотезы проапомиксиса. Высокий процент «летальных» анеуплоидных гамет свидетельствует об отсутствии специализированных механизмов гаметогенеза у обоих экспериментальных гибридов. В результате эффективность бэкроссирования, а тем более межгибридного скрещивания, значительно ниже, чем эффективность гибридизации родительских видов.

Репродуктивные возможности трёх дискретных генотипических классов бэкроссов априорно различны: у аллодиплоидов они столь же низки, что и у гибридов F₁, у аллотриплоидов они проблематичны и в лучшем случае те же, что и у предыдущей группы, автодиплоиды же ничем не отличаются от особей родительских видов, кроме гибридного происхождения, и размножаются амфимиктически (рис. 12). Отсюда следует, что проапомиктические гибриды эффективно участвуют в репродукции обоих родительских видов, но не могут обеспечить собственного воспроизводства. Относительная численность аллоплоидных гибридов прогрессивно снижается в поколениях бэкроссов.

Проапомиксис как гетероклональная система размножения способен устойчиво функционировать только при наличии положительной обратной связи между элементами «тройственного согласия»: популяции двух родительских видов обеспечивают воспроизводство гибридов F₁, а гибриды оптимизируют эффективность размножения родительских популяций. Гибриды выполняют нетривиальную функцию резервного фонда гаплотипов родительских видов. Этот фонд принимает уникальные гаплоидные наборы, прошедшие рекомбинацию, обеспечивает их защиту, используя адаптивные возможности гибридного фенотипа, и возвращает в родительские популяции их собственные гаплотипы, тиражированные в процессе клонирования. В результате популяции видов-родителей получают адаптивные преимущества клонального размножения (групповой отбор на уровне клонов гамет и полуклонов фенотипов) без его главного недостатка — потери генетического разнообразия. Эта репродуктивная стратегия обеспечивает быстрое повышение генетической приспособленности скрещивающихся видов и их коэволюции, не затрагивая их генетическую суверенность. В этом смысле проапомиксис — нестандартный механизм стандартной эволюции, основанной на отборе временных генных ассоциаций в генетически изолированных системах. Следовательно, основная роль проапомиксиса состоит в поддержании и повышении устойчивости скрещивающихся видов при резких флуктуациях окружающей среды. Это подтверждается вспышками массовой гибридизации при быстрых и значительных нарушениях местообитаний симпатрических видов. С другой стороны, проапомиксис — единственный реальный механизм эпистандартной эволюции. Аллоплоидия и клональное наследование сами по себе не являются факторами генетической изоляции, как это предполагается классической моделью мгновенного видообразования. Популяции аллоплоидов — открытая система, генетическое разнообразие которой создаётся и поддерживается потоками гаплотипов из родительских популяций. Эта система устойчива во времени до тех пор, пока проапомиксис выполняет свою основную функцию. Длительный отбор способен обеспечить накопление генетических детерминантов, необходимых для устойчивого самовоспроизведения аллоплоидных форм, а следовательно, дать начало не только гибридогенетическим и гиногенетическим видам, но и бисексуальным тетраплоидам (рис. 12). Таким образом, по своим масштабам и значению проапомиксис сопоставим с факультативным апомиксисом высших растений, являясь для высших животных недостающим звеном между системами амфимиксиса и регулярного апомиксиса.

При анализе особенностей морфогенеза, экспрессии генов, кодирующих изоферменты с ранней и поздней активацией, и особенностей наследования фрагментов рДНК и мтДНК на ранних стадиях развития (зигота, гастрюляция, эмбрион перед вылуплением, эмбрион после вылупления с желточным мешком, личинка, сеголетка) установлено, что асинхронный характер экспрессии ферментов с ранней

Таблица 1. Генотипы полиморфных локусов в дискретных группах бэкроссов комплекса скрещиваний «плотва — лещ»

Table 1. Genotypes of polymorphic loci in discrete groups of backcrosses of the cross-breeding complex 'roach – bream'

Генерация	Родители, потомство	Плоидность	PXD		LDH		AAT		
			Генотип	f	Генотип	f	Генотип	f	
П × П - Л	Самка	2n	a/a		a/a		a/a		
	Самец	2n	a/c		a/c		a/d		
	BC	'П'	2n	a/a	1,00	a/a	1,00	a/a	1,00
		'Т'	3n	a/a/c	1,00	a/a/c	1,00	a/a/d	1,00
Л × П - Л	Самка	2n	d/f		c/c		c/c		
	Самец	2n	a/f		a/c		a/d		
	BC	'Л'	2n	d/f	0,40	c/c	1,00	c/d	1,00
				f/f	0,60				
		'F ₁ '		a/d	0,44	a/c	1,00	a/c	1,00
				a/f	0,56				
Л × П - Л	Самка	2n	c/d		c/c		c/d		
	Самец	2n	a/d		b/c		a/f		
	BC	'Л'	2n	c/d	0,67	c/c	1,00	c/f	0,33
				d/d	0,33			d/f	0,67
		'F ₁ '		a/c	0,47	b/c	1,00	a/c	0,40
				a/d	0,53			a/d	0,60
		'Т'		a/c/d	0,33	c/c/b	1,00	a/c/f	0,50
				a/d/d	0,67			a/d/f	0,50
Л × П - Л	Самка	2n	c/d		c/c		d/f		
	Самец	2n	a/c		a/c		a/f		
	BC	'Л'	2n	c/c	0,72	c/c	1,00	d/f	0,43
				c/d	0,28			f/f	0,57
		'F ₁ '		a/c	0,44	a/c	1,00	a/d	0,33
				a/d	0,56			a/f	0,67

Таблица 2. Комбинации гаплоидных геномов при скрещивании самок чистых видов и самцов гибридов F₁

Table 2. Combinations of haploid genomes in crossing females of pure species and males of hybrids F₁

Типы геномов гамет ♂♂		Типы геномов гамет ♀♀		
		Гибриды F ₁ (AB)		
		A	B	AB
Виды AA	A	AA	AB	AAB
Виды BB	B	BA	BB	BBA

активацией подчиняется материнскому эффекту и сохраняется только до вылупления, а у ферментов с поздней активацией экспрессия синхронизирована с самого начала их активности. После вылупления экспрессия по всем ферментам имеет синхронный характер.

Синхронный характер экспрессии ферментов с поздней активацией приурочен к завершающим этапам эмбрионального и личиночного периодов, что указывает на достижение скоординированности в работе родительских генов. Во всех случаях асинхронной экспрессии зафиксирована связь с наличием в зародыше значительных запасов желтка. Синхронный характер экспрессии ферментов имел место на стадиях развития либо с меньшим количеством желтка (завершение эмбрионального

и начало личиночного периода), либо с полным его исчерпанием (завершение личиночного периода, стадия «сеголетка»). Выявлена связь между скоростью морфогенеза и последовательностью экспрессии материнских и отцовских генов в раннем развитии гибридов рыб. Установлено, что матроклинный характер скорости морфогенеза гибридов первого поколения на ранних этапах развития имеет в своей основе асинхронный характер экспрессии ферментов с ранней активацией. Результаты исследований позволили предположить наличие последовательной смены и согласованного взаимодействия в раннем развитии регуляторных систем двух типов — цитоплазматической и ядерной. Их взаимодействие обеспечивает согласованность работы структурных генов зародыша, что определяет, в свою очередь, достижение метаболического и морфогенетического гомеостазов [36]. Вылупившаяся личинка гибрида обладает необходимым потенциалом для выживания, а также для активного освоения внешней среды на последующих этапах собственного развития, представляющих собой совокупную реализацию эндогенных материнских ресурсов и синхронизированных родительских генов.

Анализ особенностей наследования рибосомного кластера ДНК показал, что после бластуляции, начиная с гастрюлы и на всех последующих стадиях, в потомстве наблюдалось расщепление: часть эмбрионов и личинок утрачивала один из родительских вариантов ITS1 [37]. Как правило, элиминировался отцовский вариант, однако на стадии «эмбрион перед вылуплением» у одной особи была отмечена элиминация материнского варианта. Несмотря на элиминацию одного из родительских вариантов ITS1, все потомки по трём микросателлитным локусам были гетерозиготами, содержащими один материнский и один отцовский аллели. Таким образом, особи с одним родительским ITS1 фрагментом оказались гибридами с нетипичным наследованием ядерных рибосомных генов (рис. 13). При анализе скрещиваний на гибридную самку выявлены случаи, когда гибридная самка и самец чистого вида имеют мтДНК разных видов, в потомстве преобладает гибридный генотип рДНК, в скрещиваниях, когда мтДНК совпадает у самки и самца, преимущество имеют гомозиготы, что хорошо согласуется также с морфологическими данными. При анализе морфологической изменчивости выявлено, что в скрещиваниях, когда самка и самец имели мтДНК разных видов, потомство наследовало преимущественно гибридный морфотип, по типу F_1 , если же мтДНК гибридной самки и самца чистого вида совпадали, потомки имели морфотип, близкий к одному родительскому типу. Внутригрупповой дифференциации бэккроссов от возвратных скрещиваний на гибридную самку, как в случае возвратных скрещиваний на гибридного самца, не обнаружено. Согласование мтДНК одного вида с ядДНК другого вида, а также ядерных геномов обоих видов между собой происходит, вероятно, во время своеобразного симбиоза, когда гаплоидные геномы плотвы и леща объединены в геноме гибрида первого поколения. Нуклеотидные различия локусов митохондриальной и ядерной ДНК двух видов не столь принципиальны для формирования гибридного генома; гораздо важнее достичь согласования регуляторных последовательностей родительских геномов [70], к которым относятся повторы ДНК и интроны, в частности межгенные спейсеры (ITS).

Очевидно, что существуют не только структурные, но и динамические способы кодирования, хранения, передачи и обмена наследственной информацией. Обнаруженное на стадии гастрюлы доминирование рибосомных генов одного из видов у гибридов F_1 является прямым следствием согласования работы контаминированных гомеологичных геномов на этапе инициации ядерного генома гибридного зародыша и запуска морфогенеза [16, 18, 19, 20]. До стадии бластулы синтез белка зародыша идёт на материнских мРНК, и то, что рибосомные гены оказываются чувствительными при запуске ядерного генома гибрида, вполне закономерно, поскольку рассматриваемый кластер рибосомных генов и, в частности, ITS1 фрагмент непосредственным образом связаны с процессами инициации сплайсинга и формированием зрелой яДНК и рибосом. При анализе вклада отцовской и материнской наследственности выявлена неравная доля гибридов с одним ITS1 фрагментом в реципрокных скрещиваниях. Вероятно, наблюдаемый нами эффект является прямым следствием гомогенизации структуры «родственных», но существенно различающихся пар генов рДНК к одному из родительских типов при согласовании работы геномов разных видов. Такая гомогенизация может осуществляться путём генной

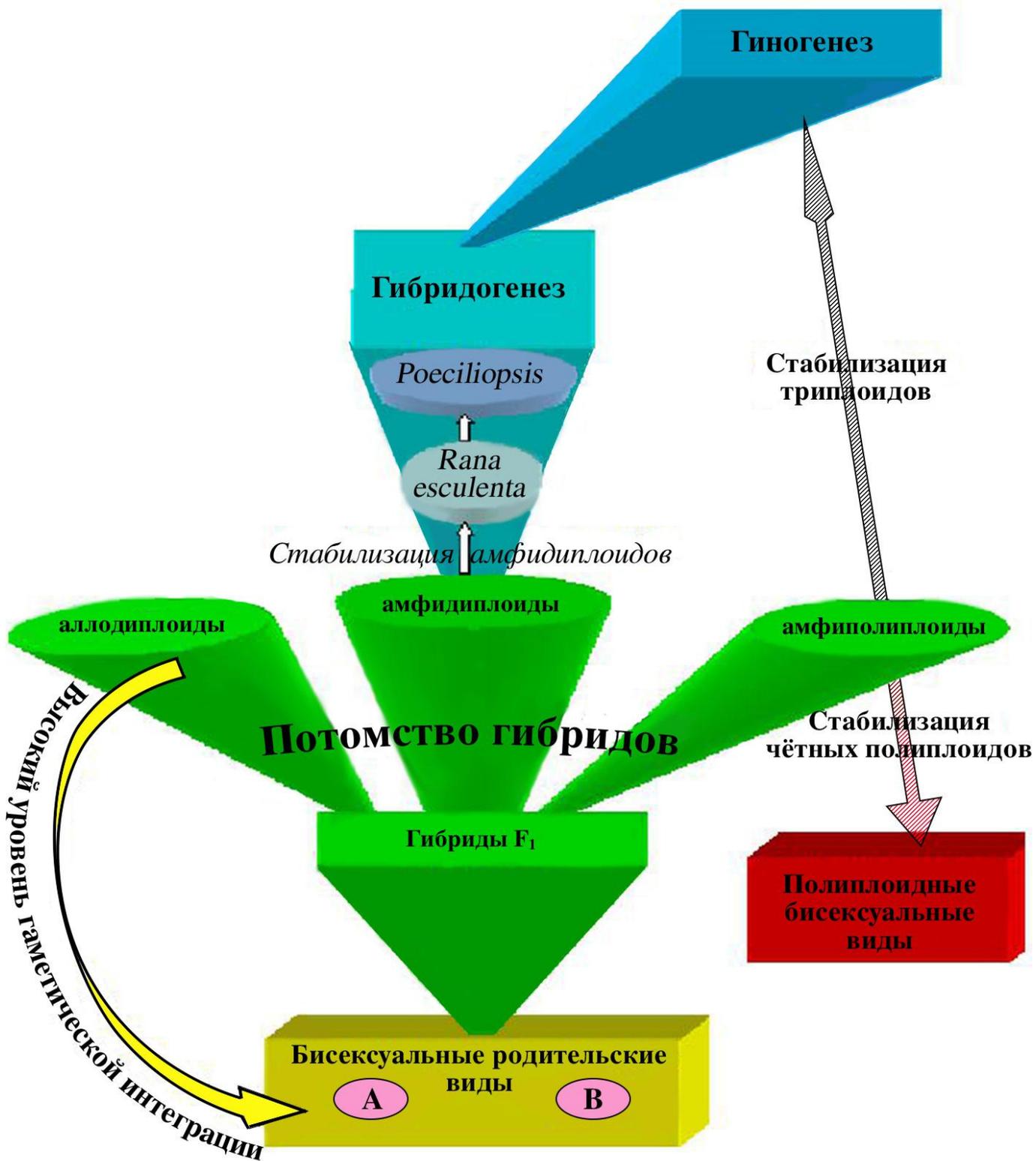


Рис. 12. Схема эволюционных последствий проапомиксиса

Fig. 12. The scheme of evolutionary consequences of proapomixis. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

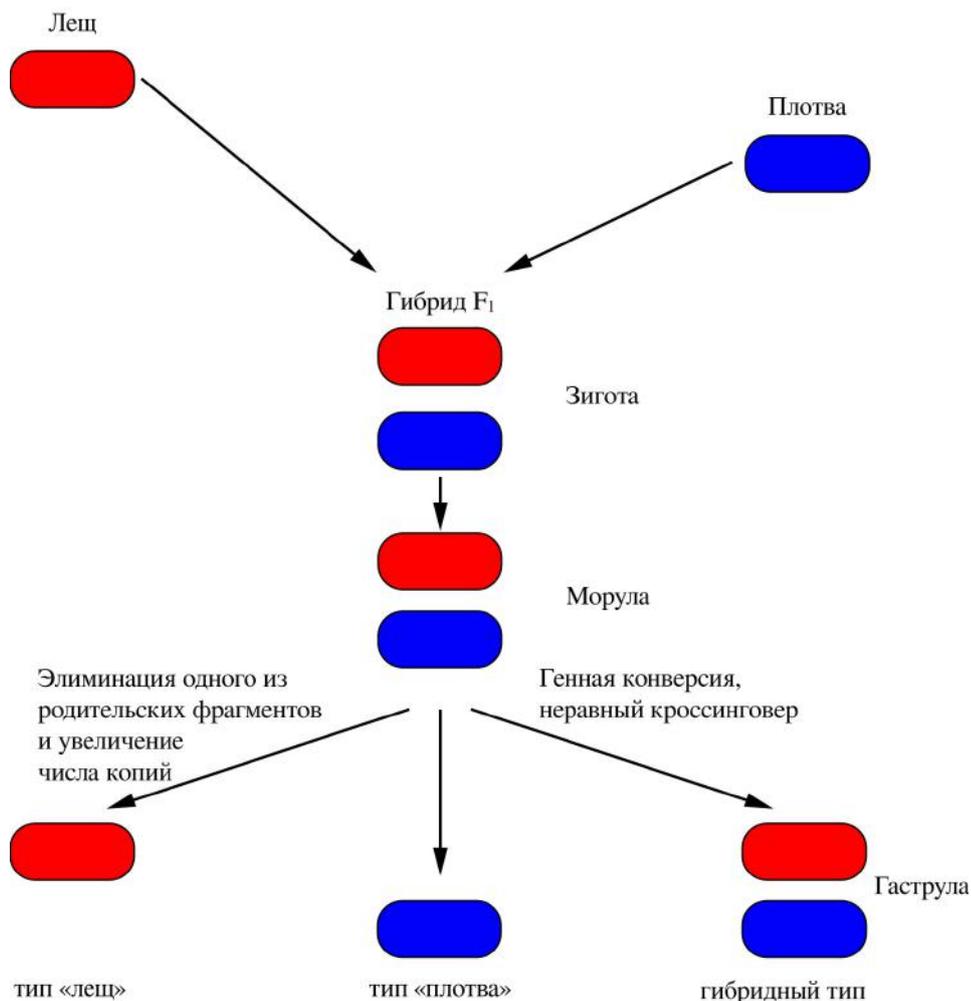


Рис. 13. Принципиальная схема элиминации ITS1 фрагмента у межвидовых гибридов леща и плотвы первого поколения

Fig. 13. Principal scheme of elimination of ITS1 fragment in interspecific hybrids of bream and roach of the first generation. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

конверсии [32]. В эволюционном плане конверсия имеет прямое отношение к поддержанию стабильности генетического материала, которое осуществляется путём предотвращения кроссинговера между дивергировавшими ДНК.

Таким образом:

- вспышки массовой гибридизации наблюдаются, как правило, при резком изменении экологических условий местообитаний;
- гибриды первого поколения, обладающие повышенной приспособленностью в нарушенных местообитаниях, способствуют тем самым сохранению конкретных геномов обоих родительских видов;
- тиражирование родительских геномов при размножении гибрида создаёт возможность группового отбора не по отдельным группам сцепления или генным ассоциациям, а по всему гаплоидному геному;
- в потомстве гибридов восстанавливаются чистые виды с наиболее адаптированными к изменившимся условиям геномами;
- резко повышается приспособленность видов, пребывающих в экстремальных условиях;
- интрогрессия мтДНК обеспечивает адаптивные преимущества клонов и полуклонов прежде всего в экстремальных условиях.

Основные итоги. Закономерный результат понимания любой биологической дисциплины эволюционной направленности — определение её места в объяснении хода эволюции. Продемонстрированные нами примеры позволяют внести весьма существенные и важные уточнения в теорию эволюции, в частности в модель неравномерной эволюции. Основные закономерности неравномерной эволюции постулированы Симпсоном [31], Карсоном [61] и Стэнли [84] и уточнены А. П. Расницыным [29]. Проанализировав эти исследования, мы пришли к выводу, что особенности адаптивных стратегий видов после прохождения геоклиматического кризиса заключаются в формировании специализированных механизмов, обеспечивающих приспособленность как к экстремальным, так и к нормальным условиям существования. В результате достигаются высокая экологическая пластичность, быстрое видообразование, способность к формированию внутривидовых дискретных морфо-экологических форм, способность быстрого перехода от инадаптивной эволюции к эвадaptивной, возможность успешного преодоления и выживания в условиях глобальных геоклиматических катастроф. В свою очередь, этот вывод позволил разработать оригинальную комплексную схему цикличности эволюции, основанную на взаимодополнении генетических и эпигенетических механизмов (рис. 14).

Поскольку любой адаптивный успех в расширении ареала является эволюционным событием, мы также предприняли попытку оценить успехи расселяющихся видов с эволюционной точки зрения. В этом смысле наиболее актуальными оказались подходы, развиваемые в рамках ЭТЭ [29, 30, 48, 49, 89]. Согласно этой концепции, непосредственным предметом эволюции являются не гены, а целостные системы развития, флуктуации которых стабилизируются в качестве необратимых изменений. На уровне особей материалом отбора служат носители разнонаправленных формообразовательных реакций (морфозов), реализуемых системой при отклонении условий от нормальных. Отбор на осуществление предпочтительной абerrации, реализуемой неидентичными носителями, превращает её в наследуемое изменение, постепенно замещающее прежнюю норму. Устойчивость (наследуемость) нормы зиждется здесь на регулятивных взаимодействиях внутри системы, создаваемой отбором и канализирующей определённую траекторию развития. Проще говоря, наиболее успешных вселенцев должно роднить такое качество, как способность к морфо-экологическому формообразованию. Более того, эта способность будет реализовываться независимо от наличия и степени генетического разнообразия, преадаптированности или климатической зональности происхождения. Потеря генетической изменчивости компенсируется возникновением и реализацией дискретных онтогенетических программ. Это определяет, в свою очередь, не только адаптивный, но и эволюционный успех.

Один из ключевых механизмов, обеспечивающих переход от инадаптации к эвадaptации, — явление естественной отдалённой гибридизации, хотя, как мы уже упоминали, продолжительное время большинство исследований данного явления были направлены на обнаружение эффектов интрогрессии генов и эколого-генетических последствий инкорпораций, а также на поиск универсальных маркеров для идентификации гибридов. Вместе с тем более существенной проблемой в понимании эволюционной и экологической значимости межвидовой гибридизации является проблема эффективной коадаптации геномов скрещивающихся видов. Сочетание у отдалённых гибридов разнородных геномов может сообщать эволюции последнего дополнительную и многополярную направленность, что позволяет рассматривать гибриды в качестве живой модели для изучения проблемы согласования работы разных геномов в онтогенезе, особенно в таком его критическом периоде, как раннее развитие. Предполагается, что успешность гибридизации обеспечивается путём формирования генетической программы системного отклика в ответ на структурные преобразования генома [22, 46]. Наиболее эффективно коадаптация негомологичных геномов может обеспечиваться премейотической сегрегацией родительских геномов; более того, упорядочение и пространственное разобщение гаплоидных геномов после сингамии позволяет преодолеть даже значительные различия в последовательностях ДНК [3, 53]. Функциональное взаимодействие родительских субгеномов, особенно рибосомного кластера ДНК, играющего ключевую роль в процессах сплайсинга и транскрипции, у гибридов остаётся недостаточно изученным. Доказано, что следствием этого взаимодействия являются многочисленные



Рис. 14. Комплексная модель цикличности эволюции, её механизмов и последствий в развитии базовых моделей неравномерности эволюции по [29, 31, 61, 84]

Fig. 14. A complex model of the cyclicity of evolution, its mechanisms and consequences, to the development of basic models of the uneven evolution according [29, 31, 61, 84]. English version of the figure is available as a supplementary file at <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.01>

эпигенетические явления, такие как изменения в модификации гистонов и ДНК, дифференциальная экспрессия многих генов, активация транспозонов, амплификация или делеция определённых участков генома [54, 75, 83].

Основным итогом наших изысканий в этой области стало не только обнаружение принципиально новой системы размножения позвоночных животных, но и определение эволюционно-экологических последствий естественной отдалённой гибридизации. Вспышки массовой гибридизации наблюдаются, как правило, при резком изменении экологических условий местообитаний. Гибриды первого поколения, обладающие повышенной приспособленностью в нарушенных местообитаниях, способствуют тем самым сохранению конкретных геномов обоих родительских видов. Тиражирование родительских геномов при размножении гибрида создаёт возможность группового отбора не по отдельным группам сцепления или генным ассоциациям, а по всему гаплоидному геному. В потомстве гибридов восстанавливаются чистые виды с наиболее адаптированными к изменившимся условиям геномами. Резко повышается приспособленность видов, пребывающих в экстремальных условиях. Интрогрессия мтДНК обеспечивает адаптивные преимущества клонов и полуклонов при экстремальных условиях.

Благодарности. Выражаем глубокую благодарность всем сотрудникам лаборатории эволюционной экологии ИБВВ РАН за помощь в накоплении материала и за его лабораторную обработку. Особая благодарность сотрудникам, в беседах и дискуссиях с которыми вызревал план статьи, — д. б. н. Яковлеву В. Н. (ИБВВ РАН), акад., д. б. н. Дгебуадзе Ю. Ю. (ИПЭЭ РАН), чл.-кор. НАН Украины, д. б. н. Шульману Г. Е. (ИМБИ РАН), д. б. н. Солдатову А. А. (ИМБИ РАН), д. б. н. Савельеву А. П. (ВНИИОЗ), д. б. н. Политову Д. В. (ИюГен РАН), д. б. н. Ядренкиной Е. Н. (ИСЭЖ СО РАН), к. б. н. Болтачеву А. Р. (ИМБИ РАН).

Данная работа поддержана бюджетным финансированием по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алтухов Ю. П. *Генетические процессы в популяциях*. Москва : ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с. [Altukhov Yu. P. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh*. Moscow: ИКС 'Akademkniga', 2003, 431 p. (in Russ.)].
2. Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю. Ю., Демин А. Н., Дулмаа А., Ермохин В. Я., Лапин В. И., Нансалмаа Б., Пугачев О. Н., Пэрэнлэйжамц Ж., Рябов И. Н., Тугарина П. Я. Рыбы Монгольской Народной Республики // *Экология и хозяйственное значение рыб Монгольской Народной Республики*. Москва : Наука, 1985. С. 9–172. [Baasanzhav G., Dgebuadze Yu. Yu., Demin A. N., Dulmaa A., Ermokhin V. Ya., Lapin V. I., Nansalmaa B., Pugachev O. N., Perenleizhamts Zh., Ryabov I. N., Tugarina P. Ya. Ryby Mongol'skoi Narodnoi Respubliki. In: *Ekologiya i khozyaistvennoe znachenie ryb Mongol'skoi Narodnoi Respubliki*. Moscow: Nauka, 1985, pp. 9–172. (in Russ.)].
3. Беннетт М. Д. Нуклеотипическая основа пространственной упорядоченности хромосом эукариот и ее значение для эволюции генома и фенотипической изменчивости // *Эволюция генома*. Москва : Мир, 1986. С. 234–256. [Bennett M. D. Nukleotipicheskaya osnova prostranstvennoi uporyadochennosti khromosom eukariot i ee znachenie dlya evolyutsii genoma i fenotipicheskoi izmenchivosti. In: *Evolyutsiya genoma*. Moscow: Mir, 1986, pp. 234–256. (in Russ.)].
4. Берг Л. С. *Очерки по физической географии*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1949. 340 с. [Berg L. S. *Ocherki po fizicheskoi geografii*. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1949, 340 p. (in Russ.)].
5. Вернадский В. И. *Труды по всеобщей истории науки* / сост.: М. С. Бастракова, И. И. Мочалов, В. С. Неаполитанская, Н. В. Филиппова, А. Д. Шаховская ; общ. ред. и вступ. ст. С. Р. Микулинского ; 2-е изд. Москва : Наука, 1988. 334 с. [Vernadsky V. I. *Trudy po vseobshchei istorii nauki* / contr.: M. S. Bastrakova, I. I. Mochalov, V. S. Neapolitanskaya, N. V. Filippova, A. D. Shakhovskaya; obshch. red. i vstup. st. S. R. Mikulinskogo; 2-e izd. Moscow: Nauka, 1988, 334 p. (in Russ.)].
6. Воробьева Э. И. Evo-devo и концепция эволюции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2010. № 2. С. 141–148. [Vorob'eva E. I. Evo-devo i kontseptsiya evolyutsii ontogeneza I. I. Shmal'gauzena. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2010, no. 2, pp. 141–148. (in Russ.)].
7. Гиляров А. М. *Популяционная экология*. Москва : Изд-во МГУ, 1990. 192 с. [Gilyarov A. M. *Populyatsionnaya ekologiya*. Moscow: Izd-vo MGU, 1990, 192 p. (in Russ.)].
8. Гинатулин А. А. *Структура, организация и эволюция генома позвоночных*. Москва : Наука, 1984. 294 с. [Ginatulin A. A. *Struktura, organizatsiya i evolyutsiya genoma pozvonochnykh*. Moscow: Nauka, 1984, 294 p. (in Russ.)].
9. Глотов Н. В. Популяция как естественно-историческая структура // *Генетика и эволюция популяций растений. Вып. 1: Вопросы общей теории и количественной фенетики*. Махачкала : Даг. фил. АН СССР, 1975. С. 17–25. [Glotov N. V. Populyatsiya kak estestvenno-istoricheskaya struktura. In: *Genetika i evolyutsiya populyatsii rastenii. Iss. 1: Voprosy obshchei teorii i kolichestvennoi fenetiki*. Makhachkala: Dag. fil. AN SSSR, 1975, pp. 17–25. (in Russ.)].
10. Грант В. *Эволюция организмов*. Москва : Мир, 1980. 407 с. [Grant V. *Evolyutsiya organizmov*. Moscow: Mir, 1980, 407 p. (in Russ.)].
11. Грант В. *Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории*. Москва : Мир, 1991. 488 с. [Grant V. *Evolyutsionnyi protsess. Kriticheskii obzor evolyutsionnoi teorii*. Moscow: Mir, 1991, 488 p. (in Russ.)].

12. Жерихин В. В. *Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике*. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2003. 548 с. [Zherikhin V. V. *Izbrannyye trudy po paleoekologii i filotsenogenetike*. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2003, 548 p. (in Russ.)].
13. Животовский Л. А. Популяционная структура вида: Эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // *Биология моря*. 2016. Т. 42, № 5. С. 323–333. [Zhivotovskiy L. A. Population structure of species: Eco-geographic units and genetic differentiation between populations. *Biologiya morya*, 2016, vol. 42, no. 5, pp. 323–333. (in Russ.)].
14. Захаров В. А. Биосферные кризисы в истории Земли // *Наука в России*. 1993. № 2. С. 68–75. [Zakharov V. A. Biosfernye krizisy v istorii Zemli. *Nauka v Rossii*, 1993, no. 2, pp. 68–75. (in Russ.)].
15. Кальвин М. *Химическая эволюция*. Москва : Мир, 1971. 140 с. [Kal'vin M. *Khimicheskaya evolyutsiya*. Moscow: Mir, 1971, 140 p. (in Russ.)].
16. Кирпичников В. С. *Генетика и селекция рыб*. Ленинград : Наука, 1987. 520 с. [Kirpichnikov V. S. *Genetika i selektsiya ryb*. Leningrad: Nauka, 1987, 520 p. (in Russ.)].
17. Козлов В. И. *Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона)*. Москва : ВНИРО, 1993. 251 с. [Kozlov V. I. *Ekologicheskoe prognozirovanie ikhtiofauny presnykh vod (na primere Ponto-Kaspiiskogo regiona)*. Moscow: VNIRO, 1993, 251 p. (in Russ.)].
18. Коноухов В. В. *Генетика развития позвоночных*. Москва : Наука, 1980. 294 с. [Konuykhov V. V. *Genetika razvitiya pozvonochnykh*. Moscow: Nauka, 1980, 294 p. (in Russ.)].
19. Корочкин Л. И. *Введение в генетику развития*. Москва : Наука, 1999. 253 с. [Korochkin L. I. *Vvedeniye v genetiku razvitiya*. Moscow: Nauka, 1999, 253 p. (in Russ.)].
20. Костомарова А. А., Ротт Н. Н. Авторадиографическое исследование синтеза ядерных РНК у диплоидных и гаплоидных зародышей вьюна // *Клеточное ядро и его ультраструктуры*. Москва : Наука, 1970. С. 258–262. [Kostomarova A. A., Rott N. N. Avtoradiograficheskoe issledovanie sinteza yadernykh RNK u diploidnykh i gaploidnykh zarodyshei v'yuna. In: *Kletochnoe yadro i ego ul'trastruktury*. Moscow: Nauka, 1970, pp. 258–262. (in Russ.)].
21. Красилов В. А. Модель биосферных кризисов // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. Москва : Изд-во Палеонтол. ин-та, 2001. Вып. 4. С. 9–16. [Krasilov V. A. Model' biosfernykh krizisov. In: *Ekosistemnye perestroiki i evolyutsiya biosfery*. Moscow: Izd-vo Paleontol. in-ta, 2001, iss. 4, pp. 9–16. (in Russ.)].
22. Левонтин Р. *Генетические основы эволюции*. Москва : Мир, 1978. 352 с. [Levontin R. *Geneticheskie osnovy evolyutsii*. Moscow: Mir, 1978, 352 p. (in Russ.)].
23. Линдберг Г. У. *Крупные колебания уровня океана в четвертичном периоде*. Ленинград : Наука, 1972. 548 с. [Lindberg G. U. *Kрупnye kolebaniya urovnya okeana v chetvertichnom periode*. Leningrad: Nauka, 1972, 548 p. (in Russ.)].
24. Майр Э. *Зоологический вид и эволюция*. Москва : Мир, 1968. 598 с. [Mayr E. *Zoologicheskii vid i evolyutsiya*. Moscow: Mir, 1968, 598 p. (in Russ.)].
25. Нейфах А. А., Тимофеева М. В. *Молекулярная биология процессов развития*. Москва : Наука, 1977. 310 с. [Neifakh A. A., Timofeeva M. V. *Molekulyarnaya biologiya protsessov razvitiya*. Moscow: Nauka, 1977, 310 p. (in Russ.)].
26. Одум Ю. *Основы экологии*. 3-е изд. Москва : Мир, 1975. 742 с. [Odum Yu. *Osnovy ekologii*. 3-e izd. Moscow: Mir, 1975, 742 p. (in Russ.)].
27. Пианка Э. *Эволюционная экология*. Москва : Мир, 1981. 399 с. [Pianka E. *Evolucionnaya ekologiya*. Moscow: Mir, 1981, 399 p. (in Russ.)].
28. Поздняков А. А. Критика эпигенетической теории эволюции // *Журнал общей биологии*. 2009. Т. 70, № 5. С. 383–395. [Pozdnyakov A. A. A critique of the epigenetic theory of evolution. *Zhurnal obshchei biologii*, 2009, vol. 70, no. 5, pp. 383–395. (in Russ.)].
29. Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компро-

- мисса) // *Эволюция и биоэкологические кризисы*. Москва : Наука, 1987. С. 46–64. [Rasnitsyn A. P. Tempy evolyutsii i evolyutsionnaya teoriya (gipoteza adaptivnogo kompromissa). In: *Evolutsiya i biotsenoticheskie krizisy*. Moscow: Nauka, 1987, pp. 46–64. (in Russ.)].
30. Расницын А. П. *Избранные труды по эволюционной биологии*. Москва : Т-во науч. изд. КМК, 2005. 347 с. [Rasnitsyn A. P. *Izbrannye trudy po evolyutsionnoi biologii*. Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2005, 347 p. (in Russ.)].
31. Симпсон Дж. Г. *Темпы и формы эволюции*. Москва : Госиздат, 1948. 358 с. [Simpson Dzh. G. *Tempy i formy evolyutsii*. Moscow: Gosizdat, 1948, 358 p. (in Russ.)].
32. Сингер М., Берг П. *Гены и геномы*. Москва : Мир, 1998. Т. 1. 373 с. [Singer M., Berg P. *Geny i genomy*. Moscow: Mir, 1998, vol. 1, 373 p. (in Russ.)].
33. Слынько Ю. В. Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге // *Экологические проблемы Верхней Волги* / ред. А. И. Копылов. Ярославль : Изд-во ЯрГТУ, 2001. С. 77–79. [Slynko Yu. V. Problema, priroda i posledstviya biologicheskikh invazii v Volge. In: *Ekologicheskie problemy Verkhney Volgi* / A. I. Kopylov (Ed.). Yaroslavl': Izd-vo YarGTU, 2001, pp. 77–79. (in Russ.)].
34. Слынько Ю. В., Дгебуадзе Ю. Ю. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии // *Вопросы ихтиологии*. 2009. Т. 49, № 5. С. 632–645. [Slynko Yu. V., Dgebuadze Yu. Yu. Population-genetic analysis of Altai osmans (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) from waterbodies of Mongolia. *Voprosy ikhtiologii*, 2009, vol. 49, no. 5, pp. 632–645. (in Russ.)].
35. Слынько Ю. В., Мендсайхан Б., Касьянов А. Н. К вопросу о внутривидовых формах Монгольского Хариуса (*Thymallus brevirostris* Kessl.) озера Хотон Нур (Западная Монголия) // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 1. С. 32–41. [Slynko Yu. V., Mendsaikhan B., Kasyanov A. N. On problem of intraspecific forms of Mongolian grayling (*Thymallus brevirostris* Kessl.) of Khoton Nuur Lake (western Mongolia). *Journal of Ichthyology*, 2010, vol. 50, no. 1, pp. 32–41. (in Russ.)].
36. Слынько Е. Е., Слынько Ю. В. Жизнеспособность гибридов первого поколения плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.) на ранних стадиях развития // *Биология внутренних вод*. 2010. № 2. С. 57–61. [Slynko Ye. Ye., Slynko Yu. V. The viability of the first generation roach (*Rutilus rutilus* L.), bream (*Abramis brama* L.), and blue bream (*Abramis ballerus* L.) hybrids at early stages of development. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2010, no. 2, pp. 57–61. (in Russ.)].
37. Слынько Ю. В., Столбунова В. В. Элиминация родительского ITS1 фрагмента рДНК в первом поколении межвидовых гибридов леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.). *Доклады академии наук*. 2010. Т. 430, № 1. С. 139–141. [Slynko Yu. V., Stolbunova V. V. Elimination of the parental ITS1 region of rDNA in the first generation of interspecific hybrids between the bream (*Abramis brama* L.) and roach (*Rutilus rutilus* L.). *Doklady akademii nauk*, 2010, vol. 433, no. 2, pp. 283–285. (in Russ.)].
38. Слынько Ю. В., Боровикова Е. А. Филогеография алтайских османов (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // *Генетика*. 2012. Т. 48, № 6. С. 726–736. [Slynko Yu. V., Borovikova E. A. Phylogeography of Altai osmans fishes (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) inferred from nucleotide variation of the mitochondrial DNA cytochrome *b* gene. *Genetika*, 2012, vol. 48, no. 6, pp. 726–736. (in Russ.)].
39. Слынько Ю. В., Терещенко В. Г. *Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций)*. Москва : Полиграф-Плюс, 2014. 329 с. [Slynko Yu. V., Tereshchenko V. G. *Freshwater fishes of the Ponto-Caspian basin (diversity, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms)*. Moscow: Poligraf-Plyus, 2014, 329 p. (in Russ.)].
40. Слынько Ю. В., Столбунова В. В., Мэндсайхан Б. Изменчивость локуса гена *cyt b* мтДНК у хариуса (*Thymalus* sp.: Thymalidae, Pisces), интродуцированного в р. Байдраг гол бассейна Долины озер (Монголия) // *Генетика*.

2015. Т. 51, № 6. С. 704–710. [Slynko Yu. V., Stolbunova V. V., Mendsaikhan B. Genetic variation of the mtDNA *cyt b* locus in graylings (*Thymalus* sp.: Thymalidae, Pisces) introduced into the Baydrag Gol River of the Valley of Lakes basin (Mongolia). *Genetika*, 2015, vol. 51, no. 6, pp. 704–710. (in Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0016675815060144>.
41. Смит Дж. М. *Эволюция полового размножения*. Москва : Мир, 1981. 271 с. [Smit J. M. *The Evolution of Sex*. Moscow: Mir, 1981, 271 p. (in Russ.).]
42. Солбриг О., Солбриг Д. *Популяционная биология и эволюция*. Москва : Мир, 1982. 488 с. [Solbrig O., Solbrig D. *Introduction to Population Biology & Evolution*. Moscow: Mir, 1982, 488 p. (in Russ.).]
43. Сычевская Е. К. *Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии*. Москва : Наука, 1989. 144 с. [Sychevskaya E. K. *Presnovodnaya ikhtiofauna neogena Mongolii*. Moscow: Nauka, 1989, 144 p. (in Russ.).]
44. Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 1966. Т. 71, № 1. С. 123–132. [Timofeev-Resovsky N. V., Tjurjukanov A. N. On elementary biohorological subdivisions of the biosphere. *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 1966, vol. 71, no. 1, pp. 123–132. (in Russ.).]
45. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. *Краткий очерк теории эволюции*. Москва : Наука, 1977. 303 с. [Timofeev-Resovsky N. V., Vorontsov N. N., Yablokov A. V. *Kratkii ocherk teorii evolyutsii*. Moscow: Nauka, 1977, 303 p. (in Russ.).]
46. Чадов Б. Ф. Поведение хромосом в митозе и мейозе и хромоцентральная организация ядра у *Drosophila melanogaster* // *Молекулярные основы генетических процессов*. Москва : Наука, 1981. С. 463–474. [Chadov B. F. Povedenie khromosom v mitoze i meioze i khromotsentral'naya organizatsiya yadra u *Drosophila melanogaster*. In: *Molekulyarnye osnovy geneticheskikh protsessov*. Moscow: Nauka, 1981, pp. 463–474. (in Russ.).]
47. Шварц С. С. *Экологические закономерности эволюции*. Москва : Наука, 1980. 280 с. [Shvarts S. S. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii*. Moscow: Nauka, 1980, 280 p. (in Russ.).]
48. Шмальгаузен И. И. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии: избранные труды*. Москва : Наука, 1982. 383 с. [Shmal'gauzen I. I. *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razvitiu: izbrannye trudy*. Moscow: Nauka, 1982, 383 p. (in Russ.).]
49. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // *Онтогенез*. 2006. Т. 37, № 3. С. 179–198. [Shishkin M. A. Development and lessons of evolutionism. *Ontogenez*, 2006, vol. 37, no. 3, pp. 179–198. (in Russ.).]
50. Элтон Ч. *Экология нашествий животных и растений*. Москва : Изд-во ин. лит-ры, 1960. 230 с. [Elton Ch. *The ecology of invasions by animals and plants*. Moscow: Izd-vo in. lit-ry, 1960, 230 p. (in Russ.).]
51. *Эпигенетика* / под ред. С. М. Закияна, В. В. Власова, Е. В. Дементьевой. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 592 с. [Epigenetika / S. M. Zakiyan, V. V. Vlasov, E. V. Dement'eva (Eds). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2012, 592 p. (in Russ.).]
52. Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // *Вопросы ихтиологии*. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209–220. [Yakovlev V. N. Rasprostranenie presnovodnykh ryb neogena Golarktiki i zoogeograficheskoe raionirovanie. *Voprosy ikhtiologii*, 1961, vol. 1, iss. 2, pp. 209–220. (in Russ.).]
53. Яковлев В. Н., Слынько Ю. В., Гречанов И. Г., Крысанов Е. Ю. Проблема отдаленной гибридизации у рыб // *Вопросы ихтиологии*. 2000. Т. 40, № 3. С. 312–326. [Yakovlev V. N., Slyn'ko Yu. V., Grechanov I. G., Krysanov E. Yu. Distant hybridization in fish. *Voprosy ikhtiologii*, 2000, vol. 40, no. 3, pp. 312–326. (in Russ.).]
54. Adams K. L., Wendel J. F. Exploring the genomic mysteries of polyploidy in cotton. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, vol. 82, iss. 4, pp. 573–581. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00342.x>.

55. Avise J.C. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000, 447 p.
56. Avise J.C. *Evolutionary Pathways in Nature: A Phylogenetic Approach*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 2006, 286 p.
57. Avise J.C. *Conceptual Breakthroughs in Evolutionary Genetics: A Brief History of Shifting Paradigms*. New York: Elsevier, 2014, 164 p.
58. Avise J.C., Ayala F.J. (Eds). *In the Light of Evolution. X. Comparative Phylogeography*. Washington, D.C.: National Academies Press, 2017, 415 p.
59. Ayala F.J. Genetic differentiation during the speciation process. In: *Evolutionary Biology*. New York ; London: Plenum Press, 1975, vol. 8, pp. 1–78.
60. Brohan P., Kennedy J. J., Harris I., Tett S. F. B., Jones R. D. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new dataset from 1850. *Journal of Geophysical Research*, 2006, vol. 111, iss. D12106, pp. 1–21. <https://doi.org/10.1029/2005JD006548>.
61. Carson H. L. Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology*, 1959, vol. 24, pp. 87–105.
62. Cavicchioli R. Extremophiles and the search for extraterrestrial life. *Astrobiology*, 2002, vol. 2, no. 3, pp. 281–292. <https://doi.org/10.1089/153110702762027862>.
63. Cimino M. C. Egg-production, polyploidization and evolution in a diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. *Evolution*, 1972, vol. 26, iss. 2, pp. 294–306. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1972.tb00195.x>.
64. Coquelle N., Fioravanti E., Weik M., Vellieux F., Madern D. Activity, stability and structural studies of lactate dehydrogenases adapted to extreme thermal environments. *Journal of Molecular Biology*, 2007, vol. 374, iss 2, pp. 547–562. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2007.09.049>.
65. Dawley R.M. An introduction to unisexual vertebrates. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Albany ; New York: New York State Museum, 1989, pp. 1–18. (Bulletin / New York State Museum ; no. 466).
66. Fahy E., Martin S., Mulrooney M. Interaction of roach and bream in a Irish reservoir. *Archiv für Hydrobiologie*, 1988, vol. 114, pp. 291–309.
67. Fisher R. A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930, 308 p.
68. Ford E. B. *Ecological genetics*. 4th ed. London: Chapman and Hall, 1975, 442 p.
69. Forterre P., Confalonieri F., Charbonnier F., Duguet M. Speculations on the origin of life and thermophily – review of available information on reverse gyrase suggests that hyperthermophilic prokaryotes are not so primitive. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*, 1995, vol. 25, iss. 1–3, pp. 235–249. <https://doi.org/10.1007/BF01581587>.
70. Hayden B., Coscia I., Mariani S. Low cytochrome *b* variation in bream *Abramis brama*. *Journal of Fish Biology*, 2011, vol. 78, iss. 5, pp. 1579–1587. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02941.x>.
71. Hennig W. *Phylogenetic systematics* / D.D. Davis, R. Zangerl (translators). Urbana: Univ. Illinois Press, 1966, 263 p.
72. Inderjit, Cadotte M.W., Colautti R.I. The ecology of biological invasions: past, present and future. In: *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects* / Inderjit (Ed.). Basel: Birkhauser Verlag, 2005, pp. 19–44.
73. Imoto J., Saitoh K., Adachi J., Sasaki T., Kartavtsev Yu.P., Chiba S.N., Gotoh R.O., Miya M., Nishida M., Hanzawa N. Phylogenetic position of the Altaic fish genus *Oreoleuciscus* in Leuciscinae based on mitogenome sequences. In: *Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (MAPEEG-2009)*: Intern. Sympos., Vladivostok, Sept. 6–11, 2009: Progr. & Abstr. Vladivostok, 2009. Available at: http://www.imb.dvo.ru/misc/barcoding/files/MAPEEG-2009/Imoto_et_al._MAPEEG-2009.pps.
74. Kennedy M., Fitzmaurice P. Occurrence of cyprinid hybrids in Ireland. *Irish Naturalists' Journal*, 1973, vol. 17, no. 10, pp. 349–351.
75. Lee H.S., Chen Z.J. Protein-coding genes are epigenetically regulated in *Arabidopsis* polyploids. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 2001, vol. 98, no. 12, pp. 6753–6758. <https://doi.org/10.1073/pnas.121064698>.

76. Mulrooney M., Fahy E. Hybridization among three cyprinid species in a Co Dublin reservoir. *Irish Naturalists' Journal*, 1985, vol. 21, no. 11, pp. 470–472.
77. Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, vol. 22, no. 9, pp. 465–471. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.009>.
78. Schultz R.J. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. *American Naturalist*, 1969, vol. 103, no. 934, pp. 605–619.
79. Schultz R.J. Evolution and ecology of unisexual fishes. In: *Evolutionary Biology*. New York ; London: Plenum Press, 1977, vol. 10, pp. 277–331.
80. Shea K., Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, vol. 17, iss. 4, pp. 170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3).
81. Slynko Yu. V., Dgebuadze Yu. Yu., Novitskiy R. A., Kchristov O. A. Invasions of Alien Fishes in the Basins of the Largest Rivers of the Ponto-Caspian Basin: Composition, Vectors, Invasion Routes, and Rates. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2011, vol. 2, no. 1, pp. 49–59. <https://doi.org/10.1134/S2075111711010085>.
82. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L. (Eds). *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 2007. Cambridge ; New York: Cambridge University Press, 2007, 996 p.
83. Song Y., Kim S., Kim J. ROK1, a high-copy-number plasmid suppressor of kem1, encodes a putative ATP-dependent RNA helicase in *Saccharomyces cerevisiae*. *Gene*, 1995, vol. 166, iss. 1, pp. 151–154. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(96\)80010-2](https://doi.org/10.1016/0378-1119(96)80010-2).
84. Stanley S.M. A theory of evolution above the species level. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 1975, vol. 72, no. 1, pp. 646–650. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.2.646>.
85. Verspoor E., Hammar J. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence. *Journal of Fish Biology*, 1991, vol. 39, iss. sA, pp. 309–334. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05094.x>.
86. Vrijenhoek R. C. Unisexual fish: Model systems for studying ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, vol. 25, pp. 71–96.
87. Vrijenhoek R. C. The evolution of clonal diversity in *Poeciliopsis*. In: *Evolutionary genetics of fishes*. New York ; London: Plenum Press, 1984, pp. 399–430.
88. Vrijenhoek R. C., Dawley R.M., Cole C.J., Bogart J.P. A list of the known unisexual vertebrates. In: *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. Albany ; New York: New York State Museum, 1989, pp. 19–23. (Bulletin / New York State Museum ; no. 466).
89. Waddington C. H. *Principles of development and differentiation*. New York: Macmillan Company, 1966, 115 p.
90. Waples R. S., Gaggiotti O. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 2006, vol. 15, iss. 6, pp. 1419–1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x>.
91. White M.J.D. *Animal cytology and evolution*. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1973, 961 p.

**EVOLUTIONARY ECOLOGY OF WATER ANIMALS:
CONCEPT, SUBJECT, EXPERIENCE FOR APPLICATION
IN THE ANALYSIS OF BREEDING SYSTEMS**

Yu. V. Slynko

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: yslynko@mail.ru

The basic concepts in the field of evolutionary ecology are presented. A brief historiography of the question is given, the prerequisites for the emergence of this section of biology are given. The definitions of the subject of the study of the discipline in question, as well as brief characteristics of the objects of study, basic concepts and methodological approaches are given. It is pointed out that evolutionary ecology is a section of evolutionary teaching focused on the study of the adaptation and evolution of communities of species, faunas and biogeocenoses. It is emphasized that the subjects of evolutionary ecology studying are species and their populations as well as communities, cenoses and ecosystems. The main idea of the work is reduced to an attempt to implement the epistemological synthesis of two basic methodological approaches: the ecosystem and population approaches. Two preferential methodological approaches in the field of evolutionary ecology are considered: firstly, it is genetic one, namely, population genetic (based on the dynamics of frequencies of polymorphic genes), molecular genetic (dynamics of pairs of nucleotides) and evolutionary genetic (phylogeography and molecular phylogeny); secondly, it is epigenetic one, in particular, the analysis of the developmental trajectories of morphological structures. The principal characteristics of the evolutionary ecology peculiarities of aquatic animals are postulated. An attempt has been made to justify the fact that the evolutionary ecology of aquatic organisms as a whole is of greater interest for studying the processes of adaptation and evolution than terrestrial. In the aquatic environment, all the factors of abiotics, the type of reproduction and the nature of isolation acquire a somewhat greater significance for evolution. The main items of the subject are provided with research materials, which served as the basis for developing their own ideas about evolutionary ecology. The work is significantly concentrated on the problems of evolutionary and ecological importance of interspecific hybridization, in particular on the effective co-adaptation of the genomes of the crossed species. The combination of heterogeneous genomes among remote hybrids can make the evolution of genomes go along to additional and multipolar orientation, which allows to consider hybrids as a living model for studying the problem of coordinating the work of different genomes in ontogenesis, especially during a critical period of early development. It is assumed that the success of hybridization is provided by the forming of a genetic program of a system response to structural transformations of the genome. The main result of our research in this field has not only been the discovery of a fundamentally new system of vertebrates reproduction, but also the evolutionary-ecological consequences of natural remote hybridization.

Keywords: evolution, ecology, epigenetics, genetics, biosphere, ecosystem, population, species, hydrobiont