

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск 11

Санкт-Петербург
2011

П.В. Озерский

О ПРИМЕНИМОСТИ КОНЦЕПЦИИ СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА К ПРЕДСТАВИТЕЛЯМ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ ЭКСПЛЕРЕНТОВ

Описание проблемы. Учение о стабилизирующем и движущем отборе, разработанное академиком И. И. Шмальгаузенем (1939, 1968, 1969, 1982), по праву считается одной из важнейших составных частей современных селекционистских эволюционных теорий, выросших из работ Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Согласно Шмальгаузену, постоянство условий обитания благоприятствует поддержанию в популяции одних и тех же фенотипов и способствует элиминации уклоняющихся форм (стабилизирующий отбор), в то время как однонаправленное изменение этих условий приводит к селективному преимуществу новых фенотипов, выходящих за рамки нормы реакции и появляющихся в результате мутационной и последующей комбинативной изменчивости (движущий отбор)¹. Несмотря на свою стройность и кажущуюся очевидность, концепция Шмальгаузена, тем не менее, сталкивается с определенными трудностями при ее приложении к некоторым представителям мира живой природы, а именно, к тем формам, которые используют для достижения биологического успеха жизненную стратегию эксплерентов.

Эксплерентами называются такие растения, животные и представители других царств, жизненная стратегия которых состоит в поддержании постоянства условий своего существования (своей аутоэкологической станции) путем частого переселения популяции или ее части из экосистем, становящихся непригодными для обитания, в другие, более благоприятные. Термин «эксплерент» был введен в

¹ По Шмальгаузену (1969, с. 237), реализация движущей формы естественного отбора – это «обычный результат изменений в экологических условиях и биоценотических соотношениях, при которых установившийся механизм индивидуального развития и его результат, т. е. вся организация вместе со всеми ее реакциями, теряет свою приспособленность», в то время как стабилизирующая форма естественного отбора «явно проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценотических соотношениях» и «означает наличие известного равновесия между популяцией и внешней средой».

науку в конце 30-х годов прошлого века отечественным геоботаникам Л. Г. Раменским (1938), еще раньше им же (Раменский, 1935), применительно к растениям, была дана развернутая характеристика данной экологической стратегии в рамках классификации ценобиотических типов (как ценобиотического типа «шакалов»). В 70-х годах XX века британский эколог Дж. Ф. Грайм (Grime, 1977), не будучи знаком с работами Раменского, вторично описал эксплерентов под названием «рудералы».

Чаще всего эксплентами заселяются неравновесные экосистемы, находящиеся в состоянии сукцессии (в частности, типичными эксплентами являются виды-пионеры, осваивающие незаселенные территории на ранних этапах первичных сукцессий). В некоторых случаях популяция вида-эксплента в ходе своей средообразовательной деятельности сама настолько изменяет экосистему, что дальнейшее обитание этой популяции становится в ней невозможным. Примером организмов, реализующих такую стратегию, можно считать, например, насекомых, развивающихся на падали и в экскрементах: таковы, в частности, многие синие падальные (Calliphoridae) и серые мясные (Sarcophagidae) мухи, формирующие недолговечные ценогемипопуляции² личинок в мини-экосистемах, возникающих в экскрементах и трупах животных (Артамонов, 2005). Насекомые значительно ускоряют разложение мертвой органики и, соответственно, особенно при небольших размерах экскрементов или трупов, быстро приводят среду своего обитания в непригодное для их дальнейшего существования состояние, после чего покидают ее (в частности, личинки мух уходят в почву на окукливание)³. Однако даже если необходимость

² Данным словом в настоящей работе обозначены совокупности особей одной популяции, сочетающие в себе свойства ценопопуляций (расположение в пределах одной экосистемы) и гемипопуляций (представленность только особями, находящимися на определенных стадиях онтогенеза, в данном случае – на личиночной).

³ В качестве примера, показывающего большую роль насекомых в разложении мертвой органики, можно привести данные, полученные Дж. А. Пейном (Payne, 1965): в условиях юго-востока США, в летний сезон, в лесу труп поросенка, искусственно изолированный от насекомых, разлагался в течение многих месяцев, в то время как при участии насекомых 90% его тканей были уничтожены за 6 дней, причем в ходе

переселения является результатом средообразовательной деятельности эксплерента, стратегия эксплерентов не является, в большинстве случаев, разрушительной для гомеостаза биосферы. В естественных условиях (и при этом вне ситуаций биоценологических кризисов) вселения и выселения эксплерентов представляют собой проявления естественной циклической процессности, идущих в экосистемах, а гомеостаз биосферы – это не просто равновесие, а равновесие динамическое, подразумевающее существование подобных циклических процессов.

Для того, чтобы лучше прояснить соотношение между сукцессиями и динамическим равновесием в пределах территории, используемой популяцией эксплерента, следует обратить внимание на то, что экосистемы меньшего масштаба входят в состав более крупных экосистем в качестве подсистем. Таким образом, «малая» экосистема, подвергающаяся сукцессионной перестройке, (т. е. экосистема, непосредственно из которой выселяется эксплерент) является составной частью экосистемы большего (при этом даже не обязательно биосферного) масштаба, в пределах которой эта сукцессия уже оказывается частью равновесной динамики. При этом популяция эксплерента, в общем случае, имеет ареал, пространственно не ограниченный территорией «малой» экосистемы, он разбросан по «большой» экосистеме в виде фрагментов, которые приурочены к аналогичным «малым» экосистемам, входящим в состав той же самой или других «больших» экосистем. Связь между этими фрагментами (в том числе, и обмен генами, обеспечивающий целостность популяции) обеспечивается посредством миграций (которые в данном случае надо понимать широко, включая в них также и пассивные перемещения, такие, как, например, перенос пыльцы и семян растений ветром и животными). Соответственно, топическая стадия популяции эксплерента пространственно не укладывается в границы одной из «малых» экосистем и оказывается

этого процесса одни виды насекомых, заселявших труп, естественным образом замещались другими, создавая типичную картину экологической сукцессии. Существенное ускорение разложения под действием насекомых было показано также и для экскрементов, например, для помета крупного рогатого скота (опыты К. М. Ли и Р. Уолла: Lee, Wall, 2006), в отношении которого также описана сукцессионная перестройка таксоцены жесткокрылых насекомых (Koskela, Hanski, 1977).

высокодисперсной. Воспроизводство новых «малых» экосистем (компенсирующих утрату старых в ходе сукцессий), то есть поддержание аутоэкологической стадии эксплерента, при этом осуществляется за счет частей «больших» экосистем, пространственно контактирующих с данной популяцией. Если возможность возникновения или существования «малой» экосистемы в какой-либо степени определяется свойствами «большой» экосистемы, если «малая» экосистема в сколь-либо существенных масштабах обменивается энергией, веществом или информацией с «большой» (а именно такая ситуация представляется наиболее реалистичной), то именно «большие» экосистемы обеспечивают возможность существования данной популяции эксплерента.

Очевидно, что стратегия эксплерентов может успешно реализовываться только при условии, что их переселения укладываются в закономерную и равновесную динамику изменения экосистем в пределах сохранения гомеостаза биосферы, – так как только в этом случае им может быть гарантировано нахождение новых мест для поселения.

Таким образом, можно предполагать, что в изменяющейся в определенном направлении среде обитания могут реализовываться две альтернативные стратегии эволюции популяции: путь изменения нормы реакции вслед за изменением аутоэкологической стадии (при этом движущей силой этого изменения оказывается классический движущий отбор «по Шмальгаузену») и путь поддержания высокой способности к расселению («путь эксплерентов»). Очевидно, что второй путь предполагает поддержание у популяции специфических черт ее метафенотипа (эврибионтность, высокая способность к расселению, ярко выраженная способность к адаптивной модификационной изменчивости и т. д.) каким-то эволюционным механизмом. Наиболее вероятным таким механизмом должен, по-видимому, считаться стабилизирующий отбор.

Следует заметить, что предположение о возможности стабилизирующего отбора в условиях сукцессии, на первый взгляд, не укладывается в традиционное, также идущее от работ Шмальгаузена представление о том, что при направленном и неуклонном изменении условий существования популяция подвергается не стабилизирующему, а движущему отбору. При этом действие движущего отбора на популяции эксплерентов должно было бы во

многих случаях приводить к разрушительным для них последствиям. Движущий отбор, заставляя метафенотип популяции подстраиваться под изменения условий среды ее обитания, никоим образом не способен параллельно поддерживать приспособленность этой популяции к исходным, потерявшим актуальность условиям. Эта ситуация грозит тем, что во многих случаях гиперобъем экологической ниши этой популяции будет по мере изменений условий и действия движущего отбора не расширяться в факторном гиперпространстве, а смещаться, захватывая новые области, соответствующие условиям нового этапа сукцессии, но при этом отступая из занятых прежде. Представляется, что для изменения (с высокой вероятностью – в форме смещения) ниши достаточно того, чтобы в пределах одной и той же находящейся в состоянии сукцессионной перестройки экосистемы происходила хотя бы одна смена поколений. Более того, при представленности популяции одним поколением в сочетании с более или менее синхронным развитием особей (что нередко встречается, например, в зонах умеренного климата у насекомых и однолетних растений) не требуется и ее: достаточно того, чтобы движущий отбор изменил генофонд популяции к моменту наступления половой зрелости ее членов по сравнению с исходным для этого поколения. В итоге же смещение ниши должно привести к потере популяцией способности осваивать экосистемы, находящиеся на более ранних стадиях сукцессий. Вполне возможно, что в некоторых случаях такая эволюция популяции способна привести ее к смене экологической стратегии (утрате эксплерентности) и к ее переходу к обитанию в стабильных условиях. Более вероятным, однако, представляется поражение такой популяции в конкурентной борьбе с давно специализированными к обитанию в поздне-сукцессионных и климаксных экосистемах популяциями других видов (и, в итоге, ее вымирание). В то же время, вытеснение эксплерентов из биоты было бы чревато затруднением прохождения демулационных сукцессий и, как следствие, нарушением самоподдержания гомеостаза биосферы.

По-видимому, однако, противоречие между необходимостью поддержания эксплерентами своей стратегии и возможностью ее разрушения движущим отбором лишь кажущееся. Как можно было видеть выше, направленные изменения условий в экосистемах, в которых существуют эксплеренты, укладываются в картину

равновесной динамики экосистемы большего масштаба. Таким образом, если ареал, занимаемый популяцией эксплерента, достаточно велик (значительно превышает размеры «малой» экосистемы, целиком вовлеченной в процесс сукцессии и охватывает достаточно много таких «малых» экосистем, находящихся на разных этапах сукцессий), то в целом для этой популяции нет направленного изменения условий существования и, таким образом, есть возможность для стабилизирующего отбора. В то же время, фрагментация «большой» популяции эксплерента на «малые» популяции (приуроченные к «малым» экосистемам, находящимся каждая на какой-либо определенной стадии сукцессии) и утрата ею свойств единой системы, обладающей определенным генофондом и определенным метафенотипом, способна сделать реальной описанную выше опасность потери ею эксплерентных свойств⁴. Поэтому следует ожидать существования у эксплерентов различных механизмов, способных противостоять этой опасности.

«Расселительный» механизм противодействия эксплерентов движущему отбору. В качестве одного (а возможно, и основного) из механизмов, противостоящих движущему отбору и, тем самым, поддерживающих стабилизирующий отбор, направленный на поддержание высокого уровня эксплерентности, следует рассматривать высокую расселительную способность особей, которая препятствует «замыканию» ареала популяции в пределах «малой» экосистемы и, наоборот, способствует расширению этого ареала до

⁴ Такие «малые» популяции в составе «малых» экосистем, безусловно, полностью соответствуют определению ценопопуляции. Следует, однако, заметить, что в понятийной системе, принятой в настоящей работе, ценопопуляцией считается всякая часть популяции, находящаяся в пределах одной экосистемы, безотносительно того, в какой мере она автономна с генетической точки зрения. Таким образом, совокупность особей – членов одной популяции, находящихся в составе одной и той же экосистемы, рассматривается в настоящей работе как ценопопуляция также и в том случае, если они не ослабляют генетических взаимодействий с членами своей популяции, обитающими в других экосистемах. Именно поэтому в данном случае речь идет не об опасности превращения части популяции в ценопопуляцию, а об опасности ее генетической автономизации.

таких масштабов, в которых «малые» экосистемы оказываются лишь частями единой станции, находящейся в состоянии динамического равновесия. Эта способность является неперенным, характеристическим свойством всех эксплерентов. В качестве ее иллюстрации можно указать на эффективное распространение с помощью ветра большого количества семян у таких типичных растений-эксплерентов, как характерный для лесных вырубок и пожарищ в зоне бореальных лесов иван-чай (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), приуроченные к преимущественно антропогенным сукцессиям сложноцветные: представители родов одуванчик (*Taraxacum* Cass.), осот (*Sonchus* L.), мать-и-мачеха (*Tussilago* L.) и др. В качестве аналогичного примера из животного мира можно указать на пресноводных ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*), например, дафний (род *Daphnia* Müller), способных заселять временные водоемы благодаря разносимыми ветром яйцевым коконам (эфиппиям). В целом, и у растений, и у животных, и у представителей других царств расселяться на большие расстояния могут как носители сформированных генотипов (споры бесполого размножения, семена, яйца, личинки, взрослые особи), так и гаметы (например, планктонные сперматозоиды двустворчатых моллюсков). Во втором случае обмен генами между частями популяции, заселяющими пространственно изолированные друг от друга части станции, обеспечивается благодаря перекрестному оплодотворению, хотя особи, производящие гаметы, остаются пространственно изолированными друг от друга. В обоих случаях, однако, благодаря обмену особями или гаметами, создаются условия, препятствующие превращению пространственно обособленных частей популяции в автономные мини-популяции, внутри каждой из которых мог бы начаться движущий отбор вслед за сукцессионными изменениями «малой» экосистемы.

Специфика данного механизма, с помощью которого популяция противостоит фрагментации, состоит в том, что он опирается на те же самые свойства эксплерентов, которые позволяют им быстро осваивать свободные от конкурентов территории. Поэтому практически невозможно определить в конкретных случаях, что именно — защита от движущего отбора или необходимость освоения новых территорий — являлось эволюционной первопричиной возникновения высокой расселительной способности у того или иного эксплерента. В то же время, не вызывает особых сомнений, что в

любом случае такая способность позволяет решать обе задачи.

Гипотеза о возможности генетического противодействия эксплерентов движущему отбору. Как представляется, описанный выше «расселительный» механизм, препятствующий действию движущего отбора, может быть не единственным для эксплерентов. Необходимость существования также и других механизмов может быть аргументирована следующим образом. «Расселительный механизм» может не срабатывать при высокой плотности заселения «малой экосистемы» эксплерентом, когда иммигрантам из других ценопопуляций может просто не оставаться возможности для вселения из-за острой конкуренции с аборигенной ценопопуляцией.

Автор настоящей работы предполагает, что эти, другие, механизмы могут быть генетическими по своей природе и представлять собой всевозможные ограничения способности к образованию новых генотипов, то есть к пополнению исходного материала для движущего отбора. Прежде всего, это отказ от полового размножения и перекрестного оплодотворения (или, по меньшей мере, уменьшение их роли в воспроизводстве популяции). Следует заметить, что можно привести некоторые примеры, свидетельствующие в пользу такого предположения. Например, исследования популяционной структуры крестоцветного растения резушка Таля *Arabidopsis thaliana* (L.) Neunh. – типичного эксплерента – на территории Великобритании (Англии и Шотландии) (Abbott, Gomes, 1988) выявили у данного вида сравнительно небольшое внутривидовое генетическое разнообразие, высокую степень гомозиготности особей и, в то же время, большие генетические различия между популяциями. Авторы этого исследования связали полученные результаты с тем, что резушка Талья является почти исключительно самоопыляющимся видом. Аналогично, С. Д. Гребельный (2008) в своей обзорной монографии указывает на то, что полиплоидия (связываемая им со в той или иной степени выраженной утратой способности к рекомбинации) характерна для многих сорных форм растений, ассоциированных с агроценозами, то есть типичных эксплерентов, в то время как диплоидные кариоморфы тех же самых видов растений тяготеют к естественным экосистемам. Примерами таких растений могут послужить пастушья сумка *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., паслен черный *Solanum nigrum* L., горец птичий *Polygonum aviculare* L.,

звездчатка средняя *Stellaria media* (L.) Vill., дымянка лекарственная *Fumaria officinalis* L. (Tischler, 1946; цит. по: Гребельный, 2008). Из числа животных похожей стратегии, по-видимому, придерживаются уже упоминавшиеся выше дафнии и родственные им другие пресноводные ветвистоусые ракообразные, способные к партеногенетическому размножению и использующие его как основной способ увеличения численности ценопопуляций, пока условия обитания для них достаточно благоприятны. В пользу предположения об использовании дафниями такой стратегии свидетельствует ряд данных, полученных разными авторами в результате изучения нескольких видов этих ракообразных. Так, было доказано, что при партеногенезе у большой дафнии *Daphnia magna* Straus не происходит рекомбинации и при этом каждый партеногенетический клон происходит от одной самки основательницы (Hebert, Ward, 1972). Было установлено также, что динамика генетической структуры популяций этого вида дафний находится в зависимости от того, идет ли речь о длительно существующих или же о неустойчивых популяциях. Если в длительно существующих популяциях имеют место большие изменения генетической структуры, то в неустойчивых популяциях она относительно стабильна и частоты генотипов поддерживаются почти без изменений, хорошо согласуясь с законом Харди-Вайнберга (Hebert, 1974a, b). Следует заметить, что с точки зрения изучения стратегии эксплерентов больший интерес представляет второй случай, так как именно он реализуется во временных водоемах, всё короткое существование которых представляет собой непрерывную сукцессию. К сожалению, однако, основное внимание популяционных генетиков, изучавших дафний, оказалось сосредоточено не на временных, а на длительно существующих популяциях, так как они, в силу существования в них упомянутых выше динамических процессов, представляют гораздо больший интерес с точки зрения изучения микроэволюции. Тем не менее, результаты изучения долговечных популяций также способны пролить некоторый свет на обсуждаемую проблему. Прежде всего, представляет интерес анализ факторов, обуславливающих их генетическую неоднородность. Судя по всему, эта неоднородность не сопровождается вытеснением каким-либо одним клоном всех прочих и все время сохраняется на достаточно высоком уровне (Young, 1979). При этом для дафнии-блохи *D. pulex*

Leydig показано существенное влияние полового размножения на генетическую структуру популяций (Pfrender, Lynch, 2000). Кроме того, для *D. magna* и *D. longispina* (Müller) описано постепенное возрастание генетического разнообразия внутри локальных популяций с течением времени, в то время как различия между популяциями постепенно уменьшаются; предполагается, что в основе этого явления лежат дрейф генов, иммиграция и межпопуляционная гибридизация (Haag et al., 2005). Как представляется, все эти данные косвенно свидетельствуют о том, что именно отсутствие обычного полового размножения и рекомбинации лежит в основе внутренней генетической однородности кратковременно существующих популяций дафний.

По-видимому, высокоэффективной стратегией для популяции эксплорента было бы сочетание механизмов, способствующих обмену генами между пространственно изолированными частями популяции, и механизмов, препятствующих движущему отбору внутри каждой из этих частей. Имеются некоторые основания предполагать, что именно такой стратегии соответствует характер размножения широко распространенной в умеренной зоне Евразии осины (тополя дрожащего) *Populus tremula* L. и близкородственного ей (и сходного с ней экологически) американского вида, тополя осинообразного *Populus tremuloides* Michx. Оба этих вида деревьев в характерны для многих сообществ, находящихся в состоянии сукцессии, из которых впоследствии вытесняются другими видами древесных растений (например, в условиях таежной зоны – хвойными) (Frelich, Reich, 1995; Консенсусный документ..., 2000; Исаев и др. , 2008; Комарова и др., 2008). В пределах сплошных массивов они размножаются преимущественно вегетативно, с помощью корневых отпрысков, а успешное размножение семенами происходит у них редко (обзор: Latva-Karjanmaa et al., 2003; Suvanto, Latva-Karjanmaa, 2005; Johnstone, 2005). В то же время, заселение этими тополями пригодных для их произрастания территорий, представляющих собой «просветы» в хвойных лесах (вырубки, пожарища, места «выпадения» старых деревьев) и изолированных друг от друга массивами хвойного леса, возможно только за счет разносимых ветром плодов, то есть полового размножения. При этом оба рассматриваемых вида тополей являются двудомными ветроопыляемыми растениями, благодаря чему при половом размножении у них обеспечивается высокая степень

рекомбинации генов. Действительно, с точки зрения генетики осина является полиморфным видом, причем этот полиморфизм в ряде случаев отражает различия в экологических условиях ее произрастания в разных частях ареала, в частности, на разной географической широте, в разных условиях фотопериода (Ingvarsson, 2005; Ingvarsson et al., 2006). Таким образом, можно предполагать, что в масштабах «больших» популяций у этого вида эффективно идет движущий отбор, формирующий обусловленные наследственными адаптивными признаками географические различия между популяциями, – в то время как отбор внутри ее клонов, населяющих «малые» экосистемы, как и всякий отбор в «чистых линиях», не может быть эффективным.

В целом, складывается впечатление, что эволюционная стратегия эксплерентов должна включать в себя противодействие давлению движущего отбора, причем это противодействие может основываться, по меньшей мере, на двух механизмах – на «расселительном» (обеспечивающем генетическое единство «больших» популяций и не позволяющем им фрагментироваться на автономные «малые» (цено-)популяции) и «генетическом» (состоящем в блокировке рекомбинации, в результате чего движущий отбор в масштабе «малой» (цено-)популяции становится неэффективным). Следует, однако, заметить, что степень универсальности этих положений не может быть оценена без дополнительных исследований и, соответственно этому, изложенные соображения являются не более, чем гипотезой, нуждающейся в проверке. При этом следует признать существование ряда сложностей и нерешенных вопросов. Прежде всего, в природе не бывает видов и популяций, последовательно придерживающихся какой-либо одной из стратегий Раменского–Грайма: в действительности всегда имеет место сочетание у одной и той же видовой популяции элементов нескольких стратегий. Кроме того, принципиальная возможность блокировки рекомбинации, по-видимому, неодинакова в разных систематических группах, при этом более или менее успешные попытки реализовать стратегию эксплерентов встречаются и среди тех организмов, для которых нормальное половое размножение является единственно или почти единственно возможным способом воспроизводства популяций в силу неких «эволюционных запретов». Так, например, у саранчовых известны так называемые «сорные» виды, тяготеющие к

растительным сообществам, находящимся на ранних этапах сукцессии. То, что этим видам свойственны экологические стратегии с хорошо выраженным эксплерентным компонентом, не вызывает особого сомнения. Так, например, в работе И. В. Стебаева и его соавторов (Стебаев и др., 1999) указывается большое значение саранчовых как средообразователей в условиях пересыхающих речных дельт: эти насекомые охарактеризованы как и ограничители, и ускорители сукцессионных процессов. Некоторые виды саранчовых – например, коньки из комплекса видов *Chorthippus* «biguttulus» – указываются как характерные обитатели раннесукцессионных (пионерных) сообществ (Зиненко и др., 2005), другие же – некоторые травянки из рода *Stenobothrus* Fisch., копьеузка восточная *Myrmeleotettix palpalis* (Zub.) и др. – тяготеют к фитоценозам, подвергнувшимся сильной антропогенной дигрессии (Рубцов, Копанева, 1974). В то же время, партеногенез не является характерным явлением для саранчовых и отмечается у них лишь спорадически (обзор: Hamilton, 1955), а другие способы размножения без рекомбинации у этой группы и вовсе не встречаются.

Неоднозначна ситуация также и со связью между полиплоидией и высокой эксплерентностью. Так, обобщение данных по средневропейским растениям, выполненное Р. Кнаппом (Knapp, 1953), показало, что полиплоиды преобладают не на начальных, а на промежуточных стадиях сукцессий (71,7% от всех видов, присутствующих в фитоценозе), в то время как на начальных и конечных стадиях сукцессий их доля примерно одинакова и невелика (соответственно, 38,8 и 36,4%). Аналогично, анализ представленности видов растений-апомиктов в растительных сообществах Швеции продемонстрировал, что их доля в рудеральных сообществах очень мала, а преобладают они (и по абсолютному количеству видов, и относительно не-апомиктов в пределах сообщества) на пастбищах и в лесах (Asker, Jerling, 1992). Следует, однако, отметить, что приведенные данные сами по себе не опровергают гипотезу о высоком значении блокировки рекомбинации у эксплерентов. С точки зрения проверки этой гипотезы имели бы значение, во-первых, рассмотрение представленности не только апомиктов и полиплоидов, но и облигатных и преимущественных самоопылителей, а во-вторых, учет не только их видового состава, но и обилия и значения в сообществах.

Отдельного внимания заслуживает вопрос о совместимости

предлагаемой в настоящей работе гипотезы о генетическом механизме противостояния движущему отбору у эксплерентов с представлением о высокой способности к рекомбинации как основе экологической пластичности у экологически мало специализированных видов. Это представление было намечено в работе новосибирских биологов И. В. Стебаева, А. Г. Бугрова и Л. В. Высоцкой (Стебаев и др., 1984) и окончательно сформулировано в статье А. Г. Бугрова и Л. В. Высоцкой (1988), посвященной сравнительному анализу частоты хиазм (X-образных пересечений гомологичных хромосом в бивалентах в профазе первого деления мейоза) у саранчовых. По мнению авторов указанных работ, способность к рекомбинации может быть охарактеризована через число хромосом в кариотипе и частоту хиазм (последняя отражает частоту кроссинговера); чем больше величины этих показателей, тем выше процент рекомбинации.

Как нетрудно видеть, предположение, высказанное Бугровым и Высоцкой, трудно совместить со сформулированной выше гипотезой о генетическом противостоянии эксплерентов движущему отбору. В самом деле, «малоспециализированность», о которой идет речь в цитируемой статье, прямо связана с высокой эксплерентностью, а у выраженных эксплерентов, согласно этой гипотезе, следует ожидать не большей, а меньшей способности к рекомбинации по сравнению с низкоэксплерентными формами. Следует, однако, заметить, что предположение Бугрова и Высоцкой пока тоже нельзя считать достаточно обоснованным. Эта недостаточность продемонстрирована в другой нашей статье, опубликованной в настоящем сборнике (Озерский, 2011).

В заключение следует заметить, что возможная ошибочность конкретных предположений о сущности механизмов противостояния эксплерентов действию на них движущего отбора не отменяет необходимости самого существования таких механизмов для поддержания данной стратегии в филогенезе. В свою очередь, как представляется, только благодаря использованию такой экологической стратегии возможно эффективное прохождение сукцессионных процессов в экосистемах, особенно – их ранних этапов.

Литература

Артамонов С.Д., 2005. Формирование адаптаций к синантропизму на примере двукрылых семейств Sarcophagidae и Calliphoridae (Insecta,

- Diptera) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 14. С. 14–20.
- Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1988. Частота и локализация хиазм как показатель степени экологической специализации вида на примере саранчовых (Orthoptera, Acrididae) // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. С. 56–63.
- Гребельный С.Д., 2008. Клонирование в природе. СПб: изд-во ЗИН РАН. 288 с.
- Зиненко Н.В., Корсуновская О.С., Стриганова Б.Р., 2005. Прямокрылые и богомолы степных биоценозов Саратовской области // Поволжск. Экол. Журн. № 1. С. 12–28.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Бузькин А.И., Овчинникова Т.М., 2008. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов // Биология и экология, лесное хозяйство. Т. 25. № 1–2. С. 9–15.
- Комарова Т.А., Сибирина Л.А., Ли Д.К., Кан Х.С., 2008. Демутационные сукцессии после пожаров в лианово-разнокустарниковых широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня // Лесоведение. № 4. С. 10–19.
- Консенсусный документ по биологии тополя *Populus L.*, 2000. // ENV/JM/MONO(2000)10. № 16. Париж: Директорат по охране окружающей среды, Организация Экономического Сотрудничества и Развития. 25 с. <http://www.oecd.org/dataoecd/5/20/43479909.pdf> (16.01.11).
- Озерский П.В., 2011. К вопросу о связи между экологической специализацией и цитогенетическими характеристиками у саранчовых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 11. СПб: ТЕССА. С. 3–11.
- Раменский Л.Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. № 4. С. 25–42.
- Раменский Л.Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- Рубцов И.А., Копанева Л.М., 1974. Местообитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья // Тр. Всесоюзн. Энтомол. об-ва. Т. 57. Систематика и экология прямокрылых насекомых. Л.: Наука. С. 86–97.
- Стебаев И.В., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., 1984. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera, Eumastacoidea и Acridoidea) фауны СССР на основании синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных //

Журн. общ. биол. Т. 45. № 4. С. 456–471.

- Стебаев И.В., Пшеницына Л.Б., Молодцов В.В., Гижицкая С.А., 1999. Растительный покров и его деструкторы – саранчовые (Acridoidea) в сукцессионных рядах пересыхающих речных потоков в Убсунурской котловине Тувы // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 533–543.
- Шмальгаузен И.И., 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. –Л.: изд-во АН СССР. 232 с.
- Шмальгаузен И.И., 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И., 1969. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука. 493 с.
- Шмальгаузен И.И., 1982. Стабилизирующий отбор и эволюция индивидуального развития // И.И. Шмальгаузен. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. С. 348–372.
- Abbott R.J., Gomes M.F., 1988. Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Heredity. Vol. 62. P. 411–418.
- Asker S.E., Jerling L., 1992. Apomixis in Plants. Boca Raton and London: CRC Press. 298 p.
- Frelich L.E., Reich P.B., 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest // Ecological monographs. Vol. 65. № 3. P. 325–346.
- Grime J.P., 1977 Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. Vol. 111. № 977. P. 1169–1194.
- Haag C.R., Riek M., Hottinger J.W., Pajunen V.I., Ebert D., 2005. Genetic diversity and genetic differentiation in *Daphnia* metapopulations with subpopulations of known age // Genetics. Vol. 170. № 4. P. 1809–1820.
- Hamilton A.G., 1955. Parthenogenesis in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) and its possible effect on the maintenance of the species // Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology. Vol. 30. № 7–9. P. 103–114.
- Hebert P.D.N., 1974a. Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna*. II. Genotypic frequencies in permanent populations // Genetics. Vol. 77. №2. P. 323–334.
- Hebert P.D.N., 1974b. Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna*. III. Genotypic frequencies in intermittent populations // Genetics. 1974. Vol. 77. № 2. P. 335–344.
- Hebert P.D.N., Ward R.D., 1972. Inheritance during parthenogenesis in *Daphnia magna* // Genetics. Vol. 71. № 4. P. 639–642.
- Ingvarsson P.K., Garcia M.V., Hall D., Luquez V., Jansson S., 2006. Clinal

- variation in phyB2, a candidate gene for day-length induced growth cessation and bud set, across a latitudinal gradient in European aspen (*Populus tremula*). *Genetics*. Vol. 172. P. 1845–1853.
- Ingvarsson P.K., 2005. Nucleotide polymorphism and linkage disequilibrium within and among natural populations of European aspen (*Populus tremula* L., Salicaceae) // *Genetics*. Vol. 169. P. 945–953.
- Johnstone J.F., 2005. Effects of aspen (*Populus tremuloides*) sucker removal on postfire conifer regeneration in central Alaska // *Can. J. For. Res.* Vol. 35. № 2. P. 483–486.
- Knapp R., 1953. Über Zusammenhänge zwischen Polyploidie, Verbreitung, systematischer und soziologischer Stellung von Pflanzenarten in Mitteleuropa // *Zeitschrift für induct. Abstammungs- und Vererbungslehre*. Bd. 85. S. 163–179.
- Koskela H., Hanski I., 1977. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung // *Ann. Zool. Fennici*. Vol. 14. P. 204–223.
- Latva-Karjanmaa T., Suvanto L., Leinonen K., Hannu R., 2003. Emergence and survival of *Populus tremula* seedlings under varying moisture conditions // *Can. J. For. Res.* Vol. 33. P. 2081–2088.
- Lee C.M., Wall R., 2006. Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion // *Bull. Entomol. Res.* Vol. 96. № 3. P. 315–322.
- Payne J.A., 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus // *Ecology*. Vol. 46. № 5. P. 592–602.
- Suvanto L., Latva-Karjanmaa T.B., 2005. Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*) // *Molecular Ecology*. Vol. 14. P. 2851–2860.
- Young J.P.W., 1979 Enzyme polymorphism and cyclic parthenogenesis in *Daphnia magna*. I. Selection and clonal diversity // *Genetics*. Vol. 92. № 3. P. 953–970.

P.V. Ozerski

About the applicability of the stabilizing selection concept to the representatives of the explerent life strategy

SUMMARY

Difficulties of using the Schmalhausen's stabilizing selection concept in relation to the explerent (ruderal) species and possible ways to overcome these difficulties are discussed.