

Снижение эволюционной пластичности в результате филогенетической иммобилизации и его экологическое значение

А. А. МАХРОВ

ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: makhrov12@mail.ru

Статья поступила 20.01.2019

После доработки 11.03.2019

Принята к печати 20.03.2019

АННОТАЦИЯ

Обзор посвящен впервые описанному И. И. Шмальгаузену явлению филогенетической иммобилизации – снижению эволюционной пластичности в результате стабилизирующего отбора и фиксации вредных мутаций с эффектом, зависящим от местообитания. Приведены примеры иммобилизации, предложена их классификация. Рассмотрена роль стабильности среды обитания и морфологической консервативности в возникновении иммобилизации. Обсуждается роль представления об иммобилизации для решения проблем теории эволюции, возможность использования иммобилизации в селекции и проблема сохранения таксонов со сниженной эволюционной пластичностью.

Ключевые слова: эволюция, пластичность, стазис, иммобилизация, рутинизация, реликт, живые ископаемые, вымирание.

Со времени выхода знаменитой книги Дарвина [Darwin, 1859] широко распространено мнение, что все живые существа непрерывно эволюционируют. Большинство биологов, сознательно или подсознательно, полагают, что каждый биологический вид и даже каждая популяция постоянно стремятся измениться, прогрессировать или адаптироваться к среде обитания. Есть и единичные сторонники представления о постепенном “старении видов”; они считают, что “вид изменяется в определенных направлениях, даже если сформировавшиеся направления нерациональны и ведут к вымиранию” [Попов, 2008, с. 181].

Однако в противовес представлению о постоянной эволюции все чаще высказывают-

ся идеи об относительно коротких периодах быстрой эволюции и длительных периодах относительной стабильности видов (монографии: [Cuvier, 1812 (цит. по: [Кювье, 1937]); de Vries, 1901 (цит. по: [де-Фриз, 1932]); Goldschmidt, 1940; Willis, 1940; Никольский, 1980; Eldredge, 1985; Расницын, 1987; Matsuda, 1987; Стегний, 1993]). Вопрос о реальности быстрой эволюции и эволюционного стазиса обсуждался весь XX век (монографии: [Воронцов, 1999; Колчинский, 2002; Gould, 2002; Назаров, 2005]).

Этот вопрос окончательно решился в последние годы, когда были собраны многочисленные подтверждения существования эволюционного стазиса и выявлены его причины

[Загороднюк, 2001; Merila et al., 2001; Алтухов, 2003; Северцов, 2004, 2008; Hansen, Houle, 2004; Щербатов, 2005; Eldredge et al., 2005; Estes, Arnold, 2007; Артамонова, Махров, 2008; Flegel, 2008; Kaplan, 2009; Wagner, 2011; Shcherbakov, 2012; Haller, Hendry, 2013; Rollinson, Rowe, 2015].

Обнаружены и многочисленные факты быстрых эволюционных изменений, в частности, под влиянием деятельности человека (обзоры: [Palumbi, 2001; Cox, 2004; Reznick et al., 2004; Carroll, 2008; Darimont et al., 2009; Franks, Hoffmann, 2012; Артамонова, Махров, 2015; Мина, 2015]). Оказалось, что механизм таких изменений – это отбор, а не макромутации, как предполагалось многими биологами XX века.

Таким образом, обычно популяции и виды находятся в динамическом равновесии и выходят из него при появлении нового вектора отбора или изменении интенсивности имевшихся векторов. Однако ряд групп живых организмов в какой-то степени утратили способность эволюционировать и частично – эволюционную пластичность. Процесс утраты эволюционной пластичности под действием стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузен [1945, 1947] назвал филогенетической иммобилизацией (далее, для краткости, просто “иммобилизация”). А. А. Любищев [1982] в статье, написанной в начале 1946 г., назвал это явление рутинизацией (видимо, во время подготовки этой работы он еще не имел возможности ознакомиться со статьей И. И. Шмальгаузена).

К сожалению, понятие “иммобилизация” вскоре после своего появления подверглось жестокой и необъективной (политически мотивированной) критике на печально знаменитой сессии ВАСХНИЛ 1948 г. [Митин, 1948]. После этой сессии И. И. Шмальгаузен был снят с руководящих должностей, и испытывал значительные проблемы с публикацией научных работ [Воробьева, Феоктистова, 2009]. В частности, статья с защитой понятия “иммобилизация”, подготовленная после сессии ВАСХНИЛ, вышла в свет только через много лет после смерти ученого [Шмальгаузен, 1990]. Однако даже административное давление не заставило И. И. Шмальгаузена отказаться от понятия “иммобилизация” – он использовал этот термин при изложении своих взглядов в начале 1950-х годов в письме к К. Уоддингтону [Levit, 2007] и в напи-

санной в это же время, но опубликованной много позже, статье [Шмальгаузен, 1982].

Хотя современных исследователей интересует проблема “эволюции способности к эволюции”, они обычно сосредоточены на описании усиления эволюционной пластичности в ходе эволюции (обзоры: [Завадский, Колчинский, 1977; Conrad, 1983; Kirschner, Gerhart, 1998; Wagner, Draghi, 2010]). Сужение эволюционной пластичности в современных работах, как правило, рассматривается только как следствие специализации, т. е. возникновения адаптаций “к узким, определенным и не варьирующим условиям среды” [Северцов, 1939, с. 304]. Между тем А. А. Любищев [1982] четко различал рутинизацию и специализацию. Продолжая его мысль, можно сказать, что рутинизация (иммобилизация), в отличие от специализации, – это процесс не возникновения, а эволюционного закрепления адаптаций.

Думается, что в значительной степени из-за недоучета явления иммобилизации “Остается трудной проблемой, почему организмы некоторых видов остаются эвритошными, в то время как организмы в других кладах остаются стеношошными” [Eldredge, 1985, p. 199].

Однако, поскольку явление иммобилизации существует, целый ряд ученых обнаруживали его, но обозначали другими терминами (“inelastic” taxa [Stanley, 1979] и “консервация признаков” [Клюге, 2012]). В настоящем обзоре приведены результаты изучения экологии, морфологии, а также генетического разнообразия организмов, в эволюции которых имела место иммобилизация. Мы начнем изложение с описания примеров иммобилизации, назовем возможные причины этого явления и в конце работы осветим его значение для экологии, теории эволюции и практики.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТАКСОНОВ, ПРОШЕДШИХ ИММОБИЛИЗАЦИЮ

Филогенетические реликты, или “живые ископаемые”. Филогенетические реликты характеризуются морфологической обособленностью, малым количеством подчиненных систематических единиц и географо-экологической изолированностью [Родендорф, 1959]. Обычно в литературе для обозначения этих групп организмов используется более образный и ме-

нее четко определенный термин “живые ископаемые” (‘living fossil’) (обзоры: [Eldredge, Stanley, 1984; Schopf, 1984; Гиляров, 1985; Grandcolas et al., 2014]).

Однако недавно предложены точные определения “живых ископаемых” [Herrera-Flores et al., 2017; Bennett et al., 2018]. Согласно одному из них, для “живых ископаемых” характерны статистически значимая низкая скорость морфологической эволюции и морфологический консерватизм [Herrera-Flores et al., 2017]. Это определение достаточно хорошо согласуется с представлением о филогенетических реликтах [Родендорф, 1959], и далее мы будем использовать именно его.

Замедление морфологической эволюции для классического примера “живого ископаемого” – целаканта (*Latimeria*), показано статистически [Cavin, Guinot, 2014]. Отметим, что для “живых ископаемых” характерна низкая скорость как видообразования, так и вымирания. Это статистически доказано для группы “целаканты *Latimeria* sp. + двоякодышащие (*Dipnoi*)”, крокодилов и гаттерии (*Sphenodon*) [Alfaro et al., 2009].

Следует обратить внимание, что на ранних стадиях эволюции будущие “живые ископаемые” могут не уступать или незначительно уступать по скорости эволюции “обычным” родственникам. Это видно при сравнении костистых рыб (Teleostei) и костных ганоидов (Holostei) по скорости эволюции и способности к эволюционным инновациям в размере и форме [Clarke et al., 2016]. Аналогичная закономерность выявлена у рептилий группы Rhynchocephalia: скорость эволюции вымерших представителей этой группы была выше, чем у единственного ныне живущего ее представителя – гаттерии, *Sphenodon punctatus* (Gray, 1842) [Herrera-Flores et al., 2017]. То есть снижение скорости эволюции (иммобилизация) может происходить не в момент возникновения таксона, а позже.

Важно подчеркнуть также, что морфологический консерватизм не исключает быструю эволюцию по другим признакам. Как отмечал еще Б. Б. Родендорф, для филогенетических реликтов характерна односторонность эволюционных изменений: “Односторонность приспособлений реликтов заключается в изменениях лишь некоторых сторон организации – их онтогенеза, размножения, улуч-

шения некоторых функций, развития различных защитных черт. Особенно важно то, что черты совершенных приспособлений филогенетических реликтов прежде всего заключаются в совершенствовании физиологических особенностей – морфологическое отражение этих приспособлений не всегда резко выражено и трудно различимо” [1959, с. 50].

Современные молекулярно-генетические данные подтвердили, что морфологический консерватизм “живых ископаемых” может сочетаться с быстрой эволюцией по другим признакам. Так, молекулярная эволюция целаканта в среднем шла значительно медленнее, чем других эволюционных линий позвоночных [Amemiya et al., 2013; Takezaki, Nishihara, 2016]; у целаканта замедлена, в частности, эволюция генов, оказывающих значительное влияние на морфологию [Amemiya et al., 2010; Lang et al., 2010]. Однако замедленная эволюция характерна не для всех изученных генов целаканта (обзор: [Casane, Laurenti, 2013]).

В настоящее время есть данные о пониженной скорости эволюции некоторых участков генома и у других “живых ископаемых” – осетровых [Krieger, Fuerst, 2002], ланцетника [Yue et al., 2014], химеры [Venkatesh et al., 2014], пресноводных жемчужниц [Bolotov et al., 2016].

Похоже, эволюция последовательностей ДНК, не влияющих напрямую на морфологию, у филогенетических реликтов может не замедляться или даже ускоряться, как показано для контрольного региона митохондриальной ДНК гаттерии [Hay et al., 2008; Subramanian et al., 2009]. В геноме целаканта обнаружены перемещения мобильных генетических элементов [Chalopin et al., 2014; Naville et al., 2015]. Для ряда “живых ископаемых” описаны относительно недавние генетическая дивергенция и видообразование [Suno-Uchi et al., 1997; Mathers et al., 2013 и ссылки в этой работе; Yamazaki, Goto, 2015].

Как компенсация стабильности морфологических признаков, у филогенетических реликтов часто возникает разнообразие жизненных стратегий, способов размножения, увеличивается физиологическая пластичность. Так, разнообразие жизненных стратегий типично для миног (обзор: [Махров, Попов, 2015]) и осетровых рыб [Артюхин, 2008]. У щитня *Triops cancriformis* (Bosc, 1801) известны популяции,

состоящие как из гермафродитов, так и из гермафродитов и самцов [Zierold et al., 2007]. Для мечехвостов (Limulacea) характерны широкий пищевой спектр и эвригалинность [Kin, Wlażejowski, 2014]. Однако такая пластичность, как мы увидим ниже, несвойственна реликтовым видам и внутривидовым группам.

Реликтовые виды (и внутривидовые группы). Реликтовые виды – это “виды со стабильной или снижающейся численностью; это условие предполагает потерю агрессивности и уменьшение способности адаптироваться с последующим сокращением ареала, уменьшение способности к изменчивости, сужение экологической толерантности и, возможно, существование в рефугиуме” [Fruхell, 1962, p. 115]. Для реликтовых видов характерна также замедленная скорость морфологической эволюции (обзор: [Бирштейн, 1947]).

В цитируемом выше обстоятельном обзоре по реликтам [Fruхell, 1962] также специально отмечено, что пониженное генетическое разнообразие (restricted genetic variability) не обязательно присуще реликтовым видам. Это было подтверждено и в последующих работах [Ayala et al., 1973; Stepien et al., 2001]. Однако изучение реликтовых видов и популяций пошло в основном как раз по методологически более легкому пути оценки генетического разнообразия.

Тем не менее данные о пониженной способности к освоению новых местообитаний и конкурентоспособности у реликтовых форм в литературе все-таки есть. В частности, есть сведения о пониженной способности к адаптации у реликтового веслоногого ракообразного *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) по сравнению с инвазийным *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) [Вежновец и др., 2012].

Изучение послеледниковой колонизации лососевидных рыб показало, что более активно расселяются особи из крупных рефугиумов, чем особи из небольших [Боровикова, Махров, 2014; Боровикова, Малина, 2018]. При этом небольшие рефугиумы, как правило, располагаются значительно ближе к заселяемым регионам, обычно – в пределах заселяемого бассейна.

Недавно обнаруженная уникальная пресноводная популяция моллюска-бурильщика *Lignopholas fluminalis* (Blanford, 1867) обитает только в участке обширной водной си-

стемы, относительно недавно бывшем частью морской акватории [Bolotov et al., 2018]; широкого распространения этой формы в пресных водах не произошло.

То есть в отличие от филогенетических реликтов, для которых характерна относительно высокая физиологическая пластичность, популяции небольших рефугиумов, адаптировавшись к обитанию в определенном местообитании, в значительной степени теряют способность к адаптации к другим условиям среды. Этот процесс, видимо, происходит во всех случаях, когда популяция заселяет какое-либо достаточно специфическое местообитание.

Эндемики из необычных местообитаний. Многочисленные работы посвящены эволюции живых организмов таких уникальных местообитаний, как пещеры (обзор: [Wilkens, Strecker, 2017]) и термальные источники (обзоры: [Болотов и др., 2012, 2016]). Обитающие в этих необычных условиях популяции, как правило, уже не способны адаптироваться в других экосистемах.

И. Н. Болотов и сотр. [2016] очень точно назвали это явление “эволюционной ловушкой”. Но этот термин уже применен для обозначения другого явления [Schlaepfer et al., 2002]. Поэтому мы предлагаем заменить его понятием “эволюционная яма” (evolutionary hollow), и как показал анализ литературы – это весьма распространенное явление.

Известно множество примеров заселения северных экосистем тропическими видами, этот процесс получил специальное название – “экваториальная помпа” [Valentine, 1968; Мейен, 1987]. Но при этом расселение с севера на юг – очень редкое явление [Кафанов, 1978]. Даже виды, возникшие в умеренных водах Тихого океана, но прошедшие через Северный Ледовитый океан, остановились на границе арктических вод и умеренных вод Атлантики [Махров, Лайус, 2018].

М. М. Кожов [1956] в специальной работе показывает, что литоральные виды, обитающие в Байкале, легко приживаются в других водоемах, однако это свойство не распространяется на виды и даже разновидности, обитающие в глубинах Байкала, – в других экосистемах они не встречаются.

Рутинизация. В некоторых случаях имбиологизация наблюдается у широко распространенных видов, которые не приурочены

к каким-либо специфическим местообитаниям. Более того, в некоторых случаях это ключевые виды экосистем, достигающие высокой численности. Но при изменении условий среды оказывается, что адаптивная пластичность этих видов невелика, и их численность резко падает. Для обозначения этих случаев иммобилизации больше всего подходит предложенный А. А. Любищевым термин “рутинизация”. При рутинизации утрачивается способность адаптироваться к некоторым факторам среды, которая была у предков данной формы, но длительное время не использовалась.

Рутинизацию достаточно сложно выявить – для этого нужно знать филогению группы и иметь данные о признаках, хорошо отражающих адаптацию к условиям обитания. Наиболее четко рутинизация видна, когда в ходе эволюции число жизненных (экологических) форм снижается. Все же и в этом случае надо доказать, что происходит не специализация, а рутинизация.

Так, ряд видов и родов лососевидных рыб отличаются от предковых крайне пластичных таксонов малым числом экологических форм и относительно низким морфологическим разнообразием. Это атлантический лосось (*Salmo salar* Linnaeus, 1758), тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*), паляя Световидова (*Salvelinus svetovidovi* Chereshnev & Skopets, 1990), сахалинский таймень (*Parahucho perryi* (Brevoort, 1856)) и чир (*Coregonus nasus* (Pallas, 1776)) [Makhrov, 2017].

Интересно, что некоторые из этих форм сохранили в небольшой степени способность образовывать экологические формы, характерные для предков. Например, атлантический лосось, обычно ведущий проходной образ жизни, в некоторых реках и маленьких озерах образует жилую форму. Причина редкости этой формы – нарушения развития гонад самок и высокая смертность развивающейся икры [Махров и др., 2013]. Однако представить, как эти признаки могли появиться в результате отбора, невозможно. Очевидно, что мы имеем дело с рутинизацией: атлантический лосось столь долго вел проходной образ жизни, что в значительной степени потерял способность образовывать мелкие жилые формы.

Большинство видов миног представлено проходной и жилой формами. Известен случай, когда жилая форма, относительно

недавно произошедшая от проходной, утратила способность адаптироваться к обитанию в соленой воде [Beamish, 1985]. Очень трудно вообразить себе отбор на утрату адаптации к соленой воде, так что и в данном случае, видимо, мы имеем дело с рутинизацией.

Возможно, примером рутинизации может быть также утрата способности к выходу на сушу у некоторых видов хвостатых амфибий рода амбистом (*Ambystoma*); в этих случаях воспроизводство обеспечивается неотенической формой, проводящей всю жизнь в воде (аксолотль). Один из утративших способность к метаморфозу видов – мексиканская амбистома *Ambystoma mexicanum* (Shaw & Nodder, 1798), получил широкую известность [Voss et al., 2009].

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ВЫЖИВАНИЯ ПРОШЕДШИХ ИММОБИЛИЗАЦИЮ ТАКСОНОВ И ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ИММОБИЛИЗАЦИИ

Экологические причины выживания таксонов после иммобилизации. Обитание в относительно стабильной среде считается основной причиной замедления эволюции (обзор: [Рубцов, 1945]). Это положение справедливо для большинства организмов. Для таксонов, прошедших иммобилизацию, стабильная среда обитания уже необходима, поскольку их способность адаптироваться к новым условиям ограничена.

Создается впечатление, что для реликтовых таксонов важнее стабильность среды обитания биотической, чем абиотической. Действительно, согласно “гипотезе Черной Королевы” (“Red Queen’s Hypothesis”) [Van Valen, 1973], виды вынуждены эволюционировать, чтобы отвечать на эволюционные инновации взаимодействующих с ними видов – хищников, конкурентов и паразитов.

Неудивительно поэтому, что часто филогенетические реликты обитают в местообитаниях с жесткими абиотическими условиями, но с бедной биотой. Яркий пример – растение *Welwitschia mirabilis* Hook. f., 1862, растущее в пустыне Намиб в Африке [Henschel, Seely, 2000].

В некоторых случаях филогенетические реликты уходят от конкуренции с другими видами, занимая экстремальную абиотическую ми-

кросреду обитания. Так, гинкго (*Ginkgo biloba* Linnaeus, 1771) с конца мелового периода обитает на нестабильных грунтах по берегам рек [Royer et al., 2003]. Водный режим рек, а также расположение камней на порогах, где обитают пресноводные жемчужницы, постоянно меняются [Веселов, Калюжин, 2001].

Интересно, что оба филогенетических реликта используют для адаптации к постоянным изменениям микросреды одинаковую стратегию, кардинально отличающуюся от обычной стратегии обитателей нестабильных местообитаний. И гинкго, и жемчужница выживают в неблагоприятные периоды за счет высокой физиологической пластичности и имеют долгую продолжительность жизни, позволяющую дожить до благоприятного для размножения периода [Bauer, 1987; Royer et al., 2003]. Поразительным долголетием отличаются и реликтовое растение *Welwitschia mirabilis* – известны экземпляры с точно определенным возрастом 500–600 лет, и особи, чей возраст оценивается в 2000–3000 лет [Henschel, Seely, 2000].

Гинкго отличается высокой устойчивостью к насекомым, грибам, бактериям и вирусам [Royer et al., 2003]. Пресноводные жемчужницы, видимо, тоже высокоустойчивы к патогенам, поскольку известны только отдельные случаи паразитирования на них горчаков [Smith, Hartel, 1999; Клишко, 2012] и пиявок [Bolotov et al., 2015]. Можно предположить, что у обоих филогенетических реликтов имеет место неспецифическая устойчивость к патогенам.

Таким образом, филогенетические реликты в значительной степени уходят от антагонистических взаимодействий с другими организмами, а к абиотической среде они приспособились миллионы лет назад. Можно сказать, что для этих организмов характерно снижение интенсивности борьбы за существование. Это мнение, высказанное нами ранее в работе по жемчужницам [Махров и др., 2016], подверглось критике: “Ошибочность этой позиции очевидна: в процессе онтогенеза живой организм может лишь в некоторых пределах изменять свою активность (ослаблять или усиливать)…, но не может полностью прекратить свое взаимодействие (в том числе обмен веществ) со средой обитания (внешними биотическими и абиотическими факторами), в противном случае он умирает” [Савинов, 2017].

Понятно, что это возражение основано на недоразумении: А. Б. Савинов пишет о всей совокупности взаимоотношений организма со средой. Мы же в своей работе писали только об антагонистических проявлениях этого взаимодействия, объединяемых в понятие “борьба за существование”, а эта борьба может протекать без ущерба для организма. Ч. Дарвин писал о борьбе за существование: “эта война в природе не непрерывна” (“the war of nature is not incessant”) [Darwin, 1859, p. 79].

Консервативность морфологии как причина иммобилизации. Как подчеркивается в фундаментальных работах [Родендорф, 1959; Schopf, 1984; Herrera-Flores et al., 2017], консервативность морфологии – основная черта филогенетических реликтов.

В одном из этих обзоров рассматриваются три возможные причины этой консервативности [Schopf, 1984, p. 277, 278]: “генерализованные признаки могут иметь ограниченный размах изменчивости”; “механические ограничения в ходе развития могут сильно ограничить эволюционный потенциал некоторых признаков” и “гетерохрония в развитии”.

Скорее всего, есть и другая причина консервативности морфологии филогенетических реликтов (и реликтовых форм вообще). Как мы отмечали выше, иммобилизация может происходить не в момент возникновения таксона, а позже. Многие современные реликтовые группы на ранних стадиях филогенеза отличались высокой морфологической пластичностью; это хорошо показано для почти вымерших рептилий группы Rhynchocephalia, к которой принадлежит гаттерия [Herrera-Flores et al., 2017].

Видимо, мощным толчком к снижению пластичности морфологии служит глобальное поражение в конкуренции с другой, как правило, филогенетически более молодой группой (группами). Потерпевшая поражение группа сохраняется в небольшом числе узких экологических ниш (или единственной нише) и представлена небольшим числом соответствующих этим нишам морфотипов (или единственным морфотипом). Попытки выхода за пределы этих ниш с соответствующим изменением морфологии обречены из-за конкуренции, поэтому начинается мощный стабилизирующий отбор, направленный на пресечение таких попыток.

Генетические причины иммобилизации: стабилизирующий отбор и вредные мутации с эффектом, зависящим от местообитания. И. И. Шмальгаузен [1945] считал причиной иммобилизации действие стабилизирующего отбора. Это продемонстрировано в серии блестящих экспериментальных работ Г. Ф. Гаузе [1984]. Сужение эволюционной пластичности в результате стабилизирующего отбора в этих экспериментах происходило за счет вновь возникших мутаций. Но оно может происходить, конечно, и из-за генетической ассимиляции, которая представляет собой стабилизирующий отбор уже имеющихся в популяции аллелей [Bateman, 1959]. К сожалению, упомянутая работа, полностью раскрывшая механизм генетической ассимиляции, не известна некоторым теоретикам, считающим поэтому это явление проявлением наследования благоприобретенных признаков.

Таким образом, сужение эволюционной пластичности происходит за счет фиксации определенных аллелей (уже имевшихся в популяциях или вновь возникших в результате мутаций). Как очень четко сформулировал выдающийся эволюционист В. В. Хлебович, “наследственная фиксация фланга модификационной изменчивости есть результат выпадения (или инактивации) альтернативной наследственной программы” [2012, с. 100].

А. Г. Креславский [1994] назвал мутации, ограничивающие адаптивные способности своих носителей, псевдонейтральными. Позже в теоретической работе для таких мутаций использовано более точное, но слишком длинное название – “вредные мутации с эффектом, зависящим от местообитания” [Kawecki, 1997].

Таким образом, фиксация псевдонейтральных мутаций (точнее, аллелей), видимо, является основным механизмом иммобилизации. А. Г. Креславский [1994] в своей работе обсуждает интересный пример сужения адаптивной пластичности у ивового листоеда (*Lochmaea carpeae* (Linnaeus, 1758)). В некоторых популяциях этого вида фиксирован аллель, гомозиготные носители которого гибнут при развитии на березе (*Betula*), развиваются только на иве (*Salix*). Адаптивных преимуществ у носителей этого аллеля не обнаружено. Гомозиготные носители альтернативного аллеля и гетерозиготы могут развиваться как на березе, так и на иве.

Подобных примеров в литературе много. При разведении организмов в искусственных условиях среды часто утрачиваются адаптивные особенности, нужные для обитания в дикой природе [Артамонова, Махров, 2006]. Возможно, в лабораторных условиях возникла одна из мутаций, ведущих к исчезновению метаморфоза у *Ambystoma mexicanum* [Voss, Shaffer, 2000].

Отметим, что фиксация псевдонейтральных аллелей не обязательно вызвана стабилизирующим отбором, она может быть и следствием “дрейфа генов” или эффекта основателя. Но эти два случая не всегда различимы. В эксперименте на *Escherichia coli* (Escherich, 1885) [Cooper, Lenski, 2000] установлено, что утрата адаптации к одному фактору среды может быть прямым следствием адаптации к другому фактору. В эксперименте над другой бактерией, *Pseudomonas fluorescens* Migula 1895, показано, что скорость потери неиспользуемого признака (способности плавать) зависит от доступности ресурса (resource availability) [Hall, Colegrave, 2008].

Изучение генетических механизмов, ведущих к редукции глаз у пещерных животных, показало, что эта редукция в одних случаях вызвана отбором, в других – фиксацией псевдонейтральных мутаций [обзор: Rétaux, Casane, 2013]. Обзор исследования причин исчезновения неиспользуемых признаков дает основание полагать, что роль отбора в этом процессе велика [Lahti et al., 2009].

Наконец, иммобилизация может быть следствием не мутаций в отдельных генах, а результатом крупных перестроек генома. Выше уже упоминались таксоны лососевидных рыб с узким спектром фенотипического разнообразия. Все они в ходе эволюции претерпели крупные перестройки кариотипа – попарные слияния нескольких хромосом [Зелинский, Махров, 2002; Makhrov, 2017]. Видимо, в ходе таких перестроек “ломались” генетические механизмы, обеспечивающие возникновение некоторых вариантов фенотипа. В экспериментах на дрозофиле показано, что хромосомные перестройки ведут к изменению режима функционирования регуляторных последовательностей генома [Чадов и др., 2004].

Ранее ряд авторов [Навашин, Чуксанова, 1970; Nikolsky, 1976; Никольский, 1980; Qumsiyeh, 1994] для разных групп организмов

отмечали корреляцию низкого числа хромосом и сужение спектра экологического и морфологического разнообразия. Обычно такое сужение спектра считали специализацией. Такое объяснение возможно, если снижение числа хромосом в эволюции происходит постепенно, и весьма маловероятно в случае одновременного слияния ряда хромосом.

Существует ли “старение видов”? Изучив монографии, затрагивающие эту проблему [Давиташвили, 1969; Попов, 2008; Роров, 2018], мы с удивлением обнаружили, что нет никаких аргументов (ни наблюдений в природе, ни экспериментов) в пользу представления о “старении видов”, которое опирается только на высказывания некоторых авторитетных, но давно покойных ученых (в основном палеонтологов). Большинство фактов, рассматриваемых как свидетельства “старения видов”, легко объясняется в рамках понятия об иммобилизации.

В настоящее время понятие “старение видов” практически не используется. Но, к сожалению, весьма сомнительные или даже просто ошибочные “доказательства” “склонности к вымиранию” приведены в недавно изданной книге Ю. В. Чайковского [2018]. Он считает, что из-за этой “склонности” вымерли стеллерова корова (*Hydrodamalis gigas* (Zimmermann, 1780)) и зубр (*Bison bonasus* (Linnaeus, 1758)).

Однако никаких оснований считать, что стеллерова корова проявляла “склонность к вымиранию” до встречи с человеком, нет. Ископаемые находки этого вида возрастом в несколько тысяч лет известны с Командорских и Алеутских островов [Савинецкий, 2000]. Недавно кость стеллеровой коровы найдена на о-ве Святого Лаврентия, расположенного между Чукоткой и Аляской. Радиоуглеродный анализ показал, что эта особь жила 1030–1150 лет назад и принадлежала к другой популяции, нежели особи с Командорских островов [Cregar et al., 2014]. Таким образом, совсем недавно стеллерова корова была широко распространена, но была истреблена людьми. “Возле Командорских о-вов стеллерова корова сохранилась лишь потому, что они были безлюдными в то время: камчадалам не были известны, а алеуты посещали острова случайно” [Калякин, 2002, с. 9].

А зубр, как известно, вообще не вымер, а сохранен усилиями многих энтузиастов

и быстро увеличивает свою численность. Хотя на Кавказе обитает гибридная популяция, возникшая от европейских и американских основателей, в Центральной России живет чистокровный европейский зубр [Перерва, 1992].

Следует особо отметить, что теория иммобилизации, развиваемая в данной работе, принципиально отличается от представлений о “старении видов” и “склонности к вымиранию”. Иммобилизация всегда затрагивает только часть признаков таксона, не нарушает часть комплексов адаптаций, и поэтому претерпевший иммобилизацию таксон способен неограниченно долго существовать хотя бы в одной экологической нише. А согласно представлению о “стареющих видах”, эти виды неизбежно вымирают.

Несомненно, концепция “старения видов” сыграла определенную положительную роль, она привлекла внимание ученых к проблеме снижения эволюционной пластичности таксонов. Однако в современном понимании реликтовая концепция “склонность к вымиранию” играет отрицательную роль и способна дезориентировать специалистов по охране природы.

ЗНАЧЕНИЕ ИММОБИЛИЗАЦИИ ДЛЯ ЭКОЛОГИИ, ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ И ПРАКТИКИ

Теоретическое значение иммобилизации.

Как нам представляется, теория иммобилизации позволяет подойти к решению не только проблемы “старения видов”, но и нескольких других длительное время обсуждаемых задач теории эволюции.

Так, с начала XX в. продолжается противостояние сторонников постепенной и скачкообразной эволюции (монографии: [Колчинский, 2002; Gould, 2002]). Реальность и того, и другого способа эволюции не подлежит сомнению. Например, у рыб известны как многочисленные примеры постепенной дивергенции форм (монографии: [Мина, 1986; Дгебуадзе, 2001]), так и прекрасные примеры скачкообразной эволюции, самый яркий из них – полиплоидия (монографии: [Васильев, 1985; Алтухов, 2003]). Обе модели “совмещаются” в том случае, если признаки новой формы, возникшей в результате постепенной эволюции, закрепляются в результате псевдонейтральной мутации, как это

произошло у ряда видов лососевидных рыб [Makhrov, 2017]. Становится ясной роль крупных мутаций в эволюции. Они сами по себе не ведут к возникновению новых фенотипических признаков, но способны разрушить одни комплексы фенотипических признаков, сохранив и закрепив другие. Это пример того, что С. Лем [1987, с. 69] описал как “творение посредством разрушения и вызванной им перестройки системы”.

Факты замедления молекулярной эволюции у реликтовых форм полностью опровергают “гипотезу молекулярных часов”. Это “престарелая” гипотеза, как ни странно, до сих пор популярна, хотя за десятки лет своего существования не нашла ни одного экспериментального подтверждения. Ряд доказательств ошибочности “гипотезы молекулярных часов” опубликован ранее [Артамонова, Махров, 2006; Bolotov et al., 2017; Артамонова и др., 2018; Махров, Лайус, 2018].

Низкая скорость вымирания филогенетических реликтов [Alfaro et al., 2009] в значительной степени может объясняться их иммобилизацией. Часто примитивные формы вымирают из-за конкуренции со своими более прогрессивными потомками (пример – сумчатые млекопитающие, вытесняемые плацентарными). Но иммобилизованные формы обычно не дают начало новым группам и поэтому не страдают от конкуренции со своими потомками.

В настоящее время причины, вызывающие широкое распространение полиплоидии во многих группах организмов, являются предметом дискуссий [Madlung, 2013]. Представляется вероятным, что возникновение полиплоидов, по крайней мере в некоторых случаях, — одно из проявлений иммобилизации. К ним можно отнести и клональное размножение. “Клональная репликация геномов (путем митоза) может рассматриваться как оппортунистическая генетическая тактика, которая приносит явный успех за короткое время” [Avisé, 2008, p. 32]. В случае полиплоидии и клонального размножения происходит стабилизация удачных генетических комбинаций, в том числе гибридных.

Использование иммобилизации в селекции. Растениеводы издавна используют вегетативное размножение для сохранения и размножения удачных генотипов. В последнее

время клональное размножение используется и в рыбоводстве [Балашов и др., 2017].

Другой способ фиксации нужного признака, используемый селекционерами, — отбор, совмещенный с жестким инбридингом. Таким путем выведены, в частности, порода свиней (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) — украинская степная белая [Иванов, 1964], и порода радужной форели (*Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792)) — “Росталь” [Терентьева, 1995].

Важно отметить, что как породы, так и природные таксоны, прошедшие стадию иммобилизации, сохраняют возможность адаптивной эволюции по некоторым признакам. Фертильность триплоидных гибридов карася и карпа выше, если они получены от диплоидных гибридных самок, прошедших длительное гиногенетическое воспроизводство [Балашов и др., 2017]. Порода радужной форели “Росталь” сохранила относительно высокий уровень генетического разнообразия, некоторые аллели микросателлитных локусов возникли в этой породе заново, видимо, из-за усиления рекомбинации [Артамонова и др., 2016].

Проблема сохранения природных форм, претерпевших иммобилизацию. Проблема сохранения реликтовых таксонов давно осознана, и мероприятия по их спасению разрабатываются специалистами [Habel, Assmann, 2010]. Некоторые изложенные выше представления об иммобилизации могут быть полезны для сохранения реликтовых видов.

Как было отмечено выше, для филогенетических реликтов, судя по всему, более существенно изменение среды биотической, чем абиотической. Это справедливо и для реликтовых популяций. Видимо, именно неблагоприятная биотическая среда затормозила продвижение видов, вышедших из умеренных вод Тихого океана, прошедших Арктику, но остановившихся на границе умеренных вод Атлантики [Махров, Лайус, 2018].

Кроме того, результаты исследования пресноводных жемчужниц [Махров и др., 2016] показывают, что популяции таких видов могут отвечать на изменение среды обитания по принципу “все или ничего”, быстро вымирая при относительно небольшом изменении какого-либо фактора.

Иммобилизация может объяснить особую уязвимость видов изолированных (в частности, островных) экосистем к нарушениям

среды обитания. Основную опасность для этих экосистем представляет вселение чужеродных видов, особенно *Homo sapiens*.

Экологические особенности видов, прошедших рутинизацию, и проблема их выявления. Если реликтовые виды обычно легко идентифицируются, то виды, которые в филогенезе прошли стадию рутинизации, выявить гораздо сложнее. Эти виды часто имеют высокую численность, играют важную роль в экосистемах. Однако они иногда не могут приспособиться к изменению среды обитания, вызванному воздействием человека.

В частности, украинская минога (*Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931)), представленная только жилой формой, включена в настоящее время в “Красную книгу Российской Федерации” [2001] под категорией 2 “сокращающиеся в численности”. В то же время миноги рода *Lethenteron*, представленные как проходной, так и жилой формой, имеют гораздо большую численность и даже являются объектом промысла. При этом большую численность имеют и многие популяции рода *Lethenteron*, представленные только жилой формой [Makhrov et al., 2013].

Возможно, именно рутинизация может объяснить резкие взлеты и падения численности, отмеченные у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) [Bakhalova et al., 2016], и вымирание в последние годы некоторых западно-европейских популяций обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758)), [Surov et al., 2016]. Однако для доказательства этого необходимы дальнейшие исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До недавнего времени считалось, что “... пока известен лишь один эффективный механизм торможения эволюции – адаптивный компромисс...” [Расницын, 2015, с. 107]. Не вызывает сомнений, что иммобилизация также может быть эффективным механизмом торможения эволюционного процесса.

Со значительной долей условности можно выделить три группы таксонов, различающихся по эволюционной пластичности. Наиболее распространены таксоны, в стабильных условиях находящиеся в состоянии эволюционного стазиса, но способные эволюциониро-

вать при значительном изменении среды обитания (обзор: [Артамонова, Махров, 2008]). В постоянно и непредсказуемо меняющихся условиях среды обитают формы, непрерывно эволюционирующие, но редко образующие новые виды [Дгебуадзе, 2001; Artamonova, Makhrov, 2016]. И, наконец, есть группа форм, описываемых в настоящей работе, которые обитают в стабильной среде и в значительной степени утратили способность эволюционировать, претерпели иммобилизацию.

Автор признателен Ю. П. Алтухову, В. С. Артамоновой, И. Н. Болотову, В. Е. Гохману, Ю. Ю. Дгебуадзе, Ю. П. Зелинскому, А. Г. Креславскому, Д. Л. Лайусу, А. Б. Савинову, В. М. Спицыну, В. В. Сулову, В. С. Фридману за обсуждение затрагиваемых в статье вопросов. Работа выполнена в рамках госзадания (тема 6: Экология и биоразнообразие водных сообществ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) при частичной поддержке Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Перспективные физико-химические технологии специального назначения” (проект И. Н. Болотова).

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
- Артамонова В. С., Махров А. А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. 2006. Т. 42, № 3. С. 310–324. [Artamonova V. S., Makhrov A. A. Unintentional genetic processes in artificially maintained populations: proving the leading role of selection in evolution // Russ. J. Genetics. 2006. Vol. 42. P. 234–246.]
- Артамонова В. С., Махров А. А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической эволюции: тр. конф. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007 г., г. Москва. М., 2008. С. 381–403.
- Артамонова В. С., Махров А. А. Эволюционные процессы в современных популяциях // Использование молекулярно-генетических методов в исследованиях водных экосистем и охраны здоровья человека: материалы VIII Науч.-практ. шк. для молодых ученых и аспирантов по проблемам молекулярной экологии и эволюции. Борок, 25–31 октября 2015 г. Кострома, 2015. С. 36–55.
- Артамонова В. С., Колмакова О. В., Кириллова Е. А., Махров А. А. Филогения лососевидных рыб (*Salmonoidae*) по данным анализа митохондриального гена *COI*

- (баркодинг) // Сиб. экол. журн. 2018. № 3. С. 293–310. [Artamonova V. S., Kolmakova O. V., Kirillova E. A., Makhrov A. A. Phylogeny of salmonoid fishes (Salmonoidei) based on mtDNA COI gene sequences (barcoding) // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11. P. 271–285.]
- Артамонова В. С., Янковская В. А., Голод В. М., Махров А. А. Генетическая дифференциация пород радужной форели (*Parasalmo mykiss*), разводимых в Российской Федерации // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН. 2016. Вып. 73. С. 25–45.
- Артюхин Е. Н. Осетровые (экология, географическое распространение и филогения). СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2008. 137 с.
- Балашов Д. А., Рекубратский А. В., Дума Л. Н., Иванёха Е. В., Дума В. В. О плодовитости триплоидных гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio*) с карпом (*Cyprinus carpio* L.) // Онтогенез. 2017. Т. 48, № 5. С. 405–412. [Balashov D. A., Recoubratsky A. V., Duma L. N., Ivanekha E. V., Duma V. V. Fertility of Triploid Hybrids of Prussian Carp (*Carassius gibelio*) with Common Carp (*Cyprinus carpio* L.) // Russ. J. Dev. Biol. 2017. Vol. 48. P. 347–353.]
- Бирштейн Я. А. Понятие “реликт” в биологии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 4. С. 313–330.
- Болотов И. Н., Аксенова О. В., Беспалая Ю. В., Спицын В. М. Эндемизм фауны пресноводных рыб в геотермальных регионах: обзор молекулярно-биогеографических исследований // Вестн. САФУ. Сер. естественные науки. 2016. № 1. С. 29–50.
- Болотов И. Н., Беспалая Ю. В., Усачева О. В. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы // Успехи соврем. биологии. 2012. Т. 132, № 1. С. 77–86.
- Боровикова Е. А., Малина Ю. И. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России // Сиб. экол. журн. 2018. № 3. С. 311–324. [Borovikova E. A., Malina Yu. I. Phylogeography of Common Whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) of Northwestern Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11. P. 286–296.]
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // Любичевские чтения-2014. Современные проблемы экологии и эволюции: сб. материалов междунар. конф. Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г. Ульяновск, 2014. С. 70–76.
- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 304 с.
- Вежновец В. В., Зайдыков И. Ю., Наумова Е. Ю., Сысова Е. А. Особенности биологии двух видов копепод (Crustacea, Soperoda, Calanoida) как возможные причины изменения их ареалов // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. № 2. С. 16–29.
- Веселов А. Е., Калужин С. М. Экология, поведение и распространение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: “Карелия”, 2001. 160 с.
- Воробьева Э. И., Феоктистова Н. Ю. Последовательный эволюционист // Вестн. РАН. 2009. Т. 79, № 5. С. 450–459.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АФБ, 1999. 640 с.
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука: Ленингр. отд-ние, 1984. С. 5–105.
- Гиляров М. С. О “живых ископаемых” // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 2. С. 190–200.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- де-Фриз Г. Избранные произведения. М.: Гос. мед. изд-во, 1932. 147 с.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 236 с.
- Загороднюк І. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення. Кієв: Вирій, 2001. С. 153–181.
- Зелинский Ю. П., Махров А. А. Гомологические ряды по числу хромосом и перестройки генома в филогенезе лососевидных рыб (Salmonoidei) // Генетика. 2002. Т. 38, № 10. С. 1317–1323. [Zelinsky Yu. P., Makhrov A. A. Homological series by chromosome number and the genome rearrangements in the phylogeny of Salmonoidei // Russ. J. Genet. 2002. Vol. 38. P. 1115–1120.]
- Иванов М. Ф. Новая порода свиней – украинская степная белая, выведенная в “Аскании-Нова”, и методы ее образования // Полн. собр. соч. Т. 5. М.: Колос, 1964. С. 182–195.
- Калякин В. Н. О тайнах бывшего распространения стеллеровой коровы // Природа. 2002. № 6. С. 6–12.
- Кафанов А. И. О центрах происхождения и некоторых чертах экологической эволюции холодноводных малакофаун Северного полушария // Биология моря. 1978. № 1. С. 3–9.
- Клишко О. К. Некоторые данные по репродуктивной биологии двустворчатых моллюсков (Margaritiferidae, Unionidae) и их взаимоотношениях с горчаками (Cyprinidae) в водоемах Забайкалья // Бюл. Дальневосточного малакологического об-ва. 2012. Вып. 15–16. С. 31–55.
- Клюге Н. Ю. Кладоэндезис и новый взгляд на эволюцию метаморфоза у насекомых // Энтомол. обозрение. 2012. Т. ХСІ, № 1. С. 63–78.
- Кожов М. М. О распространении современной байкальской фауны вне Байкала // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1956. Вып. 5. С. 39–46.
- Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2002. 554 с.
- Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Аст, 2001. 862 с.
- Креславский А. Г. Симпатрическое видообразование у животных: дизруптивный отбор или экологическая сегрегация? // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55, № 4–5. С. 404–419.
- Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Лем С. Принцип разрушения как творческий принцип // Природа. 1987. № 9. С. 68–77.
- Любичев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Махров А. А., Болотов И. Н., Артамонова В. С. Экологические причины и следствия возникновения таксонов

- с пониженным адаптивным потенциалом (на примере пресноводных жемчужниц, *Margaritifera*) // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2016. № 12. С. 68–82.
- Махров А. А., Лайус Д. Л. Послеледниковое вселение рыб и миноги из Тихого океана в моря севера Европы // Сиб. экол. журн. 2018. № 3. С. 265–279. [Makhrov A. A., Lajus D. L. Postglacial colonization of the North European seas by Pacific fishes and lamprey // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11. P. 247–258.]
- Махров А. А., Пономарева М. В., Хаймина О. В., Гиллепп В. Е., Ефимова О. В., Нечаева Т. А., Василенкова Т. И. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жирлых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Онтогенез. 2013. Т. 44, № 6. С. 423–433. [Makhrov A. A., Ponomareva M. V., Khaimina O. V., Gilepp V. E., Efimova O. V., Nechaeva T. A., Vasilenkova T. I. Abnormal Development of Gonads of Dwarf Females and Low Survival of their Offspring as the Cause of Rarity of Resident Populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) // Russ. J. Dev. Biol. 2013. Vol. 44. P. 326–335.]
- Мейен С. В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 291–309.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Мина М. В. Эволюционные аспекты рыбохозяйственных исследований // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 106–113.
- Митин М. Б. Речь // О положении в биологической науке: стенограф. отчет сессии Всесоюз. академии с.-х. наук им. В. И. Ленина. 31 июля – 7 августа 1948 г. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. С. 221–234.
- Навашин М. С., Чуксанова Н. А. Число хромосом и эволюция // Генетика. 1970. Т. 6, № 4. С. 71–83.
- Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига, 2005. 520 с.
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 184 с.
- Перерва В. И. Возвращение зубра. М.: Колос, 1992. 207 с.
- Попов И. Ю. Старение видов – факт или иллюзия? // Успехи геронтологии. 2008. Т. 21, № 2. С. 181–194.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэволюционные кризисы / отв. ред. Л. П. Татарин, А. П. Расницын. М.: Наука, 1987. С. 46–64.
- Расницын А. П. Эпигенетическая теория эволюции на пальцах // Invertebrate Zool. 2015. Vol. 12, N 1. P. 103–108.
- Родендорф Б. Б. Филогенетические реликты // Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. 1959. Вып. 27. С. 41–51.
- Рубцов И. А. О неравномерности темпа эволюции // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 6. С. 411–441.
- Савинецкий А. Б. Вековая динамика населения млекопитающих и птиц побережья и островов Берингова моря в последние тысячелетия: дис. д-ра биол. наук. М.: ИПЭЭ, 2000. 269 с.
- Савинов А. Б. Активность живых организмов как фактор их онтогенеза и эволюции // XXX Любичевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. Ч. 2. Ульяновск, 2017. С. 66–73.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А. С. О причинах эволюционного стазиса // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 8. С. 927–935.
- Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Т-во науч. изданий КМК; Авторская Академия, 2008. 176 с.
- Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. 111 с.
- Терентьева Е. Г. Создание породы форели Росталь (методика и предварительные результаты) // Проблемы товарного выращивания лососевых рыб России. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. С. 36–42.
- Хлебович В. В. Экология особи. Очерки фенотипических адаптаций животных. СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.
- Чадов Б. Ф., Чадова Е. В., Хоцкина Е. А., Артемова Е. В., Федорова Н. Б. Главное действие хромосомной перестройки – изменение работы регуляторных генов // Генетика. 2004. Т. 40, № 7. С. 893–902.
- Чайковский Ю. В. Автопоэз. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 560 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 1. С. 3–25.
- Шмальгаузен И. И. Изучение факторов эволюции (основные формы естественного отбора) // Юбилейный сборник, посвященный тридцатилетию Великой Октябрьской социалистической революции: в 2 ч. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 241–266.
- Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и эволюция индивидуального развития // Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. С. 348–372.
- Шмальгаузен И. И. Вопросы дарвинизма. Неопубликованные работы. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Щербатов В. П. Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 3. С. 195–211.
- Alfaro M. E., Santini F., Brock C., Alamillo H., Dornburg A., Rabosky D. L., Carnevale G., Harmon L. J. Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates // PNAS. 2009. Vol. 106. P. 13410–13414.
- Amemiya C. T., Powers T. P., Prohaska S. J., Grimwood J., Schmutz J., Dickson M., Miyake T., Schoenborn M. A., Myers R. M., Ruddle F. H., Stadler P. F. Complete HOX cluster characterization of the coelacanth provides further evidence for slow evolution of its genome // PNAS. 2010. Vol. 107. P. 3622–3627.
- Amemiya C. T. and 91 coauthors. The African coelacanth genome provides insights into tetrapod evolution // Nature. 2013. Vol. 496. P. 311–316.
- Artamonova V. S., Makhrov A. A. The influence of genotype on habitat selection of fish and the analysis of population structure // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2016. Vol. 417. P. 3.
- Avise J. C. Clonality. The genetics, ecology and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals. Oxford: Oxford Univ. Press, 2008. 237 p.
- Ayala F. J., Hedgecock D., Zumwalt G. S., Valentine J. W. Genetic variation in *Tridacna maxima*, an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages // Evolution. 1973. Vol. 27. P. 177–191.
- Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the

- last century // *Evolut. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 317–334.
- Bateman K. G. The genetic assimilation of four venation phenocopies // *J. Genet.* 1959. Vol. 56. P. 443–474.
- Bauer G. Reproductive strategy of the Freshwater Pearl Mussel mussel *Margaritifera margaritifera* // *J. Animal Ecol.* 1987. Vol. 56. P. 691–704.
- Beamish R. J. Freshwater parasitic lamprey on Vancouver Island and a theory of the evolution of the freshwater parasitic and nonparasitic life history types // *Evolutionary Biology of Primitive Fishes* / eds. R. E. Foreman, A. Gorbman, J. M. Dodd, R. Olsson. N. Y.: Plenum Press, 1985. P. 123–140.
- Bennett D. J., Sutton M. D., Turvey S. T. Quantifying the living fossil concept // *Palaeontologia Electronica*. 2018. Vol 21.1, N 14A. P. 1–25.
- Bolotov I. N., Aksenova O. V., Bakken T., Glasby C. J., Gofarov M. Yu., Kondakov A. V., Konopleva E. S., Lopes-Lima M., Lyubas A. A., Wang Yu., Bychkov A. Yu., Sokolova A. M., Tanmuangpak K., Tumpeesuwan S., Vikhrev I. V., Shyu J. B. H., Win T., Pokrovsky O. S. Discovery of a silicate rock-boring organism and macrobioerosion in fresh water // *Nat. Commun.* 2018. Vol. 9. P. 2882
- Bolotov I. N., Aksenova O. V., Bepalaya Y. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Paltser I. S., Stefansson A., Travina O. V., Vinarski M. V. Origin of a divergent mtDNA lineage of a freshwater snail species, *Radix balthica*, in Iceland: cryptic glacial refugia or a postglacial founder event? // *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 787. P. 73–98.
- Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Bepalaya Yu. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Sokolova S. E. Discovery and natural history of the mussel leech *Batracobdella kasmiana* (Oka, 1910) (Hirudinida: Glossiphoniidae) in Russia // *Zootaxa*. 2015. Vol. 4319. P. 386–390.
- Bolotov I. N., Vikhrev I. V., Bepalaya Yu. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Konopleva E. S., Bolotov N. N., Lyubas A. A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // *Mol. Phylogen. and Evol.* 2016. Vol. 103. P. 104–121.
- Carroll S. P. Facing change: forms and foundations of contemporary adaptation to biotic invasions // *Mol. Ecol.* 2008. Vol. 17. P. 361–372.
- Casane D., Laurenti P. Why coelacanth are not “living fossils”. A review of molecular and morphological data // *Bioessays*. 2013. Vol. 35. P. 332–338.
- Cavin L., Guinot G. Coelacanth as “almost living fossils” // *Frontiers in Ecol. and Evol.* 2014. Vol. 2. Article 49. P. 1–5.
- Chalopin D., Fan S., Simakov O., Meyer A., Schartl M., Volff J.-N. Evolutionary active transposable elements in the genome of the coelacanth // *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. 2014. Vol. 322B. P. 322–333.
- Clarke J. T., Lloyd G. T., Friedman M. Little evidence for enhanced phenotypic evolution in early teleosts relative to their living fossil sister group // *PNAS*. 2016. Vol. 113. P. 11531–11536.
- Conrad M. Adaptability: The significance of variability from molecule to ecosystems. N. Y.; London: Plenum Press, 1983. 383 p.
- Cooper V. S., Lenski R. E. The population genetics of ecological specialization in evolving *Escherichia coli* populations // *Nature*. 2000. Vol. 407. P. 736–739.
- Cox G. W. Alien species and evolution. Washington, Covello, London: Island Press, 2004. 377 p.
- Crerar L. D., Crerar A. P., Domning D. P., Parsons E. C. M. Rewriting the history of an extinction – was a population of Steller’s sea cows (*Hydrodamalis gigas*) at St Lawrence Island also driven to extinction? // *Biol. Lett.* 2014. Vol. 10. 20140878.
- Cuvier M. Recherches sur les ossements fossiles de Quadrupèdes. Vol. 1. Paris: Chez Deterville, 1812. 278 p.
- Darimont C. T., Carlson S. M., Kinnison M. T., Paquet P. C., Reimchen T. E., Wilmsers C. C. Human predators outpace other agents of trait change in the wild // *PNAS*. 2009. Vol. 106. P. 952–954.
- Darwin C. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray, 1859. 502 p.
- de Vries H. Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Leipzig: Veit & Comp., 1901. 63 S.
- Eldredge N. Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought. N. Y., Oxford: Oxford Univ. Press, 1985. 237 p.
- Eldredge N., Stanley S. M., eds. Living Fossils. N. Y. etc.: Springer-Verlag, 1984. 291 p.
- Eldredge N., Thompson J. N., Brakefield P. M., Gavrilets S., Jablonski D., Jackson J. B. C., Lenski R. E., Lieberman B. S., McPeck M. A., Miller W. III. The dynamics of evolutionary stasis // *Paleobiology*. 2005. Vol. 31. P. 133–145.
- Estes S., Arnold S. J. Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales // *Am. Nat.* 2007. Vol. 169. P. 227–244.
- Flegr J. Frozen evolution. Prague: Charles Univ. in Prague, Faculty of Sci., 2008. 224 p.
- Franks S. J., Hoffmann A. A. Genetics of climate change adaptation // *Annu. Rev. Genet.* 2012. Vol. 46. P. 185–208.
- Fryxell P. A. The “relict species” concept // *Acta Biotheoretica*. 1962. Vol. 15. P. 105–118.
- Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1940. 438 p.
- Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge, MA and London, England: Harvard Univ. Press, 2002. 1392 p.
- Grandcolas P., Nattier R., Trewick S. Relict species: a relict concept? // *Trends in Ecol. and Evol.* 2014. Vol. 29. P. 655–663.
- Habel J. C., Assmann T., eds. Relict Species. Phylogeography and Conservation Biology. Dordrecht, London, N. Y.: Springer Heidelberg, 2010. 449 p.
- Hall A. R., Colegrave N. Decay of unused characters by selection and drift // *J. Evol. Biol.* 2008. Vol. 21. P. 610–617.
- Haller B. C., Hendry A. P. Solving the paradox of stasis: squashed stabilizing selection and the limits of detection // *Evolution*. 2013. Vol. 68. P. 483–500.
- Hansen T. F., Houle D. Evolvability, stabilizing selection, and the problem of stasis // *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes* / Eds. M. Piglucci, K. Preston. Oxford: Oxford Univ. Press, 2004. P. 130–150.
- Hay J. M., Subramanian S., Millar C. D., Mohandesan E., Lambert D. M. Rapid molecular evolution in a living fossil // *Trends Genet.* 2008. Vol. 24. P. 106–109.
- Henschel J. R., Seely M. K. Long-term growth patterns of *Welwitschia mirabilis*, a long-lived plant of the Namib Desert // *Plant. Ecol.* 2000. Vol. 150. P. 7–26.

- Herrera-Flores J. A., Stubbs T. L., Benton M. J. Macroevolutionary patterns in Rhynchocephalia: is the tuatara (*Sphenodon punctatus*) a living fossil? // *Palaeontology*. 2017. Vol. 60. P. 319–328.
- Kaplan J. M. The paradox of stasis and the nature of explanations in evolutionary biology // *Philosophy of Sci.* 2009. Vol. 76. P. 797–808.
- Kawecki T. J. Sympatric speciation via habitat specialization driven by deleterious mutations // *Evolution*. 1997. Vol. 51. P. 1751–1763.
- Kin A., Blażejowski B. The Horseshoe Crab of the Genus *Limulus*: Living Fossil or Stabilomorph? // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, N 10. e108036.
- Kirschner M., Gerhart J. Evolvability // *PNAS*. 1998. Vol. 95. P. 8420–8427.
- Krieger J., Fuerst P. A. Evidence for a slowed rate of molecular evolution in the order Acipenseriformes // *Mol. Biol. Evol.* 2002. Vol. 19. P. 891–897.
- Lahti D. C., Johnson N. A., Ajie B. C., Otto S. P., Hendry A. P., Blumstein D. T., Coss R. G., Donohue K., Foster S. A. Relaxed selection in the wild // *Trends in Ecol. and Evol.* 2009. Vol. 24. P. 487–496.
- Lang M., Hadzhiev Y., Siegel N., Amemiya C. T., Parada C., Strähle U., Becker M.-B., Müller F., Meyer A. Conservation of shh cis-regulatory architecture of the coelacanth is consistent with its ancestral phylogenetic position // *EvoDevo*. 2010. Vol. 1. P. 11.
- Levit G. S. The roots of Evo-Devo in Russia: Is there a characteristic “Russian Tradition”? // *Theory Biosci.* 2007. Vol. 126. P. 131–148.
- Madlung A. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools // *Heredity*. 2013. Vol. 110. P. 99–104.
- Makhrov A. A. A narrowing of the phenotypic diversity range after large rearrangements of the karyotype in Salmonidae: The relationship between saltational genome rearrangements and gradual adaptive evolution // *Genes*. 2017. Vol. 8. P. 297.
- Makhrov A. A., Kucheryavyy A. V., Savvaitova K. A. Review on parasitic and non-parasitic forms of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) in the Eurasian Arctic // *J. Ichthyol.* 2013. Vol. 53. P. 944–958.
- Mathers T. C., Hammond R. L., Jenner R. A., Hänfling B., Gymez A. Multiple global radiations in tadpole shrimps challenge the concept of “living fossils” // *Peer. J.* 2013. Vol. 1. P. e62.
- Matsuda R. *Animal Evolution in Changing Environments, With Special Reference to Abnormal Metamorphosis*. N. Y., etc.: John Wiley & Sons, 1987. 355 p.
- Merila J., Sheldon B. C., Kruuk L. E. B. Explaining stasis: microevolutionary studies in natural populations // *Genetics*. 2001. Vol. 112–113. P. 199–222.
- Naville M., Chalopin D., Casane D., Laurenti P., Voff J. N. The coelacanth: Can a “living fossil” have active transposable elements in its genome? // *Mobile Genet. Elements*. 2015. Vol. 5. P. 55–59.
- Nikolsky G. The interrelation between variability of characters, effectiveness of energy utilization, and karyotype structure in fishes // *Evolution*. 1976. Vol. 30. P. 180–185.
- Palumbi S. R. *Evolution Explosion. How Humans Cause Rapid Evolutionary Change*. N. Y.: London: W. W. Norton & Company, 2001. 277 p.
- Popov I. *Orthogenesis versus Darwinism*. Cham, Switzerland: Springer International Publ. AG, 2018. 209 p.
- Qumsiyeh M. B. Evolution of number and morphology of mammalian chromosomes // *J. Heredity*. 1994. Vol. 85. P. 455–465.
- Rétaux S., Casane D. Evolution of eye development in the darkness of caves: adaptation, drift, or both? // *EvoDevo*. 2013. Vol. 4. P. 26.
- Reznick D., Rodd H., Nunney L. Empirical evidence for rapid evolution // *Evolutionary Conservation Biology* / eds. R. Ferrière, U. Dieckmann, D. Couvet. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. P. 101–118.
- Rollinson N., Rowe L. Persistent directional selection on body size and a resolution to the paradox of stasis // *Evolution*. 2015. Vol. 69. P. 2441–2451.
- Royer D. L., Hickey L. J., Wing S. L. Ecological conservatism in the “living fossil” *Ginkgo* // *Paleobiology*. 2003. Vol. 29. P. 84–104.
- Schlaepfer M. A., Runge M. C., Sherman P. W. Ecological and evolutionary traps // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17. P. 474–480.
- Schopf T. J. M. Rates of evolution and the notion of “living fossils” // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 1984. Vol. 12. P. 245–292.
- Shcherbakov V. P. Stasis is inevitable consequence of every successful evolution // *Biosemiotics*. 2012. Vol. 5. P. 22–245.
- Smith D. G., Hartel K. E. Margaritiferidae (Mollusca: Unionoida): possible hosts for *Rhodeus* (Pisces: Cyprinidae) // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1999. Vol. 46. P. 277–281.
- Stanley S. M. *Macroevolution: Patterns and Process*. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1979. 332 p.
- Stepien C. A., Morton B., Dabrowska K. A., Guarnera R. A., Radja T., Radja B. Genetic diversity and evolutionary relationships of the troglodytic “living fossil” *Congerius kusceri* (Bivalvia: Dreissenidae) // *Mol. Ecol.* 2001. Vol. 10. P. 1873–1879.
- Subramanian S., Hay J. M., Mohandesan E., Millar C. D., Lambert D. M. Molecular and morphological evolution in tuatara are decoupled // *Trends in Genetics*. 2009. Vol. 25. P. 16–18.
- Suno-Uchi N., Sasaki F., Chiba S., Kawata M. Morphological stasis and phylogenetic relationships in Tadpole shrimps, *Triops* (Crustacea: Notostraca) // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 61. P. 439–457.
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monnecke S. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // *Endang. Species Res.* 2016. Vol. 31. P. 119–145.
- Takezaki N., Nishihara H. Resolving the phylogenetic position of coelacanth: the closest relative is not always the most appropriate outgroup // *Genome Biol. Evol.* 2016. Vol. 8. P. 1208–1221.
- Valentine J. W. Climatic regulation of species diversification and extinction // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1968. Vol. 79. P. 273–276.
- Van Valen L. M. A new evolutionary law // *Evolutionary Theory*. 1973. Vol. 1. P. 1–30.
- Venkatesh B. and 32 coauthors. Elephant shark genome provides unique insights into gnathostome evolution // *Nature*. 2014. Vol. 505. P. 174–179.
- Voss S. R., Epperlein H. H., Tanaka E. M. *Ambystoma mexicanum*, the Axolotl: A Versatile Amphibian Model for Regeneration, Development, and Evolution Studies // *Cold Spring Harb. Protoc.* 2009. doi:10.1101/pdb.emo128
- Voss S. R., Shaffer H. B. *Evolutionary genetics of meta-*

- morphic failure using wild caught vs. laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*) // *Mol. Ecol.* 2000. Vol. 9. P. 1401–1407.
- Wagner A. The origins of evolutionary innovations. Oxford: Oxford Univ. Press, 2011. 253 p.
- Wagner G. P., Draghi J. Evolution of evolvability // *Evolution – the extended synthesis* / Eds. M. Pigliucci, G. B. Müller. London: The MIT Press, 2010. P. 377–399.
- Wilkens H., Strecker U. Evolution in the dark. Darwin's loss without selection. Berlin: Springer-Verlag, 2017. 217 S.
- Willis J. C. The course of evolution. By differentiation or divergent mutation rather than by selection. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1940. 205 p.
- Yamazaki Y., Goto A. Molecular phylogeny and speciation of East Asian lampreys (genus *Lethenteron*) with reference to their life-history diversification // *Lampreys: Biology, conservation and control*. Vol. 1. / Ed. M. F. Docker. Dordrecht etc.: Springer, 2015. P. 20–62.
- Yue J.-X., Yu Jr-K., Putnam N. H., Holland L. Z. The transcriptome of an Amphioxus, *Asymmetron lucayanum*, from the Bahamas: A window into chordate evolution // *Genome Biol. Evol.* 2014. Vol. 6. P. 2681–2696.
- Zierold T., Hanfling B., Gymez A. Recent evolution of alternative reproductive modes in the “living fossil” *Triops cancriformis* // *BMC Evol. Biol.* 2007. Vol. 7:161

A decrease in evolutionary plasticity as a result of phylogenetic immobilization and its ecological significance

A. A. MAKHROV

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33
E-mail: makhrov12@mail.ru*

The review considers the phenomenon of phylogenetic immobilization, which was first described by I. I. Schmalhausen and consists in a loss of evolutionary plasticity as a result of stabilizing selection and deleterious mutations with habitat-specific fitness effects. Examples of immobilization are described and their classification proposed. Stability of the environment and morphological conservatism are considered as factors in immobilization. The issues under discussion include the role of the immobilization concept in solving problems of the theory of evolution, the possibility of taking advantage of immobilization in breeding, and the problem of preserving taxa having a lower evolutionary plasticity.

Key words: evolution, plasticity, stasis, immobilization, routinization, a relic, a live fossil, extinction.