

## **ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ПОПУЛЯЦИЙ КАК ВЕРОЯТНЫЙ МЕХАНИЗМ НАСТУПЛЕНИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА**

**А.Г. Васильев, И.А. Васильева**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

Обсуждается проблема быстрых эпигенетических перестроек популяций животных в техногенной среде и ее связь с возможным наступлением глобального биоценотического кризиса, предсказанного В.В. Жерихиным. Показано, что направленные эпигенетические перестройки популяций животных, маркируемые изменением частот неметрических пороговых признаков, в том числе в антропогенно трансформированных условиях обитания, могут осуществляться в историческом масштабе времени за несколько поколений. Реальность таких преобразований популяций в антропогенной среде требует с большим вниманием отнестись к возможности наступления биоценотического кризиса.

*Ключевые слова:* биоценотический кризис, популяция, эпигенетика, неметрические признаки, антропогенная трансформация ландшафта.

В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдалась бы трансформация ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Даже вдоль северных, труднодоступных рубежей РФ наблюдается существенное трансформирующее воздействие добывающей, энергетической и перерабатывающей промышленности на природные ландшафты Крайнего Севера (Евсеев, 2004). Имеются основания ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду, что может эволюционную теорию неожиданно превратить в прикладную науку (Васильев, Большаков, 1994). Эти представления согласуются с результатами исследований В.В. Жерихина, который обнаружил быстрые, катастрофические изменения в составе энтомофауны в мезозое на рубеже верхнемелового времени. Преобразование фауны осуществилось за относительно короткое геологическое время и проявилось на уровне смены целых семейств (Жерихин, 2003). Такие катастрофические смены фауны были обнаружены и в другие эпохи планетарной истории и названы В.В. Жерихиным «глобальными биоценотическими кризисами». В одной из своих последних работ он писал о том, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценотического кризиса на фоне усиливающегося антропогенного изменения ландшафтов (Жерихин, 2003). В свете этих представлений крайне актуальным и важным направлением исследований становится поиск вероятных механизмов, способствующих наступлению биоценотического кризиса, и, в частности, механизмов быстрых преобразований популяций фоновых видов, являющихся основными компонентами сообществ, подвергающихся антропогенной трансформации.

В последние годы эпигенетические представления о поливариантной природе канализованного индивидуального развития и его роли в эволюционном процессе, сформулированные в работах К.Х. Уоддингтона (1947) и И.И. Шмальгаузена (1946), постепенно заменяют традиционные взгляды, характерные для синтетической теории эволюции XX века, и начинают доминировать в научной среде (Alberch, 1980; Шишкин, 1984, 1988; Захаров, 1987; Северцов, 1990; Гилберт и др., 1997; Васильев и др., 2000; Гродницкий, 2001). Особую роль в развитии этих представлений сыграли молекулярно-генетические исследования в конце XX века и начале XXI столетия, связанные с открытием транспозиций мобильных элементов генома, выяснением роли метилирования ДНК в процессах эпигенетической наследственности, выявлением роли эпигенетических процессов в становлении доминантности-рецессивности, обнаружением механизмов сплайсинга и редактирования РНК. В самое последнее время появляются надежные доказательства того, что некодирующая «хламовая ДНК» (junk DNA), составляющая до 95% генома эукариот, на самом деле представляет собой активную регуляторную часть генома — эпигенетическую машину (Zuckerlandl, 2002), по-видимому, обеспечивающую процесс развития и функционирования клеток и многоклеточных организмов. Одновременно эти поразительные открытия доказали реальность молекулярно-генетических перестроек, которые могут быть объяснены лишь как эпигенетические эффекты приобретенного наследования (Яблонка, Лэмб, 2003), что уже лежит в русле представлений Ламарка, а не Дарвина (Животовский, 2003). Фактически в настоящее время мы вновь находимся на стадии неопределенности выбора и равновеликости разных эволюционных направлений и идей, которая наблюдалась в начале XX века. Номогенетические представления Л.С. Берга и С.В. Мейена сегодня хорошо сочетаются со взглядами Ч. Дарвина и Ж.-Б. Ламарка. Такое сочетание представлений условно можно обозначить как «номогенетический ламаркодарвинизм». «Эпигенез» Каспара Фридриха Вольфа прекрасно объединяется и сочетается с «эпигенетикой» Конрада Уоддингтона.

В то же время в мировой практике широко обсуждается связь онтогении и филогении именно на основе эпигенетических механизмов эволюции и их роли в морфологической диверсификации (Gould, 1977; Alberch, 1980; Гилберт и др., 1997). Популяционный уровень рассмотрения при этом, как правило, традиционно остается без внимания, хотя именно он является узловым при изучении не только репаративных адаптивных откликов популяций на природные и техногенные факторы, но и связанных с ними механизмов устойчивости экосистем. Поэтому необходимость и важность разработки эпигенетических и феногенетических представлений для понимания явлений развития, формирующихся на популяционном уровне, представляется нам очевидной и крайне перспективной (Berry, 1963; Захаров, 1987; Васильев, Большаков, 1994; Васильев и др., 2000).

Предлагаемая гипотеза заключается в представлении о ведущей роли эпигенетических процессов индивидуального развития в формировании быстрых репаративных адаптивных откликов популяций фоновых видов и сообществ на естественные и техногенные трансформации среды обитания. Можно полагать, что в основе популяционных и ценотических трансформаций лежат фундаментальные онтогенетические (эпигенетические) процессы, от которых во многом зависит, как осуществляется процесс становления, формирования, поддержания и изменения природных популяций животных (Васильев и др., 2000).

Цель настоящей работы поэтому состоит в обсуждении проблемы реальности быстрых эпигенетических перестроек в популяциях животных в условиях антропогенно трансформированных ландшафтов как возможного механизма наступления и осуществления глобального биоэкологического кризиса.

Преобразования популяций в первую очередь отражаются в фенотипе и фиксируются в изменении протекания морфогенеза, поскольку именно фенотипы непосредственно сталкиваются с измененной средой и, в свете концепции экологической ниши Хатчинсона, представляют собой способ извлечения ресурсов из окружающей среды и сами являются ресурсом для поддержания собственного существования. Изменения условий развития поэтому неизбежно проявляются в перестройке морфогенетического процесса. В этой связи представляется необходимым начать обсуждение проблемы быстрых фенотипических преобразований популяций с рассмотрения работ Г.Х. Шапошникова, посвященных экспериментальному формообразованию у тлей (Shaposhnikov, 1966).

Г.Х. Шапошников пересадил партеногенетическое потомство самки с одного растения-хозяина, где обитали представители морфологически определенной расы тлей, на листья другого растения-хозяина, на котором в норме обитали представители другой морфологически отличной расы, чье партеногенетическое потомство, в свою очередь, было пересажено на листья первого растения-хозяина. В первых поколениях в обеих экспериментальных сериях наблюдалась высокая смертность (выживали не более 5–10% особей), но к концу сезона смертность резко снизилась и уже не отличалась от таковой в контрольных группах тлей. Это указывало на то, что тли-переселенцы полностью адаптировались к новым условиям. Однако параллельно с этой явно адаптивной перестройкой в обеих экспериментальных сериях произошло резкое изменение фенотипа переселенцев: они приобрели морфологический облик аборигенных рас тлей, исходно обитавших на данном растении-хозяине. Другими словами, обе группы пришельцев почти направленно «поменялись» своими фенотипами. В дальнейшем эти изменения устойчиво сохранялись и после фазы скрещивания в чреде поколений, то есть наследовались. Многие авторы, интерпретируя этот феномен, приводили его, как пример экспериментального формообразования и даже видообразования (Мейен, 1988; Гродницкий, 2001; Жерихин, 2003).

В рамках синтетической теории эти факты долгое время не могли получить удовлетворительного объяснения, несмотря на открытие эндомейоза у тлей и гипермутагенеза у апомиктов. Однако Л.А. Васильевой с соавторами были получены экспериментальные данные по влиянию тяжелого теплового шока (ТТШ) на процессы направленной перестройки генома дрозофилы за счет транспозиции мобильных элементов (Васильева и др., 1985 а, б). Выявлена связь этого явления с определенной морфологической экспрессией мутации *radius incompletus*, причем показано, что структурные перестройки генома и соответствующие им фенотипические эффекты, вызванные ТТШ, устойчиво наследуются. Эти результаты хорошо согласуются с итогами известных опытов К. Уоддингтона по «генетической ассимиляции признаков» и указывают на эпигенетическую природу явлений «приобретенного наследования». Возможно, что и в опытах Г.Х. Шапошникова в основе быстрых направленных перестроек фенотипа у тлей лежат эпигенетические механизмы, включая транспозицию мобильных элементов и метилирование ДНК. В свете эпигенетических представлений нельзя подобные перестройки считать собственно видообразованием, хотя по своему масштабу морфогенетические различия между, например, породами собак, которые полу-

чены искусственным отбором за несколько десятилетий, могут явно превышать различия между «хорошими» видами в природных условиях. Для возникновения нового вида требуется его когерентное встраивание в биоценотическую среду, становление полноправным и необходимым членом сообщества (Шварц, 1973). Однако сам факт быстрых наследующихся перестроек морфогенеза весьма важен, и они могут быть востребованы сообществом в ситуации некогерентной эволюции (Красилов, 1986).

Достижения молекулярной генетики последних лет показывают чрезвычайную важность эпигенетических процессов в переключении развития и вновь делают актуальными представления К.Х. Уоддингтона (1947, 1970) о роли эпигенетических перестроек в эволюции. Хорошо известно, что параллельно с Уоддингтоном сходные идеи о ведущей роли регуляторных процессов морфогенеза в эволюционных процессах высказывал И.И. Шмальгаузен (1946). Синтез этих представлений в конце XX века был осуществлен М.А. Шишкиным, который сформулировал основы эпигенетической теории эволюции (Шишкин, 1988). Близкие представления, основанные на принципах нелинейной неравновесной термодинамики, предложил П. Олберч (Alberch, 1980).

Уоддингтон ввел представления об эпигенотипе — системной совокупности генов и их продуктов, находящихся в динамическом взаимодействии и обеспечивающих процесс развития. Согласно взглядам Уоддингтона, функционирование эпигенотипа забуферено таким образом, что развитие оказывается канализованным, то есть направленным и устойчивым к помехам различного рода как со стороны внутренней, так и со стороны внешней среды. Уоддингтон ввел также представление об эпигенетическом ландшафте особи как аналогии, позволяющей описать потенциальное развитие особи как иерархически разветвленную систему путей формирования фенотипа, которая устойчиво зарегулирована эпигенетическими порогами и напоминает русло реки. Однако эта устойчивость не абсолютна, и наряду с основной траекторией развития или креодом существует система разветвлений или абберрантных траекторий, которую можно назвать системой субкреодов. Субкреоды вместе с креодом формируют эпигенетическую систему, обеспечивающую поливариантность путей развития особи. В данной работе нет необходимости излагать основы эпигенетической теории эволюции, поскольку это успешно сделал сам автор теории (Шишкин, 1988). Рассмотрим лишь предложенную им общую схему эволюционных преобразований эпигенетической системы, поскольку это важно для дальнейшего изложения (рис. 1).

На схеме приведена модель развития в виде желоба — креода, помеченного сплошной линией. Движение шара вдоль этого пути развития символизирует устойчивость и направленность процесса развития, которое в норме приводит к нормальному фенотипу  $N_1$ . Случайные сбои развития могут привести к перескоку шара в развилку — субкреод, который приведет к абберрантному фенотипу. Для нас важна следующая модель, характеризующая механизм осуществления эволюционных перестроек системы развития. В исходном случае креод ведет к нормальному фенотипу  $N_1$ . При изменении условий может наблюдаться дестабилизация развития, и основной его путь — креод, характерный для нормальных исходных условий, может оказаться неэффективным, и регуляция его нарушится. Это приведет к тому, что возникнет веер возможных абберрантных путей развития, из которых будет выбран и в ходе естественного отбора углублен («накатан») новый креод, который приведет к иному фенотипическому решению. Затем новый креод зафиксируется в качестве новой нормы развития и будет устойчиво приво-

дуть к формированию фенотипа  $N_2$ , то есть наследоваться. Важно подчеркнуть, что, согласно теории М.А. Шишкина, «накатывание» нового креода одновременно приводит к общей деформации эпигенетической системы и порождает, с одной стороны, возможность появления новых или деформации старых субкреодов, а с другой — необратимость и поступательность эволюционных перестроек.

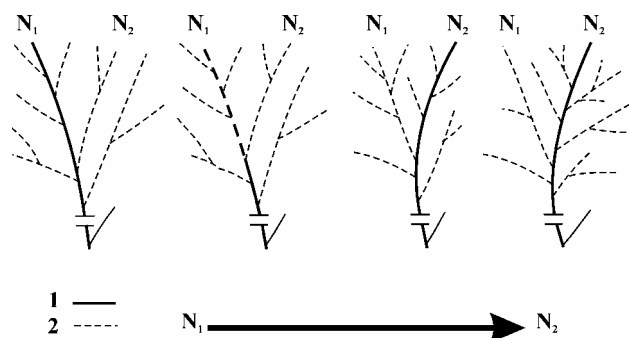


Рис. 1. Модель эволюционной перестройки эпигенетической системы (по М. А. Шишкину, 1988, с изменениями). Сплошной линией указаны креоды (1), а прерывистой — субкреоды (2)

А.П. Расницын (2002) подчеркивал важность и необходимость решения проблемы практической визуализации эпигенетического ландшафта. Проблема косвенной визуализации эпигенетического ландшафта может быть решена следующим образом. По аналогии с эпигенетическим ландшафтом особи (Уоддингтон, 1947, 1970) А.Г. Васильевым предложено представление об эпигенетическом ландшафте популяции (Васильев, 1988), которое, в свою очередь, основано на представлении о «популяционном онтогенезе». Можно рассматривать онтогенез как единичное явление — собственно индивидуальное развитие — или, напротив, понимать онтогенез как общую для вида программу развития. Наконец, возможно третье толкование онтогенеза: как общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, которая исторически пришлифовывается и притирается отбором к условиям обитания данной популяции (Васильев, 1988). В итоге формируется единый, общий для всех особей, эпигенетический ландшафт популяции. Благодаря этому по некоторым характерным чертам развития можно распознать, что данная особь принадлежит данной популяции, а не другой. В каждой популяции эпигенетические пороги обусловят специфические частоты проявления дискретных вариаций неметрических признаков — фенов, что косвенно отражает структуру эпигенетического ландшафта. Разные популяции будут иметь разные эпигенетические ландшафты и, следовательно, различные частоты встречаемости фенов. Опираясь на эти различия, можно косвенно судить об эпигенетическом своеобразии сравниваемых популяций. Важно подчеркнуть, что проявление фенов на разных сторонах особи, то есть их флуктуирующая асимметрия, обусловлено сбойми развития и зависит от эпигенетических причин, поскольку генотип для левой и правой сторон, как и среда развития, практически

одинаков (Астауров, 1974). Это обстоятельство и позволяет подобную изменчивость рассматривать как эпигенетическую.

В качестве примера визуализации эпигенетического ландшафта популяции рассмотрим изменчивость билатеральных сочетаний — композиций фенотипических черт костных перемычек овального отверстия у прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi*). Линии, соединяющие конкретные композиции фенотипических черт, означают, что такие сочетания встретились у одной и той же особи одновременно, но на разных сторонах ее черепа (рис. 2). Цифры указывают значения частот встречаемости композиций фенотипических черт в процентах. Хорошо видно, что формируется единая, допустимая в ходе развития, система переходов от одной композиции к другой. Видно так же, что одни композиции преобладают, а другие встречаются редко, что напоминает модель некоего ландшафта. В разных природных популяциях прометеевой полевки: на Крестовом перевале в Грузии и в районе Бахмаро в Аджарии эпигенетический ландшафт отличается, что сопровождается значимыми различиями в частотах встречаемости фенотипических черт у сравниваемых группировок.

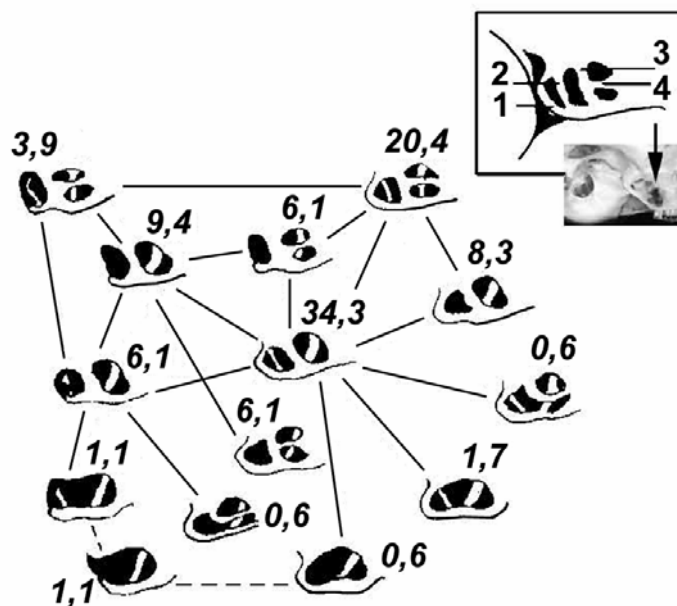


Рис. 2. Эпигенетическая изменчивость структуры антимерных композиций фенотипических черт костных перемычек овального отверстия (1–4) в популяции прометеевой полевки. Цифрами указаны частоты встречаемости соответствующих композиций, %. Линии соединяют варианты антимерных билатеральных композиций, встретившихся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

Для визуализации индивидуальных композиций по многим фенотипическим признакам необходимо использование многомерных методов статистики. Разработанная нами методика заключается в следующем. В каждой выборке производится кодирование проявления фенотипических черт разных признаков единицами, а отсутствия — нулями.

После выбраковки признаков, связанных с возрастом, полом, друг с другом и общими размерами проводится многомерная ординация таких индивидуальных фенетических композиций с использованием метода главных компонент. Далее по полученным значениям главных компонент между выборками проводится дискриминантный анализ. На рисунке 3 показаны полигоны изменчивости индивидуальных фенетических композиций у представителей трех линий мышей, полученные в результате дискриминантного анализа (материал для исследования предоставлен А.В. Осадчуком, ИЦиГ СО РАН). Хорошо видно, что полигоны практически не перекрываются, то есть «эпигенетические ландшафты», маркированные фенетическими композициями, у всех трех линий оказываются различными. Это указывает на то, что у одного и того же вида — домового мыши в результате инбридинга и искусственного отбора всего за несколько десятилетий между линиями возникли устойчивые эпигенетические различия, сопоставимые с уровнем подвидовых различий в природных группировках (Васильев и др., 2000). В дальнейшем мы использовали эту методологию для оценки эпигенетических перестроек в природных популяциях.

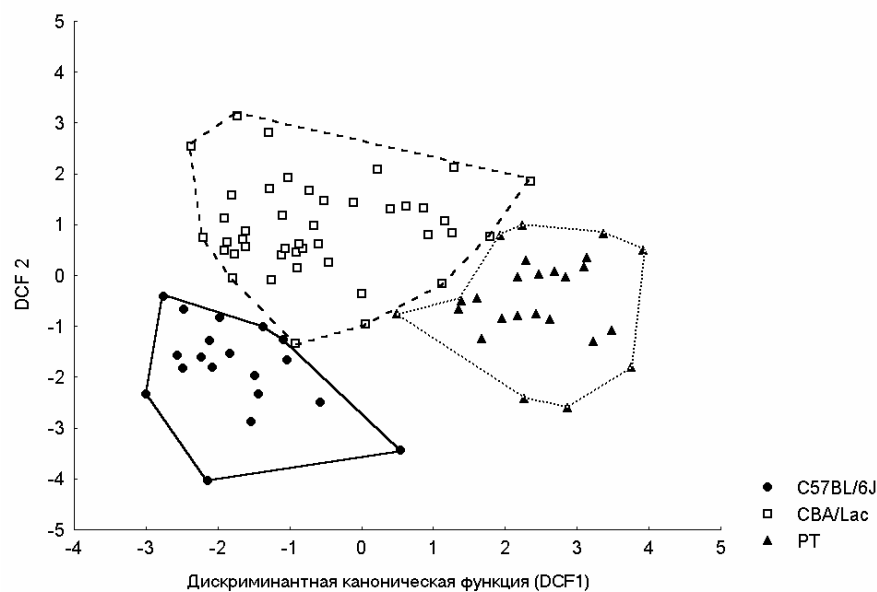


Рис. 3. Дискриминантный анализ трех линий мышей по главным компонентам внутрииндивидуальных индивидуальных композиций 15 фенотипических признаков

Хорошо известны эксперименты школы академика Д.К. Беляева по искусственной доместикации серебристо-черных лисиц путем отбора по поведению неагрессивных животных (Беляев, 1974). В результате в стоке ручных лисиц произошли гормональные и морфологические изменения, появились пегости, хвост завернулся колечком, появилось громкое тьяканье и другие черты, характерные для собак. Совместно с Л.Н. Трут нами был проведен фенетический анализ возможных доместикационных изменений черепов сеголеток лисиц

(Васильев и др., 2004). Анализ проводили по 66 фенам черепа. На рисунке 4 приведены полигоны А.С. Серебровского по наиболее контрастным частотам фенов. Видно, что полигоны стоков ручных и диких лисиц резко различны, что указывает и на существенные эпигенетические различия между ними. Проведение многомерного неметрического шкалирования матрицы попарных фенетических дистанций (MMD — mean measure of divergence) показало, что различия между выборочными центроидами ручных и диких стоков по размаху вполне сопоставимы с различиями между уральскими природными популяциями лисиц из Челябинской и Свердловской областей (Васильев и др., 2004). Это указывает на то, что уровень эпигенетических различий при искусственной доместикации сопоставим с уровнем межпопуляционных различий.

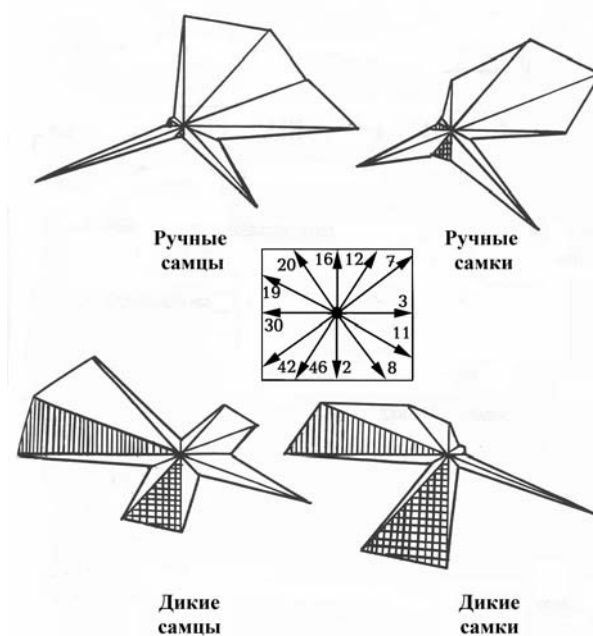


Рис. 4. Полигоны Серебровского по наиболее контрастным частотам фенов неметрических признаков черепа серебристо-черных лисиц, %:  
1–2 — «ручные» самцы и самки; 3–4 — «дикие» самцы и самки

Другой пример быстрых морфологических изменений дает акклиматизация ондатры в новой среде на Урале. На территорию Урала ондатра была завезена из одной канадской популяции и выпущена в середине 30-х годов XX века в центре региона на реке Демьянке, откуда очень быстро расселилась от Курганской области на юге до полуострова Ямал на севере. В.С. Смирнов и С.С. Шварц и (1955) провели сравнение южных курганских и северных ямальских ондатр по морфофизиологическим признакам и не выявили между ними различий. Мы взяли для сравнения эти серии черепов 1955 года, а также выборки более близкие по времени сбора к современности. Оказалось, что уже в 1955 году между



южными и северными выборками обнаружались различия как по метрическим, так и по неметрическим признакам, вполне сопоставимые с популяционным уровнем (Васильев и др., 1999). При этом установлено, что за очень короткий период, буквально за три-четыре поколения, у ондатры произошло взрывное формообразование, она быстро изменилась на севере и на юге, произошла эпигенетическая дифференцировка популяций, а затем наступил длительный стазис, который продолжается и до настоящего времени.

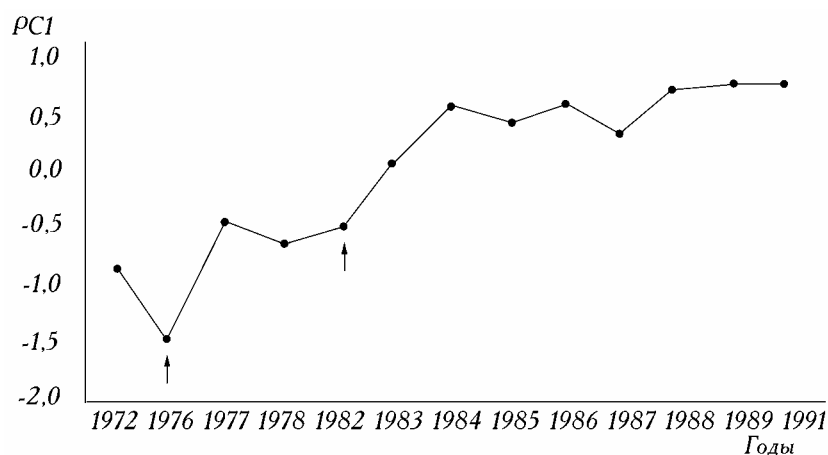


Рис. 5. Эпигенетические изменения в популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) с 1972 по 1991 г. в Оренбургской области: хронографическая изменчивость центроидов выборок вдоль первой главной координаты — PC1 (см. пояснения в тексте)

Еще один пример быстрых изменений — дифференциация популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) острова Беринга по отношению к исходной камчатской популяции за 100 лет пространственной изоляции — был проанализирован нами совместно с В.Н. Большаковым. На остров Беринга полевку случайно завезли при строительстве села Никольского в конце XIX века. Уровень эпигенетических различий в этом случае, опираясь на величину средней меры дивергенции MMD, равную  $0,156 \pm 0,012$ , сопоставим с уровнем сильно дифференцированных популяций вида (Васильев и др., 2000).

Рассмотрим диапазон эпигенетических перестроек у близкого вида — рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Оренбургской области (окрестности г. Кувандык) в пределах одной и той же сакмарской популяции за более короткий отрезок исторического времени в 20 лет. Была вычислена матрица попарных фенетических дистанций (MMD) между аллохронными выборками сакмарской популяции, которую обработали методом многомерного неметрического шкалирования для приведения к евклидовой метрике, а затем провели анализ главных координат. На рисунке 5 показана хронографическая траектория фенетических изменений в одной и той же сакмарской популяции рыжей полевки в Оренбургской области вдоль первой главной координаты. Хорошо видно, что наблюдались два существенных отклонения траектории от средней многолетней

величины, указанные стрелками. Первое произошло в 1976 году после сильнейшей засухи 1975 года. Затем популяция вернулась к «норме», и это продолжалось до 1982 года. В 1982 году произошла серьезная техногенная авария на Южно-Уральском криолитовом заводе — мощный выброс фторидов в окружающую среду в зоне обитания изучаемой популяции. Поэтому имеются определенные основания связывать уклонение хронографической траектории с этой аварией. Далее, после направленного изменения, в популяции вновь наблюдается стагнотип, но уже на новом уровне. Таким образом, в историческое время, «на наших глазах» может происходить изменение эпигенетической системы популяции (Васильев и др., 2000).

Следующий пример касается быстрых изменений популяций в радиационной среде. В 1957 году после аварии на производственном объединении «МАЯК» произошел выброс радионуклидов, который составил до 2 млн Ки (Экологические последствия..., 1993). В результате возник Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), который узкой полосой протянулся через территорию Челябинской и Свердловской областей. В южной, наиболее загрязненной части следа до сих пор радиоактивное загрязнение составляет до 750 Ки на км<sup>2</sup> (Тарасов, 2000), а на севере до 4 Ки на км<sup>2</sup> (Уткин и др., 2000). На примере двух модельных видов — красной полевки и малой лесной мыши мы провели сравнение населения в импактных группировках на южной и северной осевой части следа и в прилегающих контрольных популяциях за его пределами (Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Васильева и др., 2003). Коротко рассмотрим итоги сравнения популяций малой лесной мыши по 34 фенетическим признакам черепа. Оказалось, что по 17 фенам наблюдается сходное, однонаправленное изменение частот в северной и южной импактных выборках по сравнению с контрольными. Дискриминантный анализ импактных и контрольных выборок по значениям главных компонент индивидуальных фенетических композиций показал, что центроиды обеих импактных выборок сблизились друг с другом. Это показывает, что в обеих импактных группировках произошло однонаправленное эпигенетическое преобразование, несмотря на различающийся почти на три порядка уровень радиоактивного хронического облучения (Васильева и др., 2003). Важно подчеркнуть, что эти различия устойчиво сохраняются в разные годы в течение 10 лет наблюдений.

В заключение проведенного обзора мы приходим к следующим важным выводам. Во-первых, установлено, что быстрые изменения популяций в новых условиях среды не миф, а реальность. В их основе лежит перестройка и перенастройка эпигенетической системы. О масштабах этих эпигенетических и генетических преобразований можно косвенно судить по изменениям частот встречаемости фенетических пороговых признаков. Фенетика за 40-летний период своего существования накопила множество подобных примеров мелких и крупных аномалий морфогенеза (Berry, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1988; Васильев и др., 2000).

Во-вторых, сама возможность быстрых эпигенетических преобразований популяций указывает на то, что они могут быть механизмом наступления и осуществления биоценологического кризиса, предсказанного В.В. Жерихиным (2003). Биоценологическая перестройка может начаться уже в этом столетии, причем катастрофические изменения биоты должны протекать в форме некогерентной эволюции (Красилов, 1986), и не только у синантропных видов, что часто подразумевается. Судя по полученным нами данным, скорость эпигенетических перестроек может быть весьма высокой, и в случаях потери жесткого биоце-

нотического контроля над популяциями, способными успешно осваивать антропогенно трансформированную среду, характерные времена формообразования могут приблизиться к масштабу исторического времени и измеряться в сотнях, а не в сотнях тысяч лет.

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

#### ЛИТЕРАТУРА

- Астауров Б.Л.** Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.
- Беляев Д.К.** О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 76–84.
- Васильев А.Г.** Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158–169.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н.** Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. 1994. № 3. С. 4–15.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А.** Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. 1999. № 6. С. 435–443.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н.** Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 132 с.
- Васильев А.Г., Трут Л.Н., Осадчук Л.В.** Влияние доместикации на скорость и направление морфогенетических преобразований: возможная роль гетерохронии // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2004. С. 74–94.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др.** Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 2003. № 6. С. 325–332.
- Васильева Л. А., Забанов С. А., Ратнер В. А. и др.** Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение II. Мобильные генетические элементы Dm-412 // Генетика. 1987. Т. 23. № 1. С. 81–92.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А.** Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 5. С. 325–343.
- Гродницкий Д.Л.** Две теории биологической эволюции: 2-е изд. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2001. 160 с.
- Евсеев А.В.** Импактные районы как отражение особенностей природопользования на севере России // Экология промышленного региона и экологическое образование. Матлы Всероссийской научно-практической конф. Нижний Тагил: Нижне-Тагильская гос. социально-педагогическая академия, 2004. С. 209–213.
- Жерихин В.В.** Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 2003. 542 с.
- Животовский Л.А.** Ламарк был прав // Химия и жизнь — XXI век. 2003. № 4. С. 22–25.
- Захаров В.М.** Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.
- Красилов В.А.** Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.

- Мейен С.В.** Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т.1. Ч. 4. М.: Недра, 1988. С. 497–511.
- Расницын А.П.** Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 2002. Т. 73. СПб. 108 с.
- Северцов А.С.** Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 5. С. 579–589.
- Смирнов В.С., Шварц С.С.** Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск. 1959. С. 91–137 (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).
- Тарасов О.В.** Радиоэкология наземных позвоночных в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Уоддингтон К.Х.** Организаторы и гены. М.: Гос. изд. иностр. лит., 1947. 240 с.
- Уоддингтон К.Х.** Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 108–115.
- Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.В. и др.** Радиационные беды Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2000. 93 с.
- Шварц С.С.** Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 213–228.
- Шишкин М.А.** Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра, 1988. С. 142–168.
- Шмальгаузен И.И.** Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Экологические последствия** радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. акад. В.Е. Соколова, чл.-корр. РАН Д. А. Кривошукского. М.: Наука, 1993. 336 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И.** Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. 160 с.
- Яблонка Е., Лэмб М. Дж.** Эпигенетическая наследственность в эволюции // Цитология. 2003. Т. 45. № 11. С. 1057–1072.
- Alberch P.** Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. 1980. V. 20. P. 653–667.
- Berry R.J.** Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetical Research, Cambr. 1963. V. 4. P. 193–220.
- Gould S.J.** Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: Harvard University Press, 1977. 268 p.
- Shaposhnikov G. K.** Origin and breakdown of reproductive isolation and the criterion of the species // Entomological Rev. 1966. V. 45. P. 1–18.
- Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A.** Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriologica. 1995. Suppl. 3. P. 55–64.
- Zuckerkindl E.** Why so many noncoding nucleotides? The eukaryote genome as an epigenetic machine // Genetica. 2002. V. 115. P. 105–129.