ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал

2023

XXXII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

2358

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXXII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2023 № 2358

СОДЕРЖАНИЕ

4813-4836 Развитие эпигенетической (холистической) теории эволюции в публикациях А.П.Расницына, А.С.Раутиана, К.Е.Михайлова, Д.Л.Гродницкого и А.Г.Васильева. А.А.ПОЗДНЯКОВ

4837-4844 Материалы по гнездованию орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* в лесонасаждениях на Дону и в Западном Предкавказье. А.В.ЗАБАШТА

4845-4861 Некоторые проблемы эволюционного адаптациогенеза. Н.Н.ИОРДАНСКИЙ

4862-4864 О расширении ареала курганника *Buteo rufinus* на Верхнем Дону. В.С.САРЫЧЕВ

4864-4868 Сохранение балобана *Falco cherrug* – опыт решения проблемы гибели птиц на ЛЭП. О.А.ГОРОШКО

4868-4869 Новые и редкие виды авифауны Башкирии. В.М.ЕМЕЛЬЯНОВ

Редактор и издатель А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2023
Дата опубликования: 31 октября 2023

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXXII
Express-issue

2023 № 2358

CONTENTS

4813-4836 Development of the epigenetic (holistic) theory of evolution in the publications of A.P.Rasnitsyn, A.S.Rautian, K.E.Mikhailov, D.L.Grodnitsky and A.G. Vasiliev. A. A. POZDNYAKOV

4837-4844 Materials on breeding of the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla* in forest plantations on the Don and in Western Ciscaucasia. A. V. ZABASHTA

4845-4861 Some problems of the evolutionary adaptatiogenesis. N. N. IORDANSKY

4862-4864 Expansion of the long-legged buzzard *Buteo rufinus* on the Upper Don. V. S. SARYCHEV

4864-4868 Conservation of the saker falcon *Falco cherrug* – experience in solving the problem of bird deaths on power lines. O. A. GOROSHKO

4868-4869 New and rare species of avifauna of Bashkiria. V. M. EMELYANOV

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

© The Russian Journal of Ornithology, 2023

ISSN 1026-5627
*Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск **2358**: 4813-4836*

Развитие эпигенетической (холистической) теории эволюции в публикациях А.П.Расницына, А.С.Раутиана, К.Е.Михайлова, Д.Л.Гродницкого и А.Г.Васильева

А.А.Поздняков

Александр Александрович Поздняков. Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: pozdnyakov61@gmail.com

Поступила в редакцию 24 октября 2023

Любые научные теории развиваются, совершенствуя свой понятийный аппарат, в том числе, и эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ). Основная тенденция такого развития – это расширение понятийного аппарата и, соответственно, расширение области приложения теории. Так, М.А.Шишкин разрабатывал главным образом теорию эволюции онтогенеза. Его последователи уделяли внимание другим проблемам, которые должны получить разрешение в контексте ЭТЭ.

Представления А.П.Расницына

А.П.Расницыным предложены две концепции, связанные друг с другом и направленные на объяснение ряда эволюционных явлений.

Инадаптация и эвадаптация. Первый термин был введён В.О.Ковалевским (цит. по изд. 1960). Под *инадаптацией* он понимал одностороннее (простое) изменение анатомической структуры, не сопровождающееся изменением других структур, связанных с ней. В.О.Ковалевский противопоставлял инадаптацию сложным, многосторонним, гармоничным изменениям анатомической структуры. Таким образом, инадаптация и адаптация (эвадаптация) демонстрируют разные способы преобразования *одной и той структуры* (сложного признака). Соответственно, ин- и эвадаптивные изменения характеризуют *разные группы*, но существовать как те, так и другие могут миллионы лет, то есть стадия стазиса присуща как эв-, так и инадаптивной группе. Однако опознать инадаптивную группу можно только *post factum*, когда она вымирает и замещается другой родственной группой, считающейся эвадаптивной, то есть инадаптивный характер изменения определяется лишь *в сравнении*.

Термин *инадаптация* А.П.Расницын (1986; цит. по: Расницын 2005) использовал в ином смысле. Так, он считал, что ин- и эвадаптивные преобразования относятся к эволюции *одной и той же* группы, но к разным её фазам. По его представлению, эволюция группы включает инадаптивную фазу, эвадаптивную фазу и стазис. Также ин- и эвадаптивные преобразования затрагивают *разные структуры*.

Гипотеза функционального (адаптивного) компромисса. Сам А.П.Расницын эту гипотезу сформулировал как *гипотезу адаптивного компромисса*, однако в действительности речь идёт именно о *функциональном компромиссе*: «сложная организация живого существа представляет собой тонко сбалансированный компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных структур и *функций*. Понятно, что млекопитающее не может одновременно бегать как газель и плавать как дельфин – либо то, либо другое, либо немного бегать и немного плавать, как выдра. И так по всем многочисленным адаптивным *функциям*. Не удивительно, что в сложной, пронизанной корреляциями и взаимодействиями системе трудно улучшить какой-нибудь параметр, не задев другие и не повредив общей жизнеспособности»* (Расницын 2005, с. 23).

Такая хорошо сбалансированная организация полагается очень устойчивой, которую очень трудно перестроить†. Но утверждается, что перестройка организации возможна при определённых условиях, например при пониженных конкурентных отношениях, характерных для островных биоценозов (Шварц 1980). В таких условиях, как считается, низкая конкуренция обуславливает возможность односторонней специализации, протекающей с высокой скоростью и приводящей к образованию многих форм невысокого таксономического ранга, но морфологически сильно различающихся. В материковых биоценозах новые группы организмов появляются вскоре после вымирания доминирующих таксонов, то есть в условиях существования аналогичных островным. Другой случай – это занятие свободной экологической лицензии, что легко демонстрируется в экспериментальных условиях (Шапошников 1965, 1978).

Надо сказать, что явление широкой диверсификации групп после предшествующего массового вымирания или после вселения на острова или в крупные водоёмы хорошо документировано.

В таких условиях перестройка организации, по мнению А.П.Расницына (1987), носит односторонний характер, то есть она является *инадаптивной*. Этот способ перестройки объясняется ссылкой на теорию систем: считается, что система одновременно не может быть оптимизирована более чем по одному параметру. Полагается, что дальнейшая эволюция организации должна включать эвадаптивную фазу и последующий стазис. Таким образом, как полагал А.П.Расницын, гипотеза функционального компромисса очень хорошо объясняет дискретность таксономических групп и неравномерность эволюционного процесса, включающего три фазы: инадаптацию, эвадаптацию и стазис.

---

* Курсив мой.

† Это утверждение А.П.Расницын (2020, с. 72) считает одним из легко *проверяемых* следствий из метафоры функционального компромисса. Только вот нет никаких способов *измерить* сбалансированность организации. А без этого нет смысла говорить о *проверке* следствия.

Второе очень интересное явление, подмеченное многими исследователями, – это обратная зависимость между скоростью преобразований и скоростью смены поколений, хотя в соответствии с постулатами СТЭ такая зависимость должна быть прямой. Это явление пытались объяснить в контексте разных представлений.

Сам А.П.Расницын (1987) предлагает следующее объяснение: функциональный компромисс тормозит эволюционные преобразования, а в условиях плотно заполненного биоценоза, по его мнению, существует жёсткая конкуренция между особями, что обеспечивает стазис.

С этой точки зрения, по представлению А.П.Расницына (1987, с. 57), именно мягкие условия* провоцируют эволюцию: «Похоже, что ужесточения условий на таком уровне вообще не бывает, а эволюционное значение имеет попадание популяции в необычные условия, в которых исчезает адаптивное преимущество онтогенетической нормы перед аберрациями развития и становится возможным инадаптивное преобразование существующей организации».

Полагается, что возникающие инадаптивные варианты в мягких условиях выживают, но при заполнении биоценотических лицензий большая часть таких форм вымирает.

Таким образом, считается, что в мягких условиях существования вскрывается модификационный резерв, хотя, по мнению М.А.Шишкина (1981), такое вскрытие модификационного резерва возможно в нетипичных (надо полагать, – в «немягких») условиях существования. Поскольку факты можно подобрать в пользу обоих версий, то вполне можно сделать вывод, что изменение условий существования (смягчение или ужесточение) не является существенным условием для запуска эволюционных изменений.

В пользу этого вывода приведу ещё одно суждение: «Смягчение условий само по себе означает лишь повышение выживаемости и, следовательно, рост популяции, который за считанное число поколений должен привести к насыщению экологического пространства и восстановлению нормальных для особи и популяции условий, включая нормальную (равновесную с плодовитостью) смертность. Изменение характеристик популяции в результате колебаний её плотности («волн жизни»), как известно, происходит, но проявляется лишь в изменениях концентрации аллелей в рамках нормальной внутривидовой изменчивости. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление и тем не менее случаев порождённого им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, и служит основанием для вывода о несущественности этого явления для эволюции» (Расницын 1987, с. 57).

* Опыты Г.Х.Шапошникова (1961, 1965) А.П.Расницын (1987) почему-то считает жёсткими, хотя сам отмечает, что в опытах в каждом поколении происходил десятикратный прирост популяции.

Пытаясь решить эту проблему, А.П.Расницын (2002) полагает, что перестройке организации способствуют смягчение одних условий и ужесточение других. Например, в опытах Г.Х.Шапошникова была обеспечена защита тлей от неблагоприятных внешних факторов, но их приучали питаться на малоподходящем растении. Следствием таких условий обитания является дестабилизация организации.

Исходя из теоретических представлений, А.П.Расницын (1987) полагает, что более сложная организация будет сбалансирована по большему количеству функций и тогда эволюция сложных форм должна быть чрезвычайно затруднена. Однако эмпирические данные говорят о противоположной тенденции – более высокой скоростью эволюции характеризуются группы, включающие сложно устроенные организмы.

В качестве возможного решения обнаруженного противоречия между теорией и эмпирией А.П.Расницын предлагает следующее. Концепция функционального компромисса говорит об уменьшении частоты появления адаптивных изменений сложных форм, но, возможно, скорость эволюции определяется в первую очередь не этим фактором, а величиной единичных изменений и их направленностью: «при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к существовавшему ранее, будет воспринят как таковой лишь организмами, которые за время, разделяющее эти сходные условия, изменились поверхностно, неглубоко. При более глубоком, целостном преобразовании организации возврат к объективно прежней ситуации изменённая система субъективно воспримет как совершенно новую ситуацию, требующую соответствующих, то есть новых, адаптаций. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент по сравнению с низшими, что должно увеличивать эффект суммы последовательных изменений за длительное время» (Расницын 1987, с. 59).

Это утверждение основывается на традиционном (начиная с Ч.Дарвина) представлении о *случайности* эволюционных изменений. Однако опыты Г.Х.Шапошникова свидетельствуют, что в новых условиях преимущество получает не случайный фенотип, а фенотип, сходный с фенотипом тлей, естественно живущих в таких условиях. Поэтому суждение А.П.Расницына, основанное на случайности изменений, представляется необоснованным.

Другая его объяснительная версия основывается на предположении, что у высокоорганизованных существ снижена устойчивость к *неблагоприятным* воздействиям. Так, А.П.Расницын исходит из того, что популяционная устойчивость существует в определённых пределах. Нижний предел определяется плотностью популяции, и при снижении плотности ниже некоего уровня популяция вымирает. Верхний предел опре-

деляется ограниченностью лимитирующего ресурса, и он имеет гораздо большее значение, поскольку энергозатраты особи зависят от высоты её организации.

В этой версии полагается, что по мере повышения организации устойчивость снижается к *неблагоприятным* воздействиям. Однако им также указывается, что перестройка организации происходит в очень *благоприятных* условиях, поэтому возникает вопрос: а что, собственно, Расницын пытается объяснить?

Следует отметить один момент. Условия и механизм перестройки организации иллюстрируются А.П.Расницыным (1987, 2002) на примере животных. Тогда как у растений выявляется противоположная картина. Так, С.В.Мейеном (1987) описано явление, которое он назвал фитоспредингом. Оказывается, что новые таксоны растений высокого ранга возникают в экваториальной зоне, при благоприятных климатических условиях проникают в более высокие широты, в которых натурализуются с минимальными изменениями. Получается, что теории преобразования организации животных и растений должны строиться на разных основаниях, то есть эпигенетическая теория эволюции не может рассматриваться в качестве универсального объясняющего принципа.

Исходя из своих представлений, А.П.Расницын (2002) прогнозирует, что в условиях биоценотического кризиса, обусловленного оледенением или падением астероида, виды окажутся в неполных сообществах с ослабленными конкурентными отношениями. Такие условия должны будут спровоцировать инадаптивную фазу эволюции, а по мере заполнения сообщества большая часть форм вымрет, причём «чем больше доля неудачников, тем больше шансов у тех, кто сумел продержаться чуть дольше их, и тем дольше будет процесс восстановления былого уровня разнообразия» (Расницын 2002, с. 20).

Вот только приводимый им в качестве иллюстрации пример с позднепермским вымиранием и последующим восстановлением разнообразия к середине триаса, то есть через два с половиной десятка миллионов лет, совершенно не вяжется с опытными данными, свидетельствующими в пользу окончания перестройки через несколько десятков поколений. Так что никак невозможно согласиться с оптимистичным заключением, что «эпигенетическая теория эволюции находится в хорошем согласии не только с результатами наблюдений и экспериментов в области осуществления и преобразования онтогенеза, но и с палеонтологическими данными по эволюции организмов» (Расницын 2008, с. 30).

Как и М.А.Шишкин, А.П.Расницын считает, что главным различием между эволюционными теориями (селектогенезом, ламаркизмом, номогенезом) является их объяснение целесообразности. В его трактовке «Целесообразной (приспособительной, адаптивной) называют структуру (в том числе систему действий), которая выглядит, по крайней мере

внешне, как созданная специально для выполнения определённой, в некотором контексте полезной функции. Поэтому объяснение происхождения целесообразности предполагает учёт этой будущей функции возникающей структуры (системы): в определённом смысле будущая функция формирует структуру» (Расницын 2008, с. 7).

По мнению А.П.Расницына, возможны два способа возникновения целесообразной структуры: путём прямого разумного целеполагания или путём отбора, то есть запоминанием и воспроизведением случайного удачного выбора.

Из сказанного вполне понятно, что представление о втором способе возникновения целесообразных структур основывается на предпосылке, что сначала каким-то образом, совершенно не связанным с функционированием (настоящим или будущим), возникает структура, функционирование которой в будущем оказывается целесообразным. Причём эта точка зрения распространяется и на онтогенез, в котором выделяют взрослую функционирующую стадию и предшествующие нефункционирующие стадии. Тогда, действительно, такое различение способов возникновения целесообразных структур является корректным.

Однако есть многочисленные данные, что органы функционируют, начиная с ранних стадий онтогенеза, соответственно, строение органов оказывается в зависимости от исполняемых ими функций. Таким образом, для возникновения целесообразной структуры достаточно исполнения ею функции в процессе её развития.

Надо также сказать, что полагаемая стабилизация организации никак не согласуется с наличным полиморфизмом: «в нормальных условиях внутривидовой полиморфизм не содержит эволюционно компетентных признаков. Проще говоря, ни один из вариантов фено- и генотипической организации, регулярно реализующихся в популяциях вида, в нормальных условиях не имеет эволюционно значимого преимущества перед другими вариантами. Все звери равны, и нет среди них более равных. Как же это может быть, если полиморфизм порой затрагивает, казалось бы, жизненно важные органы и структуры? Ответ, видимо, всё тот же: все имеющиеся варианты потому и имеются, что согласуются с наличной эпигенетической системой, т.е. не разрушают её стабильности, но они же и не способны создать новую стабильность» (Расницын 2008, с. 18).

Если это так и есть на самом деле, как это пытается объяснить Расницын, то тогда придётся признать, что нет строгой связи между конкретным вариантом и условиями обитания. Получается, что эволюция не представляет собой адаптациогенез.

Поддерживаемое сторонниками ЭТЭ представление, что бурная диверсификация форм становится возможной в условиях низких конкурентных отношений, наступающих вследствие обеднения сообщества из-

за вымирания, подвергается сомнению в связи с новой интерпретацией пермского кризиса, опирающейся на изменение разнообразия насекомых. В соответствии с новой интерпретацией утверждается, что кризис не был вымиранием, поскольку темпы вымирания насекомых были низкими. Иллюзия вымирания сложилась вследствие существенного снижения темпов образования новых таксонов. Поэтому кризис разнообразия выразился вследствие торможения эволюции, которое обеспечивал функциональный компромисс (Расницын 2015).

Допустим, что функциональный компромисс тормозит эволюцию, но ведь тогда должен быть фактор, который эту эволюцию вызывает, иначе нечего было бы тормозить. Также какая-то причина должна вызывать вымирание. Иными словами, интерпретировать кризис разнообразия, зафиксированный в палеонтологической летописи, в терминах расхождения темпов вымирания и темпов таксонообразования возможно лишь в том случае, если предположить наличие независимых факторов, одни из которых ответственны за вымирание, а другие – за таксонообразование. Но если наличие таких факторов отрицать, то выражение «функциональный компромисс тормозит эволюцию» не имеет смысла.

Надо также отметить, что незначительную поддержку ЭТЭ со стороны учёных А.П.Расницын (2014) объясняет социальными и методологическими причинами. В качестве социальной причины он указывает на кризисные явления в современном обществе, причём не только в российском, когда у людей формируется нацеленность не на знание, а на успех. Однако гораздо важнее методологическая причина, заключающаяся в привлекательности физикалистской модели объяснения, выражающейся в простоте и понятности описания за счёт редукции причинных связей к линейному виду.

★ ★ ★

Итак, следует указать на основные несогласованности в представлениях А.П.Расницына. Во-первых, по его мнению, целостная организация живых существ хорошо сбалансирована и с трудом поддаётся изменению, поэтому эволюция происходит с трудом и нечасто, а результат её мало предсказуем, то есть случаен (Расницын 2002, 2008).

Однако палеонтологическая летопись свидетельствует, что начальные этапы филогенеза практически всех групп, хорошо изученных в данном отношении, характеризуются «взрывным» видообразованием, то есть в определённых условиях эволюция происходит легко и часто. Также опыты Г.Х.Шапошникова свидетельствуют, что изменение организации вполне предсказуемо.

Несмотря на признание организмов целостными объектами, редукционизм никак не изживается из ЭТЭ. Например, функция связывания морфогенезов в целостный, устойчивый и эквифинальный процесс онтогенеза возлагается на генетические механизмы, которые в нужном

месте и в нужное время переключают развитие органа на тот или иной креод (Расницын 2015, с. 105).

Однако, если признавать организм целостным объектом, то следовало бы сказать, что целостной фактор, активируя одни гены и дезактивируя другие, переключает развитие органа на необходимый в данных условиях путь (креод), то есть генетические механизмы не обеспечивают (являются причиной) целостность онтогенеза, а являются лишь средством для получения нужного результата.

В данном случае чувствуется непродуманность используемых понятий ЭТЭ в философском отношении. Так, «Все свойства организма взаимозависимы, каждое из них так или иначе контролируется отбором, что делает успешное изменение организации, мягко говоря, проблематичным» (Расницын 2015, с. 105). В данном предложении соединены взаимоисключающие суждения. Если каждое из свойств особи контролирует отбор, то между ними не может быть никакой взаимозависимости. А если свойства организма взаимозависимы, то отбор тут излишен. Это было понятно уже Н.Я.Данилевскому (1885).

Во-вторых, в контексте представлений А.П.Расницына непонятно, что запускает эволюционные изменения. Ссылка на *односторонность* изменения условий, их неблагоприятность по небольшому количеству параметров не спасает положения, поскольку изменение в одном направлении не может вызвать «взрывного» видообразования, когда возникают формы с изменениями *разнообразных* свойств.

В-третьих, имеется несоответствие между теорией и фактами. Так, согласно теории, эволюционные преобразования осуществляются в течение нескольких десятков поколений, поскольку «природа не терпит пустоты, а экологическое пространство особенно, и выжившие виды мгновенно заполнят пустоту» (Расницын 2020, с. 74), тогда как палеонтологические материалы свидетельствуют, что диверсификация новой группы занимает время, требующее числа поколений на 4-5 порядков больше.

В-четвёртых, стремлению вписать ЭТЭ в селекционистский контекст мешают некоторые моменты. Например, ссылка на то, что эволюционные изменения запускаются при ослабленной конкуренции, представляет собой указание на *неселективный механизм* эволюции. Точно так же утверждение, что функциональный компромисс является тормозом эволюционных преобразований, заставляет поставить вопрос о *внутренних* факторах, запускающих эволюцию.

Представления А.С.Раутиана

Как полагает А.С.Раутиан (1993), в понятии *генотип* скрываются два значения: 1) материальный носитель наследственной информации и 2) сама наследственная информация. Однако информация не есть самостоятельная сущность, так как её содержание раскрывается во взаимо-

действии носителя информации с получателем информации. Собственно, информация может быть записана на разных носителях и в разной форме (кодировке), а возможность её прочтения и применения зависит от свойств получателя.

Но если между носителем и получателем информации связь не случайная, а направленная (адресованная), то это означает, что содержание информации обусловлено потребностями её получателя. Точнее, получатель из всего информационного массива, содержащегося на носителе, усваивает лишь нужную ему информацию.

На основании предполагаемого существования адресной связи между генотипом и фенотипом А.С.Раутиан (1993) сформулировал совокупность тезисов, описывающих характер этой связи.

Во-первых, «*Содержание генотипа является не столько следствием его свойств как материального носителя наследственной информации, сколько следствием свойств фенотипа, которому он адресован*» (Раутиан 1993, с. 132).

Таким образом, фенотип как активный получатель (потребитель) информации на разных стадиях онтогенеза извлекает из генотипа различную информацию, но нужную ему в конкретный момент времени.

Во-вторых, «*Определённость содержания генотипа зависит не столько от устойчивости его элементов – генов, сколько от устойчивости* (определённости свойств) *исторически сложившегося*, т.е. предварительно информированного, *фенотипа адаптивной нормы* на всех стадиях онтогенеза» (Раутиан 1993, с. 132).

Этот тезис обосновывается тем, что адаптивная норма (дикий тип) осуществляется при значительном генотипическом разнообразии, которое вскрывается опытным путём, а также различными доводами в пользу регуляции онтогенеза и его эквифинальности.

Эти рассуждения основываются на предпосылке *устойчивости* адаптивной нормы по отношению к путям её осуществления. На этом основании делается предположение об *определённости содержания генотипа*. Однако, исходя из первого тезиса, это соотношение между генотипом и фенотипом можно (и следует) трактовать в контексте *избыточности* информации, предоставляемой генотипом. Поскольку фенотип извлекает из генотипа лишь небольшую часть нужной ему в данный момент времени информации, то определённость и объём информации, заключённой *в генотипе в целом*, оказывается *несущественной для функционирования фенотипа в данный момент времени и в процессе онтогенеза в целом*. Определяющим оказывается лишь *доступность необходимой ему информации*.

В-третьих, «*Генотип обладает вполне определённым содержанием только для уже (до известной степени независимо) унаследованного фенотипа от матери или предшествующей стадии онтогенеза*» (Рау-

тиан 1993, с. 135). Этот тезис поясняется тем, что на начальных стадиях развития, когда закладывается общий план строения, отсутствует трансляция генетической информации. Из него, по мнению А.С.Раутиана, вытекает следующий тезис.

В-четвёртых, «*Генотип как вся наследственная информация организма* (Иогансен 1933, 1935; Ригер, Михаэлис 1967, с. 82, 152; Айала 1984) *не может быть локализован в первичных структурах нуклеиновых кислот* (что вытекает из пункта 3); *он является аспектом фенотипа, а не его частью, и в этом смысле не представляет собой самостоятельной сущности*» (Раутиан 1993, с. 135). Этот тезис поясняется тем, что не существует ненаследственных изменений. Любое изменение имеет определённую предпосылку. Примеры «ненаследственных» изменений говорят лишь о неустойчивости их развития, и таким изменениям следует приписать низкую наследуемость.

С основной идеей этого тезиса – генотип совпадает с фенотипом – можно отчасти согласиться лишь в отношении прокариот. По отношению к многоклеточным организмам этот тезис не применим. Он основывается на предпосылке, что генотип представляет собой единственный источник информации для фенотипа. Однако генотип содержит информацию о структурных белках, энзимах и транскрипционных факторах; в нём нет никакой информации, касающейся организационных свойств. Следовало бы предположить существование иного источника информации, в частности, касающегося общего плана строения, а не отождествлять генотип с аспектом фенотипа.

В-пятых, «*Каждый элемент фенотипа, в том числе и генотип, по отношению к другим элементам фенотипа является получателем и в то же время носителем наследственной информации*» (Раутиан 1993, с. 136). В пользу этого утверждения приводятся онтогенетические корреляции и индуктивные взаимодействия между частями зародыша.

Действительно, такие связи и отношения можно трактовать с информационной точки зрения. Однако возникают вопросы: какого рода информация передаётся при таких взаимодействиях? Содержится ли в такой информации, например, план строения или его детали? Каков механизм кодировки и декодировки такой информации? Если на эти вопросы нет ответа, то корреляции и индукции вряд ли можно отнести к *информационным* связям.

В-шестых, «*Генотип как генетический код является специализированным, но далеко не единственным, "органом" хранения и передачи наследственной информации* любого содержания» (Раутиан 1993, с. 137). Если принять предыдущий тезис, что каждый элемент фенотипа, включая генотип, является носителем наследственной информации, то этот тезис избыточен. Если же обращать внимание на *передачу* наследственной информации, то следовало бы указать: какие ещё специализиро-

ванные и неспециализированные носители информации, передающие её в череде поколений, имеются в организме.

В-седьмых, «“*Мы имеем все основания утверждать, что в природе нет двух абсолютно идентичных генотипов*” (Парамонов 1967, с. 10)» (Раутиан 1993 с. 137). Видимо, формулировка этого тезиса основана на опровержении посылки, что по наследству передаётся нечто неизменное. Или в нашем случае – неизменный носитель с записанной на нём информацией. Опровергается эта посылка тем, что даже спонтанный мутационный процесс вполне достаточен, чтобы отсутствовала возможность даже однократной передачи по наследству носителя с неизменённой информацией. Однако этот тезис оправдан в случае, если содержание информации *полностью* используется фенотипом. Тогда изменение информации сказывается на выражении фенотипа. Если же информация содержательно *избыточна*, то её незначительное изменение несущественно для функционирования фенотипа.

В-восьмых, «“*Генотип – генетическая организация особи в одном или нескольких рассматриваемых локусах*” (Айала 1984, с. 204)» (Раутиан 1993, с. 138). Это операциональное определение генотипа, но оно применимо в отдельных случаях и совершенно не применимо, если оперировать понятием адаптивной нормы (Раутиан 1993).

В-девятых, «*Достаточно жёсткая связь отдельных знаков генетического кода (генов) с фенотипическими признаками является выражением устойчивости реакционной системы соответствующей адаптивной нормы* (Шмальгаузен 1940, 1968; А.С.Раутиан 1988), *на фоне которой мы наблюдаем единичные* (элементарные) *нарушения* (Раутиан, Раутиан 1985), а не наличия столь же жёсткой причинной зависимости признаков от конкретных генов» (Раутиан 1993, с. 138).

Утверждение можно признать справедливым в отношении организационных признаков, однако его универсальность (приложимость в отношении *всех* признаков) требует обоснования.

В-десятых, «*Высокая смысловая универсальность некоторых знаков генетического кода для всех живых существ или членов таксонов очень высокого ранга – свидетельство глубокого филогенетического единства всех ныне живущих организмов* (Маргелис 1983; Хесин 1984), *а не имманентной связи этих знаков как материальных носителей наследственной информации с содержанием последней*» (Раутиан 1993, с. 141). Вообще-то обосновать либо одну (глубокое филогенетическое единство), либо другую (связь знаков с их содержанием) версию универсальности знаков генетического кода в рамках картины мира, предполагаемой ЭТЭ, невозможно, поскольку она ограничена эволюционной проблематикой и не затрагивает семиотические проблемы. Ссылка на то, что эта универсальность необходима, чтобы поддержать трофическое единство биосферы, также требует обоснования.

В-одиннадцатых, «*Биологический смысл структурного обособления генотипа в рамках фенотипа и специализации генетического кода как материального носителя наследственной информации заключается в создании неуничтожимого в процессе онтогенеза пула наследственной информации, необходимого для воспроизведения (повторения в существенных чертах) и коррекции видоспецифических онтогенезов в ряду поколений*» (Раутиан 1993, с. 141).

Это некорректное утверждение, противоречащее тезису 4. В ряду поколений передаётся носитель с информацией о материальных элементах, составляющих тело организмов. Организация строится на основании иных источников информации, проблема существования которых в мейнстримной геноцентристской науке о живом даже не может быть поставлена. А в рамках ЭТЭ всё ограничивается ссылками на биологическое поле А.Г.Гурвича, в пригодности которого в качестве носителя такой информации есть большие сомнения (Поздняков 2019, 2023).

В-двенадцатых, «*Все и только живые системы обладают взаимообуславливающими друг друга процессами индивидуального и исторического развития*» (Раутиан 1993, с. 143).

Это утверждение подкрепляется крайне спорными рассуждениями. Сопоставляются организмы и биоценозы. Онтогенез трактуется как самосборка организма, а филогенез – как последовательная серия онтогенезов. Биоценоз, как другой тип живых систем, обладает сукцессией, которая полагается аналогом онтогенеза. В качестве аналога филогенеза предлагается филоценогенез. Соответственно, биосфера, для которой полагается нераздельность индивидуального и исторического развития, исключается из живых систем и полагается биокосным телом.

Однако аналогия биоценоза с организмом представляется неполной, поскольку принимать сукцессию в качестве аналога онтогенеза можно лишь с большой натяжкой. Точно так же филоценогенез не представляет собой последовательную цепь сукцессий, а совершенно иной тип процесса. Высказанный А.С.Раутианом взгляд на биосферу соотносится с представлениями В.И.Вернадского, но, например, у К.С.Старынкевича (2013) была совершенно иная точка зрения (см.: Поздняков 2018).

В-тринадцатых, «*Наследственность в её широком первоначальном смысле как способность потомков устойчиво воспроизводить в процессах онтогенеза свойства предков в нисходящем ряду поколений* (Дарвин 1939, 1951; Ламарк 1955) *является целостным неразложимым* (точнее, разложимым лишь для операциональных целей) *свойством живого*» (Раутиан 1993, с. 144).

Это утверждение основывается на предпосылке юридического характера, что по наследству передаются *свойства*, то есть наследственность выражается в *сходстве* потомков и предков. Однако *различия* в облике детей, рождённых одними и теми же родителями, вполне очевидны. В

пункте 11 указывается, что из поколения в поколение передаётся информация о материальных элементах (белках и т.п.), но на каких основаниях осуществляется организация – современной науке неизвестно. До решения этой проблемы такая формулировка данного тезиса А.С. Раутианом является преждевременной.

В целом, попытку выяснить особенности отношений между наследственностью и морфологическим обликом организма следует только приветствовать. Однако в статье А.С.Раутиана эти отношения оказались редуцированными до связи между генотипом и фенотипом. Эти понятия несут «осколки неадекватных идей», и потому результаты получились неудовлетворительными.

Представления К.Е.Михайлова

Основное внимание К.Е.Михайлов уделяет распространению эпигенетических идей*. Тем не менее, он затрагивает проблемы, которые остались вне поля зрения М.А.Шишкина и А.П.Расницына. В первую очередь – это проблема вида, которую К.Е.Михайлов (2022а,б,в) решает в контексте ЭТЭ, привлекая типологические элементы. Так, «хороший» с точки зрения систематика вид – это вид, особи которого устойчиво воспроизводят свой фенотип. Соответственно, такие особи характеризуются типовым онтогенезом, которому соответствует особый (видовой) эпигенетический ландшафт (Михайлов 2003; цит. по: Михайлов 2014).

В частности, птицы достаточно однородны в организационном отношении, но они характеризуются большим разнообразием в социальном, поведенческом и экологическом отношениях, то есть адаптации у них осуществляются за счёт изменения поведения. Следствием возникших поведенческих особенностей является социальное обособление группировки. Таким образом, основной способ адаптации к местным условиям у птиц заключается в активном изменении элементов поведения (Михайлов 1997, 2016).

В контексте ЭТЭ К.Е.Михайловым (2017) разрабатывается *морфогенетическая концепция* вида, в которой вид понимается как эпигенотип (эпигенетическая система). Он характеризуется видовой нормой реакции – набором дискретных траекторий развития, заканчивающихся типичным фенотипом и аберрациями (морфозами). Соответственно, видообразование – это формирование нового видового фенотипа и спектра морфозов.

Практическое применение этой концепции, по представлению Михайлова, затруднено трудоёмкостью исследований, так как необходимо описать норму реакции в целом, то есть описать не только типичный фенотип, но и выявить всю аберрантную изменчивость. В географиче-

* Им создан специальный сайт, предназначенный для обсуждения ЭТЭ — «Эволюция как эпигенетический процесс» (https://epigeneticsite.wordpress.com/).

ском отношении границы данного вида по отношению к близким видам определяются его способностью длительно сохранять свою морфологическую определённость в зоне симпатрии с ними. Концепция морфогенетического вида, по мнению К.Е.Михайлова, повсеместно применяется в палеонтологии.

Несмотря на утверждение, что морфогенетическая концепция вида основывается на морфологических признаках и на их связи через эпигенотип, К.Е.Михайлов структуру вида у птиц рассматривает не в контексте морфологической дифференциации, а в контексте социо-это-экологической дифференциации. С этой точки зрения популяция (как минимальная группа особей, которая может быть каким-то образом охарактеризована) рассматривается в пяти аспектах. Во-первых, популяция – это единица *фенотипической устойчивости*. По объёму такое понятие популяции можно сопоставить с биологической и эволюционной концепциями вида. Во-вторых, популяция – это единица *генетического разнообразия*. По объёму это понятие популяции соответствует видам, выделяемым молекулярными методами. В-третьих, популяция – это единица *морфофизиологического разнообразия*. Соответствует географической расе. В-четвёртых, популяция – это единица *это-экологического разнообразия*. Соответствует экологической расе. В-пятых, популяция – это единица *социо-репродуктивной обособленности*. Это «особые демосоциумы, выявляемые как поведенческие и вокальные расы с избирательностью (ассортативностью) скрещивания на основе стереотипных (общих для группы) визуальных и акустических предпочтений особей» (Михайлов 2017, с. 56).

Большое значение К.Е.Михайлов (2018, 2022в) придаёт репродуктивной изоляции группировок птиц через перцептивное восприятие особями сигнального окружения. Возникшие устойчивые стереотипы опознания ситуаций воспроизводятся путём подражания и обучения. Такие поведенческие барьеры легко возникают и легко разрушаются. Однако динамика этих процессов практически не изучена, в том числе и по причине плохой разработанности системы обозначения внутривидовых единиц.

Представления Д.Л.Гродницкого

Свои идеи Д.Л.Гродницкий опубликовал в нескольких статьях (1999, 2000, 2001), а затем обобщил в книге (Гродницкий 2002). Им сделана попытка выделения постулатов ЭТЭ, хотя они и не были сформулированы в чёткой форме. В таком случае имеется возможность для различного толкования основных утверждений, поэтому нижеизложенное не претендует на точное воспроизведение представлений Д.Л.Гродницкого.

Так, он рассматривал эволюцию как *процесс преобразования таксонов*; считал, что таксоны представляют собою *дискретные группы фено-*

типов, и тогда теория эволюции должна объяснять *переход из одного фенотипического состояния в другое*. Устойчивость фенотипов к изменениям обуславливает дискретность таксонов.

Траектории развития организма от зиготы до дефинитивного состояния могут быть разными. В стадии стазиса большая часть зигот достигает одного и того же дефинитивного фенотипического состояния. Траектория, по которой осуществляется развитие зигот, называется *креодом*, а дефинитивное состояние, по представлению Д.Л.Гродницкого, – *стандартным фенотипом*. Траектории, по которым осуществляется развитие, заканчивающееся фенотипом, отличным от стандартного, обозначаются как *дополнительные траектории*. Развитие по дополнительным траекториям приводит к онтогенетическим аберрациям, терминологически обозначаемым как *морфозы*. Креод с дополнительными траекториями (совокупность траекторий развития) называется *эпигенетическим ландшафтом*.

Морфозы появляются в результате нарушений развития, причём, по мнению Д.Л.Гродницкого (2002), нарушающие факторы могут быть как внешние (*фенокопии*), так и внутренние (*генокопии*).

Эта точка зрения совершенно не соответствует первоначальному представлению М.А.Шишкина (1981), который однозначно высказался в пользу исключительно внешних факторов, обуславливающих перестройку развития. Собственно говоря, утверждение Д.Л.Гродницкого о внешних и внутренних нарушающих факторах противоречит последующему тексту, в котором утверждается, что «эпигенетическая теория рассматривает эволюцию как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде. Эта теория предполагает, что в ходе эволюционного изменения популяция старого вида вначале утрачивает фенотипическую устойчивость, и затем переходит в новое состояние, сперва очень изменчивое, но обретающее новую устойчивость в ходе последующей эволюции» (Гродницкий 2002, с. 63). Этот процесс преобразований из одного устойчивого состояния в другое через стадию неустойчивости представляет собой *элементарный эволюционный цикл*.

Как уже говорилось, постулаты ЭТЭ чётко Д.Л.Гродницким не сформулированы, хотя, если судить по названию разделов шестой главы его книги, именно в ней должны обсуждаться разные постулаты ЭТЭ. Однако содержание шестой главы посвящено подробному описанию элементарного эволюционного цикла. Возможно, что некоторые характерные черты и условия протекания этого цикла интерпретировались Гродницким в качестве постулатов.

Итак, первый постулат можно сформулировать в следующем виде: *изменение характера существования является необходимым условием начала нового эволюционного цикла*. Но вот дальнейшее утверждение

Д.Л.Гродницкого (2002, с. 64), что выживание формы возможно лишь при наличии свободных или частично используемых ресурсов, спорно, так как ресурсы никогда полностью не используются, в противном случае выживание экосистем и видов было бы невозможным. Таким образом, условия для выживания изменившейся формы есть всегда. Важен другой момент: по мнению Д.Л.Гродницкого, изменение начинается с перестройки *поведенческих стереотипов*. А это утверждение говорит в пользу *внутренних* факторов изменения.

Второй постулат, на мой взгляд, можно сформулировать так: *действие новых условий развития приводит к дестабилизации фенофонда*. Это состояние рассматривается в качестве стадии эволюционного цикла. По представлению Д.Л.Гродницкого, дестабилизация является следствием снижения эффективности регуляции онтогенеза, то есть, так сказать, утери точки эквифинальности. В пользу этого постулата свидетельствуют многочисленные данные наблюдений и опытов.

Как можно полагать, следующим постулатом является *генетическая ассимиляция морфоза*, адаптивного в новых условиях. Она осуществляется путём отбора генотипов, которые обеспечивают «устойчивый онтогенез нового фенотипа и, соответственно, его наибольшую наследуемость: фенокопия морфоза постепенно превращается в его генокопию» (Гродницкий 2002, с. 70).

Очередным этапом эволюционного цикла, по мнению Д.Л.Гродницкого, является *эвадаптация*. В некоторой степени данное утверждение подкрепляется эмпирическим материалом, то есть в филогенетическом развитии большинства таксонов можно выделить две фазы расцвета, причём вторая фаза наступает после вымирания прежней доминирующей группы таксонов. Фактически такая ситуация может рассматриваться как частный случай проявления более общего правила, а именно смены доминирующих групп (Марков, Наймарк 1998). Таким образом, Д.Л.Гродницкий полагал, что эвадаптация происходит не за один элементарный цикл, а на протяжении множества циклов дестабилизации и стабилизации фенофонда.

Оценивая идеи Д.Л.Гродницкого, следует напомнить, что в его представлении эволюция есть процесс преобразования *таксонов*, и тогда все эволюционные изменения следует интерпретировать в *таксономическом контексте*. В таком случае эпигенетический ландшафт должен обладать *видовой спецификой*, то есть эпигенетические ландшафты разных видов должны выражать различия в *таксономически значимых признаках*. Соответственно, при изменениях внешней среды дестабилизация должна затрагивать таксономически значимые признаки, то есть онтогенетические аберрации не должны представлять собой хаотические (беспорядочные) изменения. Если же основываться на гипотезе функционального компромисса А.П.Расницына, то следует признать возмож-

ность увеличения диапазона изменчивости лишь небольшого количества признаков. Однако стабилизация новой формы в изменённых условиях не нуждается в генетической ассимиляции. В самом деле, *при изменении условий существования* будут появляться морфозы, причём «одни и те же изменения среды развития вызывают образование одних и тех же морфозов» (Гродницкий 2002, с. 79).

Учитывая вышесказанное, можно утверждать, что их основная доля будет принадлежать новой модальности (морфозу) таксономически значимого признака. Так как сохраняющиеся новые условия в каждом последующем поколении будут обуславливать появление тех же самых морфозов, то доля новой модальности будет увеличиваться с каждым новым поколением. Соответственно, при очередном изменении условий адаптивным будет другой морфоз, который будет также снова и снова воспроизводиться в данных условиях. Собственно, о генетической ассимиляции можно говорить лишь в экспериментальных случаях, когда в одних и тех же условиях выводят разные «чистые» линии.

Представление Д.Л.Гродницкого об ин- и эвадаптивных фазах эволюции существенно отличается от представления А.П.Расницына. Во-первых, по мнению А.П.Расницына, эти фазы осуществляются на протяжении одного эволюционного цикла, тогда как по мнению Д.Л.Гродницкого эвадаптация осуществляется на протяжении множества циклов. Во-вторых, в примере, приводимом Гродницким и касающемся адаптации полёвок к горным условиям (Шварц 1980), соотносятся *разные признаки*. Так, особи из низкогорных популяций равнинных видов полёвок *Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus* реагируют на недостаток кислорода *увеличенным размером сердца*, что рассматривается как проявление инадаптивного этапа. У особей высокогорного вида *C. frater* сердце обычных размеров, однако они характеризуются более *высоким сродством гемоглобина к кислороду*, что рассматривается как показатель оптимизации организации, то есть как проявление эвадаптивного этапа.

Естественно, возникают вопросы: а как формировалось более высокое сродство гемоглобина к кислороду у высокогорных видов? какова длительность этих этапов (увеличения размеров сердца и повышения сродства гемоглобина к кислороду)? и вообще, какое отношение имеют эти признаки к различению особей данных трёх видов, то есть к таксономически значимым признакам? Ответы на эти вопросы в работе Д.Л.Гродницкого отсутствуют.

На основании отсутствия однозначных связей между структурами и функциями Д.Л.Гродницкий выводил совсем иное следствие из гипотезы функционального компромисса, чем А.П.Расницын. Так, чем сложнее организм, тем большим количеством структур он характеризуется, и тем большее количество функций, ими исполняемых, имеется. Соответственно, у более сложных организмов больше возможностей переклю-

чения функций на другие структуры. Из чего Гродницкий сделал вывод о более лёгком изменении конструкции у более сложных организмов по сравнению с простыми.

Однако с этим выводом трудно согласиться. Сложно устроенные организмы, как правило, специализированы. А специализированным организмам практически невозможно переключить ту или иную функцию на другую структуру.

Очень интересно замечание Д.Л.Гродницкого (2002), что на островах дивергирующие формы не дают таксонов выше ранга родов, то есть радиация таких групп не выходит за пределы семейства. Образование же таксонов высокого ранга происходит на материках. Им предложено два объяснения. Согласно одной версии, сильно уклоняющиеся морфозы неадаптивны, следовательно, сальтационный характер происхождения таксонов высокого ранга – крайне маловероятное событие, что и подтверждается невысоким рангом эволюционирующих островных групп. Согласно второй версии, масштаб эволюционных преобразований определяется не в одном элементарном эволюционном цикле, а в целой серии таких циклов. В таком случае масштаб преобразований будет зависеть от величины экосистемы, точнее, от величины нарушений в экосистеме. Соответственно, в материковых экосистемах полагается возможность широких эволюционных изменений. Также в данном случае придаётся большое значение внешним воздействиям, разрушающим экосистемы, – падениям крупных метеоритов или извержениям вулканов.

Представления А.Г.Васильева

Идеи А.Г.Васильева основываются на исследовании популяционной изменчивости, в частности, на анализе выражения билатеральных признаков. На этом основании им разработана модель *эпигенетического ландшафта популяции* (Васильев 1988). По аналогии с моделью эпигенетического ландшафта К.Уоддингтона, эпигенетический ландшафт популяции отражает «популяционный онтогенез», под которым Васильев понимает обобщённый тип развития особи в данной популяции. Вероятность осуществления конкретной особью своего пути развития будет зависеть от степени сходства её дефинитивного облика с обобщённым обликом. Совокупность осуществлённых дефинитивных фенотипов составляет *эпигенетическую изменчивость*. Вся эта изменчивость, за исключением типичного фенотипа, осуществляется по *аберрантным эпигенетическим траекториям*, которые имеют низкую вероятность осуществления. Разные популяции одного вида будут характеризоваться разными эпигенетическими ландшафтами. Соответственно, чем ближе географически популяции друг к другу, что более сходен должен быть их эпигенетический ландшафт. Эти идеи проиллюстрированы анализом фенетической изменчивости надкрылий жуков (Васильев 1988). Также

им указывается, что полёвки в условиях вивария сохраняют исходную (природную) частоту фенов неметрических признаков, что свидетельствует об устойчивости популяционной эпигенетической системы (Васильев 1992).

С помощью многомерных методов анализа метрических признаков было показано, что изменчивость непрерывна на определённых участках (доменах), между которыми есть разрывы (хиатусы). Сами домены интерпретируются как устойчивые морфологические состояния. Полагается, что хиатусы между ними обусловлены эпигенетическими порогами. Переход из одного домена в другой возможен при сильном воздействии (Васильев 1992).

Важнейшим моментом представлений А.Г.Васильева (2005, 2008, 2009б; Васильев, Васильева 2009) является попытка синтеза эпигенетической концепции и мерономии С.В.Мейена. Так, в этом контексте мерон интерпретируется как множество возможных (вероятных) состояний (модусов) признака. Разные таксоны могут характеризоваться одинаковым спектром модусов какого-либо признака, но различаться по частоте представленности этих модусов. В этом отношении концепцию мерона отождествляют с моделью эпигенетического ландшафта*. Такое отождествление позволяет указать на процессуальный момент: «мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество» (Васильев 2004, с. 19).

Интракреод А.Г.Васильев отождествляет с сериальными гомотипными, гомодинамными и гомономными структурами. В частности, спектр изменчивости билатерального признака трактуется им как проявление интракреода. Понятие экстракреода отождествляется им с понятием популяционной эпигенетической изменчивости. Иными словами, популяционная модель эпигенетического ландшафта соответствует экстракреоду (Васильев 2005).

Основываясь на идеях Г.Ю.Любарского (1996) об иерархической структуре архетипа и соотносительности мерона и архетипа, А.Г.Васильев считает, что можно говорить об архетипах популяции, вида и надвидового таксона. С этой точки зрения «Архетип популяции – это всё потенциальное многообразие реализаций всех структур фенотипа, способных проявиться в данной единой по происхождению группе особей на основе общего эпигенетического ландшафта популяции» (Васильев 2005, с. 543), то есть архетип популяции тождественен её эпигенетиче-

* Представления К.Уоддингтона С.В.Мейен сопоставил со взглядами на ограниченность формообразования. По мнению С.В.Мейена (1974, с. 361), «Целесообразно понятие “креод” оставить в качестве обобщающего понятия для любого ограниченного формообразования. Креод, проявляющийся в онтогенезе, можно тогда назвать онтокреодом, в филогенезе – филокреодом, в пределах особи – интракреодом, между особями – экстакреодом». Это крайне широкая трактовка понятия *креод*, выводящая его за пределы того круга понятий, в которых он был введён К.Уоддингтоном, и тем самым, лишающая его исходного смысла. Собственно, *креод* в смысле К.Уоддингтона соответствует *онтокреоду* в смысле С.В.Мейена.

ской системе. Фенотип отдельной особи – это проявление части популяционного архетипа.

Однако особь обладает популяционным эпигенетическим ландшафтом *потенциально*, то есть она способна реализовать один из любого варианта популяционного спектра изменчивости. Соответственно, *видовой архетип* соотносится со спектром траекторий развития, содержащихся в видовом эпигенетическом ландшафте. Эта же идея распространяется и на таксоны надвидового ранга. В таким образом трактуемом архетипе можно выявить инвариантную часть, то есть часть, присутствующую в фенотипе всех особей данной популяции, вида и т.д. По мнению А.Г.Васильева (2005), эпигенетическая система популяции имеет очень сложную иерархическую структуру, включающую реализованную и латентную составляющие, которые включают различные мероны, состоящие из ядра (адаптивной нормы) и периферии (инадаптивные морфозы) в составе реализованной части и мобилизационного резерва морфозов в составе латентной части.

На организменном уровне эпигенетическая система представляет собой «совокупность активно функционирующих и взаимодействующих друг с другом геномов и их продуктов в клетках всех тканей, формирующих все органы и части организма, обеспечивающая событийный процесс развития – морфогенез, а также жизнедеятельность на всех этапах развития и участие особи в размножении» (Васильев 2005, с. 158). Таким образом, в причинном отношении эпигенетическая система и морфогенез сводятся к геному, то есть они трактуются с редукционистской точки зрения, хотя эпигенез трактуется им как процесс самосборки организма*.

Основываясь на старых представлениях о различии преформизма, как простого роста индивида из зародыша, и эпигенеза, как развития с новообразованием, А.Г.Васильев характеризует эпигенез как *рекурсивную программу* онтогенеза, что противоречит его же утверждению, что при эпигенезе каждая фаза онтогенеза строится *ситуативно*. Если все возможные ситуации запрограммированы, то вряд ли такое развитие можно назвать эпигенезом.

По представлению А.Г.Васильева, процессы, происходящие внутри клетки, достаточно хорошо объясняются современными концепциями. Однако этого нельзя сказать в отношении формирования тканей и органов. Несмотря на существование разных типов эмбриональных регуляций, в онтогенезе подавляющего большинства организмов преобладают дришевские регуляции, при которых дифференциация клетки зависит от её положения в целом. По мысли А.Г.Васильева, описать онтогенез возможно с помощью синергетических идей. Тогда онтогенез следует рассматривать как процесс *самоорганизации*, при котором происходит

* Позже А.Г.Васильев (2021б, с. 116) скорректировал свою точку зрения: «Эпигенетическая система на всех этапах развития регулирует функционирование генома, запуская одни процессы и блокируя другие».

спонтанное возникновение организации из беспорядка. Сам развивающийся организм представляет собой *диссипативную структуру* (неравновесную открытую систему) – относительно стабильное пространственно неоднородное состояние. При изменении параметров процессов, происходящих в системе, возможен переход её в новое относительно устойчивое состояние, причём таких возможных состояний может быть несколько, а переход в какое-то конкретное состояние может осуществляться случайным образом. Устойчивое состояние (диссипативная структура) является *аттрактором*, то есть, так сказать, притягивает развитие системы, находящейся в неустойчивом состоянии.

По мнению А.Г.Васильева, фенотипы следует рассматривать как диссипативные структуры, существующие в устойчивом неравновесном состоянии, а «Фены в таком смысле представляют собой определённые допустимые состояния диссипативной структуры (фенотипа). В основе некоего порядка их возникновения лежат хаотические внутри- и межклеточные процессы дифференцировки тканей и морфогенеза, параметризуемые работой эпигенотипа. Поэтому фены могут либо проявляться, либо не проявляться у особей, а их появление (для пороговых структур) в основном не коррелирует на разных сторонах тела особей (подвержено флуктуирующей асимметрии), иногда их возникновение в фенотипе совершенно непредсказуемо и, как принято считать, случайно» (Васильев 2005, с. 205).

Разнообразные фенетические особенности популяций и отдельных биотипов трактуются им в контексте эпигенетической концепции. В частности, повышение показателя флуктуирующей асимметрии свидетельствует о дестабилизации процессов развития в данной популяции.

Им также сделана попытка включить морфологические материалы в экологический контекст, в частности, им разрабатывается концепция *морфологической ниши* как аспекта экологической ниши (Васильев, 2021а,б).

Основываясь на идее В.В.Жерихина (2003) о катастрофических перестройках экосистем в прошлые геологические эпохи и учитывая современные глубокие антропогенные трансформации экосистем, А.Г.Васильев даёт прогноз о скорейшем наступлении очередного глобального биоценотического кризиса, который будет выражаться в быстрых популяционных перестройках на основе эпигенетических преобразований (Васильев, Васильева 2005; Васильев 2009а).

Заключение

Итак, сторонники ЭТЭ разрабатывают различные проблемы, в частности, концепцию вида и видообразования, теорию структуры и эволюции сообществ, соотношение между микро- и макроэволюцией. Сделана попытка включить в состав ЭТЭ мерономию и типологию. Модель эпи-

генетического ландшафта позволяет проанализировать значительную часть эмпирического материала в контексте ЭТЭ. Вполне очевидно, что детальная проработка указанных тем позволит включить в контекст ЭТЭ обширный теоретический материал, а также необходимо усовершенствовать методику эмпирических исследований*.

Следует заметить, что сторонники ЭТЭ публикуют свои теоретические работы преимущественно в журнальных статьях. Единственная брошюра Д.Л.Гродницкого (2002) включает изложение лишь ядра ЭТЭ, причём в сравнении с СТЭ, а в монографиях А.Г.Васильева (2005, 2021б; Васильева, Васильева 2009) детально обсуждаются морфологические и мерономические аспекты ЭТЭ. Очевидно, назрела необходимость в книге, в которой подробно бы анализировались в контексте ЭТЭ все области науки о живом, традиционно связываемые с эволюционной теорией.

Литература

Айала Ф. 1984. *Введение в популяционную и эволюционную генетику*. М.: 1-230.

Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // *Фенетика природных популяций*. М.: 158-169.

Васильев А.Г. 1992. *Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих*. Киев: 1-45.

Васильев А.Г. 2004. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // *Уч. зап. НТГСПА*. Нижний Тагил: 13-23.

Васильев А.Г. 2005. *Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии*. Екатеринбург: 1-640.

Васильев А.Г. 2008. Популяционная мерономия и проблема визуализации эпигенетического ландшафта // *XXII Любищевские чтения*. Ульяновск, **2**: 6-15.

Васильев А.Г. 2009а. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // *Биосфера* **1**, 2: 166-177.

Васильев А.Г. 2009б. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // *Журн. общ. биол.* **70**, 3: 195-209.

Васильев А.Г. 2021а. Концепция морфониши в эволюционной экологии // *Экология* 3: 163-178.

Васильев А.Г. 2021б. *Концепция морфониши и эволюционная экология*. М.: 1-315.

Васильев А.Г., Васильева И.А. 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // *Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.М.Лобачевского. Сер. биол.* 1 (9): 27-38.

Васильев А.Г., Васильева И.А. 2009. *Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии*. М.: 1-511.

Гродницкий Д.Л. 1999. Критика неодарвинизма // *Журн. общ. биол.* **60**, 5: 488-509.

Гродницкий Д.Л. 2000. Современный мутационизм в западной эволюционной биологии // *Успехи соврем. биол.* **120**, 5: 419-424.

Гродницкий Д.Л. 2001. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // *Журн. общ. биол.* **62**, 2: 99-109.

Гродницкий Д.Л. 2002. *Две теории биологической эволюции*. Саратов: 1-160.

Данилевский Н.Я. 1885. *Дарвинизм. Критическое исследование*. СПб., **1**, 1: 1-519.

* Модель эпигенетического ландшафта вполне формализуется (Поздняков 2022), и с её помощью можно анализировать внутри- и межвидовую билатеральную изменчивость.

Дарвин Ч. 1939. *Сочинения*. М.; Л., **3**: 1-831.
Дарвин Ч. 1951. *Сочинения*. М.; Л., **4**: 1-883.
Жерихин В.В. 2003. *Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике*. М.: 1-542.
Иогансен В. 1933. *Элементы точного учения об изменчивости и наследственности*. Л.: 1-410.
Ковалевский В.О. 1960. *Собрание научных трудов*. М., **3**: 1-350.
Ламарк Ж.Б. 1955. *Избранные произведения*. М., **1**: 1-968.
Любарский Г.Ю. 1996. *Архетип, стиль и ранг в биологической систематике*. М.: 1-436.
Маргелис Л. 1983. *Роль симбиоза в эволюции клетки*. М.: 1-351.
Марков А.В., Наймарк Е.Б. 1998. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов // *Тр. Палеонтол. ин-та РАН* **273**: 1-318.
Мейен С.В. 1974. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // *Журн. общ. биол*. **35**, 3: 353-364.
Мейен С.В. 1987. География макроэволюции у высших растений // *Журн. общ. биол*. **48**, 3: 291-309.
Михайлов К.Е. 1997. Социо-поведенческий подход к пониманию структуры и истории вида у птиц (основные положения и ближайшие следствия) // *Рус. орнитол. журн*. **6** (28): 6-13. EDN: KVWQLT
Михайлов К.Е. 2014. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околовидовой таксономии у птиц // *Рус. орнитол. журн*. **23** (994): 1305-1330. EDN: SAIACV
Михайлов К.Е. 2016. Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия // *Рус. орнитол. журн*. **25** (1296): 2065-2084. EDN: VWZVZP
Михайлов К.Е. 2017. Сложность дивергенции и структура вида у птиц // *Тр. Мензбир. орнитол. общ-ва*. М., **3**: 40-67.
Михайлов К.Е. 2018. Экологические расы и репродуктивные изоляты у птиц: может ли околовидовая морфо-гено-таксономия адекватно отобразить «многоканальность» дивергенции популяций у нейросложных организмов? // *Рус. орнитол. журн*. **27** (1695): 5581-5601. EDN: VLSDST
Михайлов К.Е. 2022а. Проблемы систематизации популяций у птиц. 1. Введение // *Рус. орнитол. журн*. **31** (2242): 4731-4741. EDN: VWKQTP
Михайлов К.Е. 2022б. Проблемы систематизации популяций у птиц. 2. Расплывчатость понятий и терминов // *Рус. орнитол. журн*. **31** (2243): 4773-4790. EDN: AJFZXL
Михайлов К.Е. 2022в. Проблемы систематизации популяций у птиц. 3. Двойственность природы репродуктивной изоляции // *Рус. орнитол. журн*. **31** (2244): 4815-4832. EDN: ZLEVIA
Парамонов А.А. 1967. Изменчивость и наследственность в их связи с эволюционным процессом // *Современные проблемы эволюционной теории*. Л.: 7-52.
Поздняков А.А. 2018. *Философские основания классической биологии: Введение в органическую биологию*. М.: 1-268.
Поздняков А.А. 2019. Развитие и наследственность: три концепции // *Рус. орнитол. журн*. **28** (1744): 1183-1223. EDN: YYHLVB
Поздняков А.А. 2022. Применение модели эпигенетического ландшафта для изучения структуры морфотипической изменчивости (на примере М3 скальных полёвок (*Alticola*, Rodentia, Arvicolinae)) // *Зоол. журн*. **101**, 2: 202-212.
Поздняков А.А. 2023. Эпигенетическая (холистическая) теория эволюции (по публикациям М.А.Шишкина) // *Рус. орнитол. журн*. **32** (2349): 4357-4399. EDN: NCYZKT
Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоценотические кризисы*. М.: 46-64.
Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Рос. энтомол. общ-ва*. **73**: 1-108.
Расницын А.П. 2005. *Избранные труды по эволюционной биологии*. М.: 1-347.

Расницын А.П. 2008. Теоретические основы эволюционной биологии // *Введение в палеоэнтомологию*. М.: 6-31.
Расницын А.П. 2014. Эволюционная теория: современный этап // *Палеонтол. журн*. **1**: 3-8.
Расницын А.П. 2015. Эпигенетическая теория эволюции на пальцах // *Invert. Zool*. **12**, 1: 103-108.
Расницын А.П. 2020. Философия эволюционной биологии // *Журн. общ. биол*. **81**, 1: 54-80.
Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *Современная палеонтология*. М., **2**: 76-118.
Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // *Журн. общ. биол*. **54**, 2: 132-148.
Раутиан А.С., Раутиан Г.С. 1985. Некоторые особенности аномальных фенов // *Фенетика популяций*. М.: 196.
Ригер Р., Михаэлис А. 1967. *Генетический и цитогенетический словарь*. М.: 1-607.
Старынкевич К.Д. 2013. *Строение жизни*. М.: 1-51.
Хесин Р.Б. 1984. *Непостоянство генома*. М.: 1-472.
Шапошников Г.Х. 1961. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // *Энтомол. обозр*. **40**, 4: 739-762.
Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // *Энтомол. обозр*. **44**, 1: 3-25.
Шапошников Г.Х. 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // *Журн. общ. биол*. **39**, 1: 15-33.
Шварц С.С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. М.: 1-278.
Шишкин М.А. 1981. Закономерности эволюции онтогенеза // *Журн. общ. биол*. **42**, 1: 38-54.
Шмальгаузен И.И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // *Журн. общ. биол*. **1**, 4: 509-528.
Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора*. М.: 1-451.

ISSN 1026-5627
*Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск **2358**: 4837-4844*

Материалы по гнездованию орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* в лесонасаждениях на Дону и в Западном Предкавказье

А.В.Забашта

Алексей Владимирович Забашта. Ростовский-на-Дону противочумный институт Роспотребнадзора, ул. М.Горького, 117/40, Ростов-на-Дону, 344002, Россия.
E-mail: zabashta68@mail.ru

Поступила в редакцию 29 октября 2023

В последние десятилетия на юге европейской части России орланы-белохвосты *Haliaeetus albicilla* стали устраивать гнёзда и успешно выводить потомство в полосных лесонасаждениях разного назначения и в искусственных лесных массивах зоны интенсивного земледелия, что связано с общим ростом численности этих птиц в регионе и освоением ими новых территорий (Федосов, Маловичко 2006, 2014; Белик и др. 2008; Ильюх 2018). В данном сообщение приводится дополнительная информация о гнездовании орланов-белохвостов в искусственных лесонасаждениях бассейна Дона и Западного Предкавказья.

Рис. 1. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* в трёхрядной белоакациевой полезащитной лесополосе. Азовский район, Ростовская область. 24 марта 2010. Фото автора

Одно жилое гнездо орланов обнаружено 24 марта 2010 среди полей, перемежаемых полезащитными лесополосами между хуторами Павло-Очаково и Метелёв (Азовский район, Ростовская область). В ближайших

окрестностях гнезда отсутствуют какие-либо водоёмы, а побережье Таганрогского залива, куда, очевидно, хищники и летали охотится, находится в 8-9 км. Гнездо располагалась на высоте 7 м на белой акации *Robinia pseudoacacia*, растущей в крайнем ряду трёхрядной лесополосы и фактически нависало над грунтовой дорогой, проходящей вдоль края поля, по которой перемещалась автомобильная и сельскохозяйственная техника (рис. 1). Орлан находился в гнезде, но при приближении к нему улетел. Это место для размножения орланы выбирают не первый год, подтверждением чему служило старое гнездо, лежащее на земле в лесополосе. Дерево, на котором оно располагалось, росло в среднем ряду, но было кем-то спилено, возможно, в попытке забрать слётка. Судя по новому построенному гнезду (примерно в 15 м от старого), орланы сохранили верность этому участку, несмотря на явный негативный интерес со стороны людей и в текущем году насиживали кладку. Для новой постройки птицы использовали часть веток из разрушенного гнезда. Рядом с жилым гнездом орлана (по-видимому, под его защитой) ежегодно гнездились сороки *Pica pica*, о чём свидетельствуют одно жилое и три старых гнезда этих птиц.

Рис. 2. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* в ясеневой полезащитной лесополосе. Мясниковский район, Ростовская область. 28 марта 2010. Фото автора

В этот же период в сходных сельскохозяйственных угодьях к югу от Таганрогского залива, очевидно, гнездилась ещё одна пара орланов-белохвостов, но поиски их гнезда не предпринимались. Взрослые птицы регулярно встречались в марте-апреле 2010 г. по северо-западному краю Кугейской пади – достаточно большой местами заболоченной бессточной котловины, расположенной рядом с селом Кугей (Азовский район, Ростовская область). Расстояние отсюда до морской акватории составляло 9-10 км.

С северной стороны Таганрогского залива жилое гнездо орлана-белохвоста обнаружено 28 марта 2010 примерно в 7 км к северо-западу от села Чалтырь Мясниковского района и в 1.5 км от асфальтированной автодороги. Постройка располагалась на ясене на высоте около 12 м в крайнем ряду широкой акациево-ясеневой полезащитной лесополосы, в которой росли также одиночные дубы и клёны ясенелистные. Самка насиживала кладку достаточно плотно и при подходе к лесополосе не взлетела сразу, но позже всё же покинула гнездо и стала летать кругами поблизости (рис. 2). По словам одного из местных жителей, орланы успешно гнездятся в этом месте уже примерно 5 лет. Механизаторы, работающие на прилегающих полях, знают об этом жилом гнезде и птиц не беспокоят. Расстояние до края дельты Дона составляет около 10 км по прямой, а до акватории Таганрогского залива – около 20 км.

В этом же районе, но в 10 км западнее, по-видимому, гнездилась ещё одна пара орланов-белохвостов. В 2009-2010 годах пара и одиночные взрослые орланы регулярно наблюдались в 3-4 км к северу от хутора Весёлый (Мясниковский район) по южному краю военного полигона (в то время фактически не действующего). Данная местность также представляет собой аналогичный сельскохозяйственный ландшафт – поля, разделённые лесополосами, за исключением территории полигона, где лесополос нет. По постоянному присутствию орланов можно предположить, что здесь находилось их гнездо. Расстояние до Таганрогского залива составляет около 12 км.

Рис. 3. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* в тополевой полезащитной лесополосе. Волгодонский район, Ростовская область. 26 апреля 2020. Фото автора

Орланы-белохвосты устраивают гнёзда в полезащитных лесополосах и выше по Дону. Так, одно жилое гнездо обнаружено 13 апреля 2019 в тополевой лесополосе в 3 км от посёлка Сибирьковый (Волгодонский

район, Ростовская область). В следующем году птицы снова здесь размножались и 26 апреля 2020 у них, по-видимому, уже были птенцы (рис. 3). Один взрослый белохвост постоянно находился поблизости от гнезда, пока другой улетал на охоту. Река Дон с её рукавами и старицами находилась в 10 км от гнезда, но птицы, безусловно, имели возможность охотится на других водоёмах, расположенных ближе, таких как Донской магистральный канал и комплекс рыборазводных прудов в долине реки.

Гнездование орланов-белохвостов среди полей отмечено и на северовостоке Ростовской области. Так, жилое гнездо обнаружено 7 апреля 2021 в 3 км от хутора Новорябухин (Советский район). Судя по размерам, это была многолетняя постройка. Гнездо располагалось на высоте 12 м на одном крупном тополе чёрном, росшем по краю сгоревшей ясеневой лесополосы (рис. 4). Место гнездования находилось в нескольких километрах от рек Чир и Куртлак. Один орлан-белохвост сидел поблизости от гнезда.

Рис. 4. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* на одном из сохранившихся тополей в сгоревшей ясеневой лесополосе. Советский район, Ростовская область. 7 апреля 2021. Фото автора

Следует отметить, на Среднем Дону, где площадь лесов существенно выше, чем на юге Ростовской области орланы-белохвосты также могут выбирать для постройки гнёзд сходные с полезащитными лесополосами линейные участки естественного леса, окружённые открытыми пространствами и к тому же удалённые от крупных водоёмов. В течение 2021-2023 годов пара орланов размножалась на южной окраине хутора Антиповский (Шолоховский район, Ростовская область). Они построили гнездо на крупном тополе чёрном на высоте 10 м. Гнездовой участок

представлял собой узкую закустаренную и местами прерывающуюся полосу леса, состоящего преимущественно из низкорослых деревьев с небольшим числом возвышающихся над ними тополей (рис. 5). Расположение тополей было приурочено к узкому руслу реки Решетовка. В маловодные годы, за исключением весны, водоток по руслу этой реки ниже хутора отсутствует, так как вода уходит в песок. Орланы, очевидно, летали охотиться на Дон, до которого было около 5 км.

Рис. 5. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* на тополе чёрном в сухой долине реки Решетовка. Шолоховский район, Ростовская область. 13 апреля 2023. Фото автора

Гнездование орлана-белохвоста в искусственном лесном массиве на берегу Весёловского водохранилища в 6 км к северо-западу от посёлка Степной Курган (Сальский район, Ростовская область) известно с 1996 года (Белик 2000). При обследовании этого леса в 2010-2011 годах обнаружить гнездо нам не удалось. По словам местного егеря, постоянно проживавшего на кордоне в лесу, орланы на берегу этого водохранилища строили гнёзда неоднократно, но не размножались в них. Одиночные взрослые птицы держались поблизости от построек, но пар он не наблюдал. Вскоре хищники покидали выбранный участок и гнёзда оставались пустыми. При повторном обследовании этого леса жилое гнездо орлана-белохвоста было найдено 19 марта 2015 в приспевающем дубняке примерно в 400 м от берега водохранилища. Построено оно было на высоте 10 м на дубе. При приближении к гнезду с него слетела птица, которая, очевидно, насиживала кладку. В данном случае орланы выбрали место для устройства гнезда в выделе сплошного дубового леса, хотя вдоль берега росло достаточно большое число крупных тополей.

Орланы-белохвосты гнездятся и в искусственных лесах восточных районов Ростовской области. Так, гнездо с насиживающей самкой обнаружено 22 марта 2020 в лесном массиве, расположенном в 7 км к северу

от хутора Королёв (Дубовский район) на границе с Волгоградской областью. Хищники построили его на дубе на высоте 9 м примерно в 50 м от края леса. Следует отметить, что в 2019 году орланов в этом лесу не отмечалось. Расстояние от гнезда до побережья Цимлянского водохранилища составляло 18-20 км. Поэтому орланы, по-видимому, использовали для охоты пруды в степных балках, самый большой из которых находился в верховьях реки (балки) Ерик в 8 км от лесного массива. Поблизости от этого пруда в небольшой посадке робинии располагалась крупнейшая из сохранившихся в области колония грачей *Corvus frugilegus* (около 1000 гнёзд). Птицы с неё разлетались на кормёжку по степным балкам, лесополосам и полям и могли служить добычей орланам, поскольку однажды наблюдалась попытка поймать этим хищником кормящегося грача, но она закончилась неудачно.

В северной части Ростовской области орланы-белохвосты могут выбирать гнездовые участки вдоль небольших узких речек. Так, жилое гнездо обнаружено 18 апреля 2022 в лесном массиве, расположенном к югу от хутора Качалин (Тацинский район) вдоль берега реки Быстрая, поблизости от места впадения в неё такой же по величине реки Гнилая. Массив леса был создан на высоком правом берегу и в основном представлен насаждениями лиственных деревьев. Но встречаются также небольшие площади сосновых посадок. В некоторых редкостойных дубовых выделах лиственные деревья чередуются с группами сосен. В одном из них поблизости от реки пара орланов выбрала место для размножения. Гнездо было построено на сосне на высоте 4.5 м и, судя по поведению взрослых хищников, в нём уже были птенцы. Точное их число после завершения насиживания осталось неизвестным, но при посещении этого леса 6 июня 2022 в гнезде находился только один подросший слёток (рис. 6). Следует отметить, что в 2021 году орланы здесь не гнездились.

На юго-западе Ростовской области гнездование пары орланов-белохвостов отмечалось нами в 2007-2009 годах в Ленинском лесхозе (Азовский район, Ростовская область) – крупнейшем искусственном лесном массиве, в котором расположен одноимённый посёлок. Размножались орланы здесь и позже, пока единственное гнездо под собственной тяжестью не упало на землю. Гнездо было построено на высоте около 13 м на дубе в выделе спелого дубового леса на левом берегу реки Мокрая Чубурка. При посещении 5 апреля 2009 в нём уже были птенцы. Самка в это время сидела на краю гнезда, а самец держался поблизости. Характерно, что на ближайших деревьях в радиусе 100-150 м расположилось не менее 10 серых ворон *Corvus cornix*. После того, как самка белохвоста слетела с гнезда, а следом за нею улетел и самец, вороны сразу стали подлетать ближе к гнезду и садится в крону дерева, на котором оно было построено. В данном случае вороны, по-видимому, стали проявлять хищнические наклонности и интерес их был явно направлен на беспомощ-

ных птенцов. Но самка орлана вернулась и стала атаковать ворон, отгоняя их от гнезда. Судя по более ранним наблюдениям, проводившимся во время маршрутных учётов птиц в этом лесном массиве в 1997-2000 годах, орланы-белохвосты загнездились здесь, скорее всего, ещё в конце 1990-х годов. Так, 22 февраля 1998 над поймой реки и прилегающими древостоями отмечены брачные воздушные игры пары хищников, но поиски гнезда в то время не проводились. Расстояние от Ленинского лесхоза до побережья Таганрогского залива достигает 30 км. Поэтому пара орланов в сезон размножения использовала для охоты преимущественно акваторию реки, которая во многих местах была подпружена дамбами. Маловодие 2020-2022 годов привело к резкому падению уровня воды в реке, а в 2022 году Мокрая Чубурка в районе Ленинского лесхоза почти полностью пересохла. В этот период орланы здесь не размножались. В 2023 году река снова стала полноводной, но поиски размножающихся пар успехом не увенчались. Поэтому можно утверждать, что орланы-белохвосты пока ещё в лесхозе не загнездились.

Рис. 6. Гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* с птенцом на сосне в смешанном лесу. Тацинский район, Ростовская область. 6 июня 2022. Фото автора

Гнездование орлана-белохвоста отмечается также и в других искусственных лесах Западного Предкавказья. Так, жилое гнездо обнаружено в небольшом лесном массиве, расположенном в 3 км к востоку от хутора Меклета (Белоглинский район, Краснодарский край). Нами размножение орланов здесь фиксировалось в течение 2011-2013 годов, но по словам местного егеря, пара орланов загнездилась в этом лесу ещё 5-6 лет назад и успешно выводила птенцов на протяжении всех этих лет.

Ещё одно жилое гнездо орлана-белохвоста найдено 25 апреля 2015 в искусственном лесном массиве в 7 км к востоку от станицы Чебургольская (Красноармейский район, Краснодарский край) среди сельскохозяйственных полей (рисовых чеков), разделённых на прямоугольники мелиоративными каналами. Гнездо построено в северной части леса на ясене на высоте 8 м. В гнезде уже находились подросшие птенцы, а в нижней части постройки обитало несколько пар полевых воробьёв *Passer montanus*. Следует отметить, что в 2014 году гнездования хищников в этом лесу не отмечено.

В Красном лесу (Красноармейский район) – самом крупном изолированном лесном массиве в низовьях Кубани, внутри которого расположен одноимённый посёлок, гнездование 2 пар орланов-белохвостов известно с начала 1990-х годов (Заболотный, Хохлов 1991). Десятилетие спустя указывалось на размножение здесь 3-4 пар орланов (Ильюх, Заболотный 1999). При обследовании этого лесного массива в 2014-2016 годах нами отмечено только одно жилое гнездо в северной части леса поблизости от ерика Ангелинский. Располагалось оно на дубе на высоте 12 м. Ещё одна постройка орланов-белохвостов, явно нежилая, обнаружена на тополе, растущем на опушке по северной окраине массива на высоте 13-14 м. Найти гнездящихся хищников в южной части массива, в том числе в выделах спелых высокоствольных древостоев вдоль правого берега реки Кубани, в этот период не удалось.

Литература

Белик В.П. 2000. *Птицы степного Придонья: Формирование фауны, её антропогенная трансформация и вопросы охраны*. Ростов-на-Дону: 1-376.

Белик В.П., Ветров В.В., Милобог Ю.В., Гугуева Е.В. (2008) 2015. Заселение орланом-белохвостом *Haliaeetus albicilla* полезащитных лесополос в бассейне Дона и Предкавказье // *Рус. орнитол. журн.* **24** (1170): 2637-2641. EDN: UBFLTX

Заболотный Н.Л., Хохлов А.Н., 1991. О встречах некоторых редких птиц в нижнем течении р. Кубани // *Распространение, численность и биология птиц Северного Кавказа: Материалы науч.-практ. конф.* Ставрополь: 107.

Ильюх М.П. 2018. Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* в Предкавказье // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1643): 3479-3503. EDN: UUBLGW

Ильюх М.П., Заболотный Н.Л. 1999. Хищные птицы и совы низовий Кубани // *3-я конф. по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии*. Ставрополь, **2**: 59-65.

Федосов В.Н., Маловичко Л.В. 2006. Современное состояние особо охраняемых видов птиц Восточного Маныча и прилежащих территорий Ставропольского края // *Стрепет* **4**, 1: 79-112.

Федосов В.Н., Маловичко Л.В. 2014. Распространение и численность орлана-белохвоста в Ставропольском крае // *Хищные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: распространение, экология, динамика популяций, охрана*. Ростов-на-Дону: 282-289.

ISSN 1026-5627
*Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск **2358**: 4845-4861*

Некоторые проблемы эволюционного адаптациогенеза

Н.Н.Иорданский

Николай Николаевич Иорданский. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия. E-mail: niordansky@yandex.ru

*Второе издание. Первая публикация в 2009**

Одним из центральных вопросов эволюционистики является проблема возникновения и развития приспособлений (адаптаций) организмов к условиям их существования. Термин «адаптация» широко используется в современной биологии, при этом нередко разные авторы понимают его по-разному (см. Георгиевский 1989; Reeve, Sherman 1993). Более того, адаптациями называют и сами приспособления организмов, и процессы их формирования, при этом развитие приспособлений рассматривают как в онтогенезе (обычно в физиологическом аспекте), так и в филогенезе. В данной статье под адаптациями понимаются совокупности различных свойств организмов (морфологических, физиологических, экологических, поведенческих и др.), обеспечивающие возможность определённого образа жизни в конкретных условиях среды обитания (или возможность определённых способов использования конкретных ресурсов внешней среды). Во избежание путаницы, процессы развития адаптации лучше обозначать термином «адаптациогенез».

Анализ возникновения и развития приспособлений организмов занимает важнейшее место в теории естественного отбора Ч.Дарвина. Осборн (Osborn 1934) даже высказал мнение, что основным содержанием труда Дарвина было именно происхождение адаптации, тогда как происхождение видов рассматривалось, в сущности, как побочный результат развития адаптации. Классическим решением этой проблемы, по Дарвину (в целом сохраняющим своё значение и в современной науке), является формирование приспособлений на основе «неопределённой изменчивости» (малых наследственных вариаций, случайных по отношению к изменениям внешних условий), постепенно накапливаемых и интегрируемых естественным отбором в ходе длительной эволюции.

Однако уже вскоре после опубликования «Происхождения видов» были выявлены некоторые трудности, возникающие при использовании этой концепции (Mivart 1871), рассмотрению которых Дарвин (Darwin 1872 – цит. по: Дарвин 1937) посвятил седьмую главу последующих изданий своей книги. Ряд проблем адаптациогенеза остаётся дискуссион-

* Иорданский Н.Н. 2009. Некоторые проблемы эволюционного адаптациогенеза // *Журн. общ. биол.* **70**, 5: 372-382.

ными и в современной науке. Среди них: действие отбора на ранних этапах формирования новых адаптации (Bock 1959); соотношение приспособительных и неприспособительных изменений в эволюции (Gould, Levontin 1979; Мейен 1987, 1988); роль разных форм изменчивости в эволюции приспособлений (Кирпичников 1983; Шишкин 1984; Иорданский 2009); развитие адаптации экто- и эндосоматических органов (Дзержинский 2008). Рассмотрению этих проблем посвящена предлагаемая статья.

Механизмы адаптациогенеза

Среди затруднений, встречаемых теорией естественного отбора и отмеченных самим Дарвином (Дарвин 1937), важное место занимает проблема ранних этапов эволюции адаптаций, когда новый признак (структура, особенность физиологии или поведения и т.п.) представлен лишь незначительным зачатком, который ещё не может иметь существенного приспособительного значения.

Дарвин (1937) на примере органов зрения показал, что такой совершенный и сложный орган, как глаз у высших животных, мог сформироваться из простейших зачатков в процессе длительных и постепенных эволюционных изменений под воздействием естественного отбора. В этом случае уже первые зачатки органов зрения (скопления светочувствительных клеток в окружении пигментных), вероятно, могли иметь приспособительное значение, так же как и незначительные дальнейшие изменения этих зачатков (возникновение глазных ямок, заполнение их снаружи от светочувствительных клеток светопреломляющим прозрачным веществом и т.д.). Этот пример Дарвина достаточно убедительно показывает, что такой путь эволюционных преобразований действительно возможен и, вероятно, наиболее обычен. Однако можно ли считать его универсальным и единственно возможным?

Можно полагать, что для каждого конкретного признака организма существует некоторая минимальная степень развития, при которой он становится «заметным» для воздействия естественного отбора. Эту характеристику можно назвать минимальным селектируемым значением, или минимальной селектируемой степенью развития признака. Очевидно, этот показатель определяется особенностями соответствующей адаптации и специфичен для каждого данного признака. Нужно специально отметить, что минимальное селектируемое значение признака является качественной характеристикой, во всяком случае, для большинства адаптаций. Попытки охарактеризовать адаптации количественно, например, по энергетическим затратам организма на решение соответствующих биологических задач (Bock, Wahlert 1965; Bock 1980), нельзя признать вполне удачными. Оценка сравнительной эффективности адаптации по энергетическим затратам возможна в тех случаях, когда один и тот же результат (например, выживание в неблагоприят-

ных температурных условиях) может быть достигнут разными путями, но и в этом случае такая оценка не учитывает возможных побочных последствий развития соответствующих приспособлений и их значения для организма в целом. Например, в аспекте энергетических затрат гомойотермные животные существенно менее экономичны, чем пойкилотермные, но это, конечно, не означает, что соответствующие адаптации первых менее совершенны, чем вторых.

В процессе адаптациогенеза для многих признаков минимальная селектируемая степень развития может быть достигнута не сразу после возникновения первых их зачатков, а лишь после дальнейшего формирования некоторых основных адаптивных структурно-функциональных особенностей. Особенно ярко это проявляется для сложных органов, которые могут выполнять свою адаптивную роль, лишь будучи в основных чертах сформированными – как, например, челюстной аппарат, грудная клетка высших позвоночных (амниот) в роли дыхательного насоса, крылья насекомых и летающих позвоночных (птиц, птерозавров и рукокрылых млекопитающих) и т.п. В большинстве случаев подобные сложные органы возникали в филогенезе не из незначительных новообразований, а из уже существовавших сложных структур, нередко имевших разное происхождение и развивавшихся у предков соответствующих групп в связи с другими адаптациями.

Такой эволюционный механизм, связанный со сменой функций органов (Дорн 1937) и получивший название морфофункиональной преадаптации, хорошо известен (Симпсон 1948; Bock 1959; Osche 1962; Иорданский 1973). В ходе эволюционного развития естественный отбор совершенствует данный орган по отношению к его основной адаптивной роли, способствуя повышению эффективности и экономичности существующей адаптации. Как побочный результат этого процесса, орган может получить новые морфофункциональные свойства, создающие предпосылки для приобретения новой адаптивной роли. Если новая адаптивная роль оказывается важной для организма, отбор далее будет благоприятствовать новому направлению изменений данного органа, совершенствуя новую адаптацию.

Для иллюстрации этого механизма рассмотрим эволюционное развитие плавательного пузыря – гидростатического аппарата у костистых рыб. Трудно представить себе ранние этапы его формирования, поскольку зачаточный дивертикул пищеварительного тракта, вмещающий маленький пузырёк воздуха и ещё не имеющий специальных механизмов, которые могли бы пластично изменять содержание в нём газов, не может обладать эффективной гидростатической функцией, и отбор вряд ли мог совершенствовать такую структуру в направлении развития гидростатического аппарата. Однако у ряда групп примитивных актиноптеригий (костные ганоиды, многопёрые и некоторые костистые рыбы) пла-

вательный пузырь выполняет также роль дополнительного органа дыхания, позволяющего рыбам использовать кислород воздуха (при недостаточном содержании растворённого в воде кислорода). У двоякодышащих рыб эта адаптивная роль является основной для лёгких, рассматриваемых ныне как органы, гомологичные плавательному пузырю актиноптеригий (см., например, Ромер, Парсонс 1992). При этом уже небольшие зачатки такого выроста передней части пищеварительной трубки у древнейших костных рыб могли вмещать пузырёк воздуха и иметь дыхательную функцию, которая вполне могла быть «замечена» естественным отбором, способствовавшим её интенсификации путём увеличения размеров данной структуры. Полый орган, заполнявшийся воздухом (посредством глотательных движений), по мере увеличения своего объёма неизбежно приобретал всё большее влияние на гидростатику рыбы, и отбор мог начать совершенствование этой его адаптивной роли у тех групп рыб, образ жизни которых требовал развития гидростатического аппарата. В дальнейшем у рыб, освоивших жизнь в толще воды и не нуждавшихся в использовании кислорода воздуха, эта функция стала основной, и древние лёгкие преобразовались в плавательный пузырь.

Теория морфофункциональной преадаптации позволяет понять пути развития многих сложных приспособлений в эволюции разных групп организмов (см. Иорданский 1994а, 2001). Нужно отметить, что эта концепция не противоречит, а дополняет классические дарвиновские представления о развитии адаптации. Более того, как справедливо указал автор термина «преадаптация» и создатель первоначального варианта этой концепции Л.Кено (1914), сам Дарвин подошёл очень близко к её основной идее, рассматривая развитие некоторых приспособлений в шестой главе «Происхождения видов». Так, Дарвин (1937) отметил, что крючки на побегах «вьющихся пальм» (ротанговых лиан) Малайского архипелага, которые используются этими растениями для закрепления на стволах и ветвях деревьев, сформировались ещё у невьющихся родственных видов растений как защитные приспособления.

Однако для объяснения некоторых эволюционных преобразований оказываются недостаточными ни классическая дарвиновская концепция, ни её преадаптационное дополнение, основанное на процессах смены функций органов. В этом плане среди возражений теории естественного отбора, представленных Майвартом (Mivart 1871), специального внимания заслуживает вопрос об эволюционном развитии глубокой асимметрии многих структур организма у камбалообразных рыб Pleuronectiformes. Как известно, в современной ихтиофауне камбалообразные являются широко распространённой и процветающей группой костистых рыб, включающей более 600 видов, ведущих придонный образ жизни в морях от тропиков до полярного круга, встречаясь как на мелководье, так и на глубинах более 1800 м. Удивительной особенностью

приспособлений камбал к жизни на морском дне является асимметричное развитие очень многих структур организма, связанное с асимметричным положением тела: камбалы лежат на субстрате на одной из его боковых сторон. При этом глаза располагаются на стороне головы, обращённой кверху; рот может быть смещён на нижнюю сторону; парные плавники сильнее развиты на верхней стороне тела; наоборот, зубы крупнее и более многочисленны на нижних половинах верхней и нижней челюстей; асимметрично развиты челюстные мышцы, нервы глазных структур, кости черепа, мускулатура тела, пигментация и т.д. (см. Kyle 1923; Остроумова 1983). Личинки камбал ведут нектонный образ жизни и имеют нормальное билатерально-симметричное строение, которое преобразуется в асимметричное в процессе метаморфоза, контролируемого гормонами щитовидной железы (Kyle 1923; Евсеенко 1978; Breuster 1987; Schreiber 2006). Замечательно, что «латерализация» поведения личинок (то есть переход от вертикального положения тела при плавании к наклонённому на один бок и затем к горизонтальному) начинается раньше (в конце предметаморфозной стадии онтогенеза), чем возникают первые проявления асимметрии структур тела, и оба процесса идут самостоятельно, а в аномальных случаях могут происходить даже в противоположных направлениях (то есть метаморфизировавшая камбала может ложиться на «неправильный» бок, так что оба глаза оказываются обращены не вверх, а ко дну) (Schreiber 2006). Обе стороны личинки обладают потенциями к развитию как в направлении «слепой», так и «зрячей» стороны, и различия их морфогенеза определяются разной реактивностью их тканей к действию гормонов щитовидной железы (Tagawa, Aritaki 2005).

Во времена Дарвина и Майварта большинство рассмотренных здесь особенностей процессов онтогенеза камбалообразных ещё не были известны, однако необходимость специального объяснения эволюционных преобразований организации билатерально-симметричной рыбы в причудливую асимметрию камбал была вполне очевидна. Майварт (Mivart 1871) отметил, что постепенное перемещение глаза с одной стороны головы на противоположную весьма трудно объяснить действием естественного отбора, поскольку небольшие изменения положения глаза на обращённой ко дну стороне головы не могут быть полезными для рыбы. В ответ Дарвин (Darwin 1872 – цит. по: Дарвин 1937) предположил, что после того, как предки камбал перешли к жизни на морском дне в положении на одной из боковых сторон тела, перемещение глаза на другую сторону головы (так же как и возникновение некоторых других проявлений асимметрии) может быть приписано «унаследованным последствиям» употребления или неупотребления соответствующих органов. Такое же объяснение Дарвин предлагает и для развития цепкого хватательного хвоста у некоторых американских обезьян. Очевидно, это

объяснение эволюционных изменений, основанное на раннетрансформистских представлениях о наследовании результатов упражнения или неупражнения органов, неприемлемо для современной науки.

Кайл (Kyle 1923) предположил, что асимметрия организма камбалообразных рыб возникла вообще не в процессе приспособления к донному образу жизни, а ещё на нектонной стадии их эволюции (как неприспособительный побочный результат усиления мускулатуры хвостовой области и удлинения кишечника с развитием кишечной петли), и стала по мере своего развития весьма неблагоприятной для этих рыб, которые, можно сказать, нашли своё спасение в переходе к жизни на дне. Однако такое «преадаптивное» объяснение эволюционных преобразований в данном случае вызывает серьёзные сомнения. Очень трудно представить развитие такого сложного комплексного и при этом весьма успешного приспособления к донному образу жизни, которое демонстрирует организация камбал, как случайный результат постепенного накопления изменений, связанных с усилением хвостовых мышц и удлинением кишечника, но при этом неуклонно снижавших общую приспособленность этих рыб к условиям их обитания, вплоть до необходимости радикального изменения образа жизни! Гипотезе Кайла противоречат и данные Шрейбера (Schreiber 2006) о более раннем появлении в онтогенезе «латерализованного поведения», чем первых признаков морфологической асимметрии.

Более вероятно, что организация камбалообразных рыб формировалась именно в процессе развития приспособлений к их современному образу жизни – подстерегающих хищников, превосходно камуфлирующихся на морском дне. Можно предположить, что этот процесс происходил примерно следующим образом. Скорее всего, предками камбалообразных были высокотелые рыбы, державшиеся среди различных укрытий вблизи морского дна. Отбор благоприятствовал развитию у этих рыб поведения, делавшего их менее заметными для добычи и для хищников – затаивания и переплывания у самого дна, возможно – в наклонённом на бок положении высокого тела (как это наблюдается в предметаморфозной стадии и во время метаморфоза у личинок современных камбал; см. Schreiber 2006). При постоянном сближении с субстратом одной из боковых сторон тела отбор начинает также способствовать развитию морфологической асимметрии. Такой эволюционный сценарий в целом выглядит соответствующим классической дарвиновской схеме, в которой, однако, остаются некоторые существенные неувязки – те самые, на которые указывал Майварт (Mivart 1871), и которые Дарвин пытался обойти, используя пресловутое «упражнение и неупражнение органов». Возможно, наиболее простым и экономичным решением этой проблемы является предположение о формировании основных проявлений асимметрии камбал путём морфофункциональной сальтации (Иорданский

2006). Такое крупное единовременное изменение позволило бы соответствующим признакам сразу преодолеть состояния, в которых они не могут быть полезны для организма, и достичь минимальной селектируемой степени развития. Например, у предков камбал при «латерализации» положения тела на морском дне необходимо переместить глаз с обращённой ко дну латеральной стороны головы хотя бы к её дорзальной стороне, чтобы сделать возможным некоторое участие этого глаза в зрении. Такое состояние Фридман (Friedman 2008) описал у эоценовых камбалообразных рыб *Heteronectes* и *Amphistium*, у которых на одной из сторон головы (левой у *Heteronectes*, левой или правой у разных особей *Amphistium)* глазница смещена к её дорзальному краю. Фридман (2008) полагает, что состояние указанных древних камбалообразных рыб говорит о постепенности соответствующих эволюционных преобразований, но ведь именно для достижения данного промежуточного состояния как раз и требуется соответствующее сальтационное изменение!

На возможный сальтационный характер эволюционного возникновения основных проявлений асимметрии указывают, в частности, и такие факты, как наличие «левосторонних» и «правосторонних» вариаций строения среди современных камбалообразных рыб – на уровнях межсемейственных различий, а также межвидовой и в ряде случаев даже внутривидовой изменчивости. Такая изменчивость означает, что соответствующее переключение процессов морфогенеза происходит под контролем немногих генов-регуляторов, мутация одного из которых могла явиться исходной точкой морфологической «латерализации». Разумеется, речь идёт не о «макроэволюционных сальтациях», которые постулировались некоторыми авторами для объяснения всего комплекса макроэволюционных преобразований, приводящих к возникновению готового плана строения нового крупного таксона. Достаточно допустить лишь сальтационное возникновение макроморфоза в результате уклонений в ходе морфогенезов, обусловленных мутацией одного из регуляторных генов, контролирующих формирование пространственной организации зародыша (типа гомеобоксных генов; см. Holland 1992; Krumlauf 1992; McGinnis, Krumlauf 1992). Вероятно, в дальнейших процессах развития асимметричного строения важную роль играли также компенсаторные модификации различных структур, снижающие вредные последствия возникших преобразований (Иорданский 2009), и обычный механизм естественного отбора, придающего этим изменениям приспособительный характер.

Весьма вероятно, аналогичная ситуация имела место в процессе эволюционного формирования малого (лёгочного) круга кровообращения в филогенезе хоановых рыб Choanichthyes, ставших предками наземных позвоночных. Малый круг кровообращения возник у древних хоановых рыб при появлении лёгочных вен, возвращающих окисленную (арте-

риальную) кровь из лёгких в левое предсердие вместо подачи её в правую печёночную вену, как у многопёрых Polypteriformes, или в левый Кювьеров проток, как у костного ганоида *Amia* (Bertin 1958). Адаптивное значение малого круга кровообращения связано с важностью подачи крови из лёгких к органам головы, наиболее нуждающимся в окисленной артериальной крови. Положение лёгочных ген у многопёра и амии не создаёт предпосылок для развития аппарата разделения в сердце артериальной крови от лёгких и венозной от всех других органов тела и, вероятно, более примитивно, чем впадение лёгочных вен в предсердие, как у двоякодышащих. Перемещение устья лёгочных вен с печёночной вены или Кювьерова протока кпереди до предсердия через венозный синус, конечно, могло бы происходить постепенно, посредством накопления небольших изменений – но такой постепенный длительный процесс, вероятно, не имел адаптивного значения и не мог контролироваться естественным отбором (как и перемещение глаза по обращённой к субстрату стороне головы у предков камбал). Поэтому представляется вероятным предположение о сальтационном характере соответствующего изменения. Отметим, что сальтационные изменения положения различных кровеносных сосудов подобного масштаба известны как индивидуальные вариации у целого ряда видов, принадлежащих к разным группам животных (Иорданский 2006). После образования лёгочных вен, впадающих в предсердие, появилась возможность воздействия естественного отбора в пользу формирования системы клапанов в сердце и брюшной аорте, разделяющих потоки артериальной и венозной крови. Эти изменения могли развиваться более постепенно, путём накопления малых изменений, имеющих адаптивное значение.

Ряд других примеров вероятных эволюционных морфофункциональных сальтаций, когда постепенное развитие нового признака путём накопления малых изменений под воздействием отбора представляется невозможным, или когда реально известны соответствующие крупномасштабные индивидуальные вариации состояния признаков, был представлен в предшествующей публикации (Иорданский 2006).

Нужно также отметить, что вообще противопоставление «малых» и «крупных» наследственных изменений имеет в значительной степени условный характер. О масштабе мутаций обычно судят по масштабу вызываемых ими изменений фенотипа, обусловленных соответствующими перестройками онтогенеза. Фенотипический эффект мутации определяется количеством и качеством затронутых ею морфогенетических цепей, то есть характером её воздействия на корреляционные системы организма (см. Шмальгаузен 1938). И в спектрах наследственной изменчивости видов организмов наблюдается постепенный переход между малыми и крупными вариациями. Строго говоря, неясно, где в этом континууме следует проводить границу между «малыми мутациями» и

«сальтациями» разного масштаба. Практически общепринято, что степень жизнеспособности мутантов и вероятность их сохранения в популяциях понижается в целом пропорционально масштабу соответствующих мутаций («теорема Фишера»). Однако даже некоторые мутации, вызывающие существенные перестройки фенотипа (в частности, такие мутации, как «тетраптера» у дрозофилы, «циклопия» у рачка *Artemia salina* и др.; см. Астауров 1926; Fryer 1976), могут быть вполне жизнеспособными. При этом мутантные особи, заметно отличающиеся фенотипически от «нормальных» особей своего вида, но жизнеспособные, отнюдь не всегда оказываются исключёнными из исходной популяции – они могут восприниматься особями другого пола как приемлемые половые партнёры и при скрещивании (разумеется, если сохранена генетическая совместимость) оставляют потомство, распространяющее в популяции мутантные аллели.

Дарвин в «Происхождении видов» занимал отрицательную позицию в вопросе о возможности использования в эволюционном процессе крупномасштабных изменений организмов. Он полагал даже, что «...если бы возможно было доказать, что существует сложный орган, который не мог образоваться путём многочисленных, последовательных, незначительных изменений, моя теория потерпела бы полное крушение» (Дарвин 1937, с. 210). В действительности, как было показано, примеры таких органов всё же существуют. Но все подобные примеры отнюдь не означают «крушения» теории Дарвина и ни в какой мере не снижают эволюционную роль естественного отбора. Каковы бы ни были масштабы конкретных наследственных изменений организмов, которые в отдельных случаях могут представлять собой морфофункциональные сальтации, все они сами по себе являются лишь элементарным эволюционным материалом и могут становиться адаптациями лишь под воздействием естественного отбора. Других реальных факторов адаптациогенеза современной науке просто не известно. Эволюционные изменения организмов без воздействия отбора в принципе возможны (например, при обособлении видов-двойников), но приспособительная эволюция, по всей вероятности, – нет.

Адаптивные и неадаптивные изменения в эволюции организмов

В синтетической теории эволюции традиционно (хотя и не всегда осознанно) связывают развитие новых адаптаций под воздействием естественного отбора прежде всего с процессами видообразования (а на практике нередко только с ними). Однако видообразование (обособление генофондов и возникновение репродуктивной изоляции разных популяций) может происходить и без существенного участия естественного отбора (в результате дрейфа генов в изолированных небольших популя-

циях) и не всегда имеет отчётливо выраженный адаптивный характер. Вообще различия близких видов сплошь и рядом с большим трудом поддаются адаптивной интерпретации. Можно полагать, что адаптациогенез не имеет обязательной «привязки» к процессам видообразования и может развиваться вне этих процессов, в пределах комплекса родственных популяций, более или менее регулярно обменивающихся генетической информацией (вплоть до панмиксии), то есть в ходе филетической эволюции (Симпсон 1948) при сохранении целостности данной филетической линии. При нарушении этой целостности видообразовательными процессами формирование нового адаптивного комплекса может продолжаться параллельно и независимо в обособившихся друг от друга новых филетических линиях, на основе общности унаследованных ими от общего предка организационных направляющих факторов (то есть совокупности морфофункциональных преадаптаций и морфофизиологических эволюционных запретов; см. Иорданский 1990, 1994а).

С.В.Мейен (1987) высказал предположение, что первые носители признаков новых крупных таксонов покрытосеменных растений возникали сальтационно в благоприятных условиях при ослаблении воздействия естественного отбора (при «попустительстве отбора», по выражению Мейена), обусловленного абиотическими факторами внешней среды (в тропических биоценозах). Первоначально новые особенности этих форм не были приспособительными, но в дальнейшем подвергались воздействию отбора, и их организация приобретала в целом адаптивный облик. Такой характер эволюционного процесса, с чередованием неадаптивных и адаптивных фаз, в статье Мейена (op. cit.) представлен как своего рода закономерность. Такое обобщение кажется несколько чрезмерным, но предположение о возможности возникновения экологических ситуаций, сопровождающихся существенным ослаблением интенсивности естественного отбора, представляется заслуживающим внимания. В пользу реальности таких ситуаций говорят многочисленные примеры выживания в естественных условиях и даже успешного участия в размножении особей, получивших тяжёлые физические травмы (утрата конечностей, хвостовой части тела у рыб и др.; см. Иорданский 2009).

Нужно отметить, что предположение о возможности возникновения и закрепления существенных изменений организмов, не имеющих приспособительного характера, в условиях значительного ослабления отбора противоречит традиционным «панадаптационистским» идеям, принимаемым (в явной или неявной форме) многими сторонниками синтетической теории эволюции. Панадаптационистский подход (или «адаптационистская программа», по: Gould, Lewontin 1979) предполагает адаптивность всех особенностей организмов; и его сторонники обычно пытаются подобрать практически для каждой из них подходящие объяс-

нения в терминах адаптации. Панадаптационизм игнорирует (во всяком случае на практике) достаточно распространённые ситуации, когда определённые эволюционные изменения и соответствующие особенности организмов сами по себе не имеют адаптивного характера (хотя и могут быть побочным результатом развития каких-либо других адаптации).

Хорошей иллюстрацией подобной ситуации могут служить соотношения признаков в организации переннибранхиат – ряда групп хвостатых амфибий (Amphiumidae, Cryptobranchidae, Proteidae, Sirenidae), приспособившихся к постоянной жизни в водной среде. В соответствующих адаптациях широко использовались педоморфозы (наследственные перестройки онтогенеза, приводящие к задержкам развития тех или иных органов и структур на относительно более ранних стадиях – в данном случае, личиночных). Среди многочисленных педоморфных признаков в организации различных переннибранхиат сохранение во взрослом состоянии таких личиночных особенностей, как наружные жабры, жаберные щели, губные лопасти, структуры жаберно-подъязычного аппарата и его мускулатуры, пропорции и расположение нижней челюсти и её подвесков, имеет вполне очевидный приспособительный характер. Все эти признаки связаны с дыханием и питанием в водной среде (например, с использованием потока воды, создаваемого работой жаберно-подъязычного аппарата, для захвата добычи). Однако многие другие педоморфные признаки, всего вероятнее, сами по себе не являются адаптивными. Таковы обилие хряща в скелете, недоразвитие или отсутствие многих окостенений (в черепе – верхнечелюстных, носовых, предлобных и слёзных), сохранение обособленных заднеушных костей (у протеид) и личиночных нёбно-птеригоидных комплексов (Иорданский 1994б; Iordansky 2001). Сохранение у взрослых переннибранхиат этих и некоторых других подобных личиночных признаков, не имеющее собственного адаптивного значения, вероятно, стало побочным результатом других педоморфных изменений, являющихся приспособительными.

К аналогичному выводу пришли Ш.Кумбс и Д.Монтгомери (1994) при анализе межвидовых различий среди нототениевых рыб Nothotheniodei в структурах органов боковой линии, которые могут быть открытыми или расположенными в каналах, а последние заключены или не заключены в костную ткань. Эти морфологические различия существенно не сказываются на функции органов боковой линии у разных видов. Кумбс и Монтгомери считают эти различия неадаптивными и возникшими как побочный результат процессов педоморфоза. Другие последствия этих процессов (сохранение характерного для личинок высокого содержания липидов и недоразвитие окостенений), возможно, имели приспособительное значение для повышения плавучести этих рыб, предки которых вели придонный образ жизни и утратили плавательный пузырь.

Эти и другие подобные примеры показывают, что хотя эволюция, контролируемая естественным отбором, имеет в целом приспособительный характер, но может быть в значительной степени «нагружена» неадаптивными изменениями.

Адаптации и корреляционные системы в целостном организме

А.Н.Северцов (1939) предложил дифференцировать в составе целого организма экто- и эндосоматические органы, различающиеся по своим взаимоотношениям с условиями внешней среды: эктосоматические органы взаимодействуют с последними непосредственно, а эндосоматические – через посредство эктосоматических. Северцов полагал, что при изменениях внешних условий под воздействием естественного отбора вначале изменяются эктосоматические органы (происходят первичные изменения – проталлаксы), а затем к этим изменениям приспосабливаются (через системы корреляционных связей в организме) эндосоматические (вторичные изменения организма, или дейталлаксы). Ф.Я.Дзержинский (2008) отметил, что отбор может воздействовать «на всю глубину» организма и непосредственно контролировать перестройки всех его органов, в том числе и рассматриваемых Северцовым (op. cit.) как эндосоматические (структуры нервной системы, органов дыхания, кровообращения, мускулатуры и др.).

Действительно, при буквальном понимании терминов дифференциация экто- и эндосоматических органов в организме выглядит в значительной степени условной. Все структуры организма, в том числе и отнесённые Северцовым к категории эндосоматических, обнаруживают наследственные вариации, которые могут так или иначе сказываться на жизнеспособности и/или успехе данной особи в процессах размножения, и на их основе могут формироваться соответствующие адаптации. Так, изменения структур нервной системы могут способствовать повышению активности животных, возникновению изменений поведения, позволяющих более эффективно использовать те или иные морфофункциональные особенности организма. В связи с этим можно вспомнить достаточно широко известный пример возникновения в середине XIX века своеобразного хищнического поведения у некоторых особей в популяциях новозеландских попугаев-кеа *Nestor notabilis* (см. Кено 1914; Oliver 1955; Гладков, Флинт 1986). В то же время концепция экто- и эндосоматических органов включает и существенное рациональное зерно: в ней Северцов (1939) обратил внимание на важность корреляционных и координационных взаимодействий разных органов в целостном организме и необходимость их взаимной «внутренней» адаптации при возникновении эволюционных новообразований.

Превосходный пример «внутренних адаптаций» в корреляционных

и координационных системах организма даёт опять-таки организация земноводных. Было показано (Иорданский 1994а, 2001), что в эволюции амфибий ключевым эпектоморфозом (то есть морфофункциональным преобразованием, оказывающим глубокое воздействие на другие системы организма и открывающим путь в новую адаптивную зону, не изменяя при этом общий уровень организации) стало развитие своеобразного механизма вентиляции лёгких – нагнетательного насоса, образованного подъязычным аппаратом и его мускулатурой. Этот механизм не может обеспечить достаточно полного выведения углекислого газа из организма, что потребовало развития дополнительных органов газообмена, которыми стали кожные покровы (Gans 1970). Такие характерные особенности кожи земноводных, как обилие желёз и кровеносных капилляров и отсутствие защитных чешуйных структур, являются адаптациями не к каким-либо условиям внешней среды, а к особенностям вентиляции лёгких. Таким образом, у земноводных кожа, являющаяся, по А.Н.Северцову (1939), классическим эктосоматическим органом, приспособлена к специфике эндосоматических органов дыхательной системы. В свою очередь характерные морфофизиологические особенности кожных покровов у земноводных потребовали развития соответствующих адаптаций ряда других органов (в частности, кровеносной и выделительной систем). Этот пример наглядно демонстрирует и недостатки концепции экто- и эндосоматических органов (формальный характер этих категорий), и её достоинства (указание на важность корреляционных и координационных связей разных органов и необходимость их взаимной адаптации).

Ганс (Gans 1983) и А.П.Расницын (1986, 1987) обосновали принцип адаптивного компромисса, согласно которому естественный отбор благоприятствует формированию в организации любого данного вида некоторого оптимального соотношения между разными адаптациями (в том числе и нередко противоречащими друг другу в морфофункциональном отношении), которое может ограничивать возможности совершенствования отдельных приспособлений. Расницын (op. cit.) развил эту концепцию далее, указав на консервативность такой целостной организации, в которой различные адаптивные системы связаны сложными корреляционными взаимозависимостями, нарушаемыми при одностороннем совершенствовании лишь одной системы, опережающем соответствующие изменения других (инадаптивная эволюция – по: Ковалевский 1960а,б). При этом А.П.Расницын полагает, что инадаптивная фаза эволюции является необходимой для перехода от одной стабильной адаптивной конструкции к другой. По его мнению, в ходе макроэволюции происходит закономерное чередование фаз стазиса, инадаптивных изменений и эвадаптации, под которой понимается формирование нового адаптивно сбалансированного состояния.

Эта концепция открывает интересные перспективы для анализа причин изменений темпов макроэволюции. Однако нужно отметить её некоторую односторонность: принимая во внимание важность корреляций между системами эпигенотипа для сохранения консерватизма (стазиса) организации, как-то упускается из вида значение этих же корреляций в процессах развития компенсаторных фенотипических модификаций, обеспечивающих высокую пластичность эпигенотипа и его высокую устойчивость к разного рода нарушениям нормальных морфогенезов, вызванным как внешними воздействиями, так и мутациями (Иорданский 2009). Выше уже была отмечена необходимость осторожного отношения к традиционным представлениям о постоянстве жёсткой борьбы за существование в природных экосистемах (в связи с этим можно ещё раз вспомнить уже упоминавшееся замечание С.В.Мейена о ситуациях в некоторых биоценозах, способствующих при определённых условиях некоторому «попустительству естественного отбора»). Вероятно, во многих случаях инадаптивные изменения могут быть компенсированы соответствующими компенсаторными реакциями затронутых систем организма, обеспечивающими сохранение жизнеспособности и возникновение нового адаптивного компромисса. Как справедливо отмечал сам Расницын (op. cit.), инадаптивность выявляется лишь при сравнении с более удачными вариантами решения одних и тех же эволюционных проблем (а в природных условиях – лишь при жёсткой конкуренции тех и других). Поэтому кажется более вероятным, что представления о чередовании этапов инадаптивной и эвадаптивной эволюции могут соответствовать одному из возможных вариантов макрофилогенеза, но едва ли имеют универсальное значение.

Заключение

Подведём некоторые итоги. Эволюция организмов в целом имеет обусловленный естественным отбором приспособительный характер, который, однако, в полной мере выявляется лишь на достаточно длительных отрезках филогенеза. Поэтому для формирования сложных комплексных адаптаций, вероятно, более благоприятна длительная филетическая эволюция, чем относительно краткосрочные акты видообразования (которые сами по себе могут быть и не связаны с адаптациогенезом). Механизмы развития новых адаптаций включают в первую очередь классическую дарвиновскую схему постепенного и последовательного накопления и интеграции малых вариаций под воздействием естественного отбора. Однако отбор может воздействовать на данный признак организма только после достижения некоторой минимальной селектируемой степени его развития, специфической для каждой конкретной адаптации. Для некоторых комплексных адаптаций минимальное селектируемое значение признака может быть существенно выше на-

чальной степени его развития. В подобных случаях развитие соответствующих приспособлений происходит на основе механизма морфофункциональной преадаптации или с использованием достаточно крупных («сальтационных») наследственных изменений в качестве элементарного эволюционного материала для естественного отбора. Негативные последствия таких сальтационных изменений могут быть смягчены компенсаторными модификациями.

Выяснение минимального селектируемого значения признаков может быть полезно также для оценки степени вероятности различных гипотез, предлагаемых для объяснения адаптивных причин эволюционных преобразований тех или иных органов. Например, для объяснения причин редукции нижних височных дуг в филогенезе предков ящериц были предложены две гипотезы, связывающие этот процесс: 1) с усилением внутричерепной подвижности (кинетизма черепа), в частности стрептостилии (разные варианты: Lakjer 1926; Robinson 1967; Иорданский 1971); 2) с прикреплением мышцы – наружного челюстного аддуктора – на латеральную поверхность нижней челюсти (Rieppel, Gronowski 1981). Оценивая сравнительную вероятность этих гипотез, нужно принять во внимание, что если для усиления черепного кинетизма может быть полезен уже самый ранний этап редукции нижней височной дуги (и даже просто разрыхление связи между квадратной и квадратноскуловой костями), то такое минимальное разрастание наружного челюстного аддуктора, которое могло бы быть «замечено» естественным отбором, становится возможным лишь после утраты значительной части этой костной дуги. Поэтому можно полагать, что начало процесса редукции было обусловлено усилением внутричерепной подвижности и только при дальнейшем развитии этого процесса возникли предпосылки и для соответствующего разрастания челюстной мускулатуры.

В целостном организме отбор формирует адаптивный компромисс – оптимальное равновесие между разными адаптациями, поддерживаемое системами различных корреляций. Вероятно, одностороннее изменение лишь одной из адаптаций может в отдельных случаях приводить к инадаптивному нарушению (дестабилизации) этого баланса. Этому противодействует сложившаяся под контролем стабилизирующего отбора система корреляций в организме и обеспечиваемые ею компенсаторные модификации. Хотя эволюция в целом имеет адаптивный характер, на некоторых её этапах существенную роль могут играть изменения организмов, не имеющие собственного приспособительного значения. Такие изменения могут возникать в условиях ослабления интенсивности естественного отбора и как побочный результат развития каких-либо других важных адаптаций.

Выделение в организме категорий экто- и эндосоматических органов, по А.Н.Северцову (1939), в значительной степени условно, и эти катего-

рии имеют относительный характер. Естественный отбор может действовать непосредственно на любую систему органов, способствуя возникновению её первичных изменений (проталлаксов), которые, в свою очередь, могут стать фактором отбора, обусловливающим необходимость возникновения вторичных изменений (дейталлаксов, или внутренних адаптаций) в других системах целостного организма.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00220). Автор признателен А.С.Северцову и В.В.Алёшину за прочтение рукописи и интересные замечания.

Литература

Астауров Б.Л. 1927. Исследование наследственного изменения гальтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. // *Журн. эксперим. биол.* Сер. А. **3**, 1/2: 1-61.

Георгиевский А.Б. 1989. *Эволюция адаптации: Историко-методологическое исследование*. Л.: 1-188.

Гладков Н.А., Флинт В.Е. 1986. Отряд Попугаеобразные (Psittaciformes) // *Жизнь животных*. 2-е изд. М., **6**: 275-286.

Дарвин Ч. 1937. *Происхождение видов*. М.; Л.: 1-762.

Дзержинский Ф.Я. 2008. О проблеме соотношения экто- и эндосоматических органов // *Журн. общ. биол.* 69, 2: 152-157.

Дорн А. 1937. *Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций*. М.; Л.: 1-195.

Евсеенко С.А. 1978. Некоторые данные о метаморфозе личинок рода *Bothus* (Pisces, Bothidae) из Карибского моря // *Зоол. журн.* **47**, 7: 1040-1047.

Иорданский Н.Н. 1971. К функциональному анализу черепа ящериц (Lacertilia). Особенности строения, связанные с кинетизмом // *Зоол. журн.* **50**, 5: 724-733.

Иорданский Н.Н. 1973. Теория преадаптации и её значение для понимания расширения и смены функций органов в эволюции // *Некоторые проблемы теории эволюции*. М.: 11-29.

Иорданский Н.Н. 1990. *Эволюция комплексных адаптаций: Челюстной аппарат амфибий и рептилий*. М.: 1-310.

Иорданский Н.Н. 1994а. *Макроэволюция: Системная теория*. М.: 1-112.

Иорданский Н.Н. 1994б. Челюстной аппарат постоянножаберных хвостатых амфибий и некоторые проблемы гетерохронной эволюции // *Зоол. журн.* **73**, 12: 87-99.

Иорданский Н.Н. 2001. *Эволюция жизни*. М.: 1-425.

Иорданский Н.Н. 2006. Проблема эволюционных сальтаций // *Журн. общ. биол.* 67, 4: 256-267.

Иорданский Н.Н. 2009. Фенотипическая пластичность организмов и эволюция // *Журн. общ. биол.* **70**, 1: 3-9.

Кено Л. 1914. Теория предварительной приспособленности // *Природа* 10: 1291-1304.

Кимура М. 1985. *Молекулярная эволюция: теория нейтральности*. М.: 1-398.

Кирпичников В.С. 1983. Модификационная изменчивость и её роль в эволюции // *Развитие эволюционной теории в СССР: 1917-1970 гг.* Л.: 115-164.

Ковалевский В.О. 1960а. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus Aymardi* // *Собр. соч.* Т. 2. М.: 145-226.

Ковалевский В.О. 1960б. Монография рода *Anthracotherium* и опыт естественной классификации ископаемых копытных // *Собр. соч.* Т. 3. М.: 97-302.

Кумбс Ш., Монтгомери Дж. 1994. Структурное разнообразие систем боковой линии антарктических рыб: адаптивность или неадаптивность? // *Сенсорные системы* **8**, 3/4: 42-52.

Мейен С.В. 1987. География макроэволюции у высших растений // *Журн. общ. биол.* **48**, 3: 291-309.

Мейен С.В. 1988. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // *Современные проблемы эволюционной морфологии*. М.: 91-103.

Остроумова Т.А. 1983. Отряд Камбалообразные (Pleuronectiformes) // *Жизнь животных*. 2-е изд. М., **4**: 494-502.

Расницын А.П. 1986. Инадаптация и эвадаптация // *Палеонтол. журн.* 1: 3-7.
Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоценотические кризисы*. М.: 46-64.
Ромер А., Парсонс Т. 1992. *Анатомия позвоночных*. М., **2**: 1-406.
Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.: 1-610.
Симпсон Д.Г. 1948. *Темпы и формы эволюции*. М.: 1-358.
Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // *Онтогенез* **15**, 2: 115-136.
Шмальгаузен И.И. 1938. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.; Л.: 1-144.
Bertin L. 1958. Vessie gazeuse. Les organes de la respiration aérienne. Appareil circulatoire // *Traité de Zoologie* (dir. P.-P. Grasse). T. 13. Agnathes et poissons. Fasc. 2. P.: 1342-1458.
Bock W.J. 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways // *Evolution* **13**, 2: 194-211.
Bock W.J. 1980. The definition and recognition of biological adaptation // *Amer. Zool.* **20**, 1: 217-227.
Bock W.J., Wahlert G., von. 1965. Adaptation and the form-function complex // *Evolution* **19**, 13: 269-299.
Breuster B. 1987. Eye migration and cranial development during flatfish metamorphosis: a reappraisal // *J. Fish. Biol.* **31**: 805-833.
Friedman M. 2008. The evolutionary origin of flatfish asymmetry // *Nature* 454 (7201): 209-212.
Fryer G. 1976. Adaptation, speciation and time // *Zool. Scr.* **5**, 3/4: 171-172.
Gans C. 1970. Strategy and sequence in the evolution of the external gas exchangers of ectothermal vertebrates // *Forma et functio* **3**: 61-104.
Gans C. 1983. On the fallacy of perfection // *Perspectives on modern auditory researches* **8**: 1-14.
Gould S.J., Lewontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme // *Proc. Roy. Soc. London*. B. **205**: 581-598.
Holland P. 1992. Homeobox genes in vertebrate evolution // *BioEssays* **14**, 4: 267-273.
Iordansky N.N. 2001. Jaw apparatus of the permanent-aquatic Urodela: paedomorphosis, neoteny, and feeding adaptations // *Russ. J. Herpetol.* **8**, 3: 179-194.
Krumlauf R. 1992. Evolution of the vertebrate Hox homeobox genes // *BioEssays* **14**, 4: 245-252.
Kyle H.M. 1923. The asymmetry, metamorphosis and origin of flat-fishes // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. B. 211: 75-129.
Lakjer T. 1926. *Studien über die Trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden*. Copenhagen: 1-154.
McGinnis W., Krumlauf R. 1992. Homeobox genes and axial patterning // *Cell* **68**, 2: 283-302.
Mivart S.G. 1871. *On the genesis of species*. London: 1-342.
Oliver W.R.B. 1955. *New Zealand birds*. 2nd ed. Wellington: 1-661.
Osborn G.F. 1934. Aristogenesis, the creative principle in the origin of species // *Amer. Natur.* **68** (716): 193-235.
Osche G. 1962. Das Praeadaptationsphanomen und seine Bedeutung für die Evolution // *Zool. Anz.* B. **169**, 1/2: 14-49.
Reeve H.K., Sherman P.W. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research // *Quart. Rev. Biol.* **68**, 1: 1-32.
Rieppel O., Gronowski R.W. 1981. The loss of the lower temporal arcade in diapside reptiles // *Zool. J. Linn. Soc.* **72**: 203-217.
Robinson P.L. 1967. The evolution of the Lacertilia // *Colloq. intern. Centre Nat. Rech. Scient.* **163**: 395-407.
Schreiber A.M. 2006. Asymmetric craniofacial remodelling and lateralized behavior in larval flatfish // *J. Exp. Biol.* **209**: 610-621.
Tagawa M., Aritaki M. 2005. Production of symmetrical flatfish by controlling the timing of thyroid hormone treatment in spotted halibut *Verasper variegatus* // *Gen. Compar. Endocr.* **141**: 184-189.

ISSN 1026-5627
*Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск **2358**: 4862-4864*

О расширении ареала курганника *Buteo rufinus* на Верхнем Дону

В.С.Сарычев

*Второе издание. Первая публикация в 2004**

В северо-западной части своего ареала курганник *Buteo rufinus*, как известно, изредка гнездится отдельными парами или небольшими группировками, отдалёнными на сотни километров друг от друга (Галушин 2000). Для юго-западных областей России единственное место гнездования вида было известно до сих пор лишь в Курской области (Костин 1986; Корольков 1995). Отсутствие во всех региональных авифаунистических сводках сведений о встречах курганника в бассейне Верхнего Дона (Липецкая, Воронежская и прилегающие районы Тульской, Рязанской, Орловской, Тамбовской и ряда других областей) даёт основание считать, что до конца XX века этот регион не входил в его ареал. Не известно было гнездование курганника и на Среднем Дону, где, несмотря на длительные фаунистические исследования, он наблюдался лишь однажды на севере Ростовской области (Белик 2004).

Первые регистрации курганника на Верхнем Дону относятся к началу 1990-х годов. Так, в 1992 году в окрестностях Плющани (Липецкая область, Краснинский район) в период с 12 по 21 июня А.Б.Костиным (1999) 4 раза отмечен курганник, охотившийся над поселением крапчатых сусликов *Spermophilus suslicus*. Учитывая, что исследования хищных птиц в этом месте имели многолетний стационарный характер, можно утверждать, что это была кочующая не размножавшаяся птица. Вероятно, такая же птица была встречена мною и В.Ю.Недосекиным 1 июля 1994 на колонии сурков *Marmota bobak* у реки Красивая Меча на границе Липецкой и Тульской областей. Однако в последующем при нескольких посещениях этого места в летний период курганники здесь больше не отмечались.

В 1995 году (дата не указана) А.А.Мосалов и Е.А.Коблик (1995) встретили трёх курганников, охотившихся на сусликов в окрестностях деревни Осиновские Прудки (Липецкая область, Данковский район). Ещё одна, несомненно, кочующая птица, парившая вместе с 3 канюками *Buteo buteo*, наблюдалась мною 18 июня 2002 на ручье Чичера (Липецкая область, Задонский район). Кроме того, в заповедник «Галичья Гора» 22 июля 2004 была доставлена взрослая птица с повреждённым крылом, которую несколькими днями ранее поймали в Задонском районе.

* Сарычев В.С. 2004. О расширении ареала курганника в Верхнем Подонье // *Стрепет* **2**, 2: 36-38.

Впервые на гнездовании курганник был найден мною в 2004 году на севере Липецкой области (Данковский район, окрестности деревни Осиновые Прудки, координаты 53°03′ с.ш., 39°00′ в.д.). Данное место находится в 280 км к северо-востоку от Стрелецкой степи (известный ранее район гнездования этого вида в Курской области) и является в настоящее время самой северной точкой нахождения курганника в европейской части ареала.

Гнездо курганника было построено в развилке ствола берёзы в средневозрастном дубово-берёзовом байрачном леске, окружённом полями и граничащим с разветвлённой балочной системой. 25 мая в нём находились 4 пуховых птенца, которые к 14 июня почти достигли размеров взрослых птиц и были уже полностью оперены (пух сохранялся только на голове).

Таким образом, в районе верхнего течения Дона курганник с 1990-х годов стал не только достаточно регулярно встречаться на кочёвках в летнее время, но и изредка гнездиться. Но его гнездование здесь имеет в настоящее время чрезвычайно спорадический и, вероятно, непостоянный характер. Однако подтверждением неслучайности этого явления служит также сообщение А.Ю.Соколова (2004) о том, что в мае 2004 года в краеведческий музей города Боброва (Воронежская область) был принесён мёртвый курганник, почти год проживший в неволе у пчеловодов, подобравших его нелетающим птенцом в окрестностях посёлка Николо-Варваринка Бобровского района в конце июня – начале июля 2003 года. Появление курганника на Вернем Дону является, несомненно, следствием роста его численности и расселения, отмеченного в центральной, южной и восточной Украине (Стригунов 1982; Гринченко и др. 2000; Шевцов 2001; Ветров 2002; Милобог и др. 2002; Ветров и др. 2003). Наши данные свидетельствуют, очевидно, о продолжающемся расширении его ареала в северо-восточном направлении.

Литература

Белик В.П. 2004. Птицы // *Флора, фауна и микобиота государственного музея-заповедника М.А.Шолохова*. Ростов-на-Дону: 194-216.

Ветров В.В. 2002. О гнездовании курганника в Харьковской области // *Беркут* **11**, 2: 165-167.

Ветров В.В., Милобог Ю.В., Стригунов В.И. 2003. О гнездовании курганника на юге Одесской области // *Беркут* **12**, 1/2: 159-160.

Галушин В.М. 2000. Курганник // *Красная книга Российской Федерации: Животные*. М.: 428-429.

Гринченко А.Б., Кинда В.В., Пилюга В.И., Прокопенко С.П. 2000. Современный статус курганника в Украине // *Бранта* **3**: 13-26.

Корольков А.К. 1995. Изменения в составе орнитофауны Центрально-Черноземного заповедника за последнее десятилетие // *Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов*. М.: 203-205.

Костин А.Б. (1986) 2014. О гнездовании курганника *Buteo rufinus* в Центрально-Черноземном заповеднике // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1022): 2121-2123. EDN: SHVQLB

Костин А.Б. 1999. Материалы по некоторым редким видам птиц Липецкой области // *Редкие виды птиц и ценные орнитологические территории Центрального Черноземья*. Липецк: 85-86.
Милобог Ю.В., Ветров В.В., Стригунов В.И. 2002. Современное состояние хищных птиц бассейна реки Ингулец // *Бранта* **5**: 14-24.
Мосалов А.А., Коблик Е.А. 1995. Редкие птицы Липецкой области // *Тез. науч.-краевед. конф., посвящ. основателю Липецк. обл. краевед. музея М.П.Трунову*. Липецк: 158-162.
Соколов А.Ю. 2004. Зоологические находки и встречи регионально редких видов позвоночных животных в поймах рек Дон и Битюг в 2004 г. // *Материалы рабочего совещания по проблеме ведения региональных Красных книг*. Липецк: 155-158.
Стригунов В.И. 1982. Гнездование курганника *(Buteo rufinus* Cretschm.) на Украине // *Вест. зоол*. 4: 71-74.
Шевцов А.О. 2001. Гніздування степового канюка в Олександрійському районі Кіровоградьскоі області // *Беркут* **10**, 1: 63-66.

ISSN 1026-5627
*Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск **2358**: 4864-4868*

Сохранение балобана *Falco cherrug* – опыт решения проблемы гибели птиц на ЛЭП

О.А.Горошко

*Второе издание. Первая публикация в 2017**

В России проблема гибели птиц от поражения электротоком на воздушных линях электропередачи (ЛЭП) стоит очень остро, однако лишь в немногих регионах уделяется внимание её изучению и решению. В Забайкальском крае подобные исследования и работы по решению проблемы проведены впервые.

Известно, что от поражения электротоком птицы гибнут в основном от того, что садятся на оснащённые штыревыми изоляторами бетонные опоры напряжением ЛЭП 6-10 кВ. Происходит это потому, что металлические траверсы, на которые крепятся изоляторы, заземлены (они соединены металлическим прутом с железной арматурой столба). На свежих трупах птиц обычно хорошо видны сильные ожоги на подушечках лап, поскольку электрический заряд чаще всего проходит через лапы, когда сидящая на перекладине птица касается проходящего рядом оголённого провода. Деревянные опоры ЛЭП 6-10 кВ обычно не заземлены, поэтому гибель птиц на них случается крайне редко, в основном во время дождя. Наиболее велики масштабы гибели в районах с открытым рав-

* Горошко О.А. 2017. Сохранение балобана – опыт решения проблемы гибели птиц на ЛЭП // *Проблемы природопользования, сохранения биоразнообразия и культурного наследия на особо охраняемых природных территориях России*. Калининград: 16-23.

нинным ландшафтом, поскольку там из-за отсутствия деревьев и других естественных присад птицы (особенно хищные) часто используют для этих целей опоры ЛЭП.

Работы проведены в Юго-Восточном Забайкалье (юг Забайкальского края) в зоне распространения даурских степей на базе государственного природного биосферного заповедника «Даурский» в пределах его охранной зоны и её обширных окрестностей.

В Забайкальском крае исследования проблемы гибели птиц на ЛЭП начаты Даурским заповедником в 2010 году. В этот год был обследован 61 км трёх ЛЭП напряжением 6-10 кВ, принадлежащих энергокомпании «Читаэнерго» (филиал ОАО «МРСК Сибири»), в охранной зоне и зоне сотрудничества заповедника (на строго охраняемой территории ядра заповедника ЛЭП нет). «Читаэнерго» – собственник подавляющей части ЛЭП в Забайкальском крае. В 2010 году были обследованы 491 бетонная опора и 260 деревянных (сюда включены как полностью деревянные опоры, так и деревянные на бетонных пасынках).

В условиях низкой травяной растительности и хорошего обзора под ЛЭП обследование проводилось из открытого окна автомобиля во время его движения вдоль ЛЭП на низкой скорости. При этом около столбов автомобиль обычно останавливался или снижал скорость. При наличии высокой травы или кустов, препятствующих свободному обзору, проводилось пешее обследование с детальным осмотром окрестностей каждого столба в радиусе 3-6 м (хищники нередко оттаскивают труппы птиц от столбов).

При первом же обследовании в 2010 году был выявлен высокий уровень гибели птиц на бетонных опорах (в среднем – 14 погибших птиц на 100 опор), на деревянных и деревянных с бетонными пасынками опорах гибель не зарегистрирована (Горошко 2011). При этом для обычных одностолбовых опор данный показатель гибели был 5 особей на 100 бетонных опор, а для анкерных (усиленных двух- и трёхстолбовых) – многократно выше: 67 и 86 особей соответственно. Наиболее высокий уровень гибели (142 птицы на 100 опор) оказался на анкерных бетонных опорах, используемых для усиления прочности ЛЭП, состоящих из обычных деревянных столбов. В ходе исследований в 2010-2017 годах под некоторыми такими опорами неоднократно находили до 8-9 мёртвых птиц одновременно.

Все ЛЭП в Даурии включают кроме одностолбовых опор также анкерные опоры. Метод крепежа проводов на анкерных опорах более сложный, здесь больше заземлённых металлических траверс и больше проводов, что значительно увеличивает вероятность поражения птиц электротоком. Ещё более опасны опоры рядом с трансформаторами, а также сами трансформаторы. Такие опоры всегда несут особенно сложные нагромождения проводов. Однако поскольку трансформаторы обычно рас-

положены рядом с животноводческими стоянками и деревнями, хищные птицы на них гибнут не часто.

В 2010 году в общей сложности найдено 67 трупов и останков птиц (см. таблицу). Среди погибших птиц более половины составили врановые: сорока *Pica pica*, чёрная ворона *Corvus corone orientalis* и ворон *Corvus corax*. Среди хищных птиц очень часто гибнет мохноногий курганник *Buteo hemilasius*, амурский кобчик *Falco amurensis* и балобан *Falco cherrug*. Мохноногий курганник занесён в Красную книгу Забайкальского края, балобан – в Красные книги региона и Российской Федерации. При этом в зоне сухих степей жертвами становятся в основном курганники и балобаны, а в лесостепной зоне и вдоль крупных рек с пойменной древесно-кустарниковой растительностью – врановые и амурский кобчик. Учитывая редкость и уязвимость балобана, уровень смертности этих птиц на ЛЭП оказался недопустимо велик. Стало понятно, что гибель на ЛЭП – одна из важнейших причин неуклонного сокращения численности этого вида в Забайкальском крае (Горошко 2012).

Гибель птиц на обследованных в 2010 году ЛЭП в Даурии

Вид	Число погибших птиц	Доля птиц, %
Восточный болотный лунь *Circus spilonotus*	1	1,49
Мохноногий курганник *Buteo hemilasius*	10	14,93
Зимняк *Buteo lagopus*	1	1,49
Балобан *Falco cherrug*	4	5,97
Чеглок *Falco subbuteo*	1	1,49
Амурский кобчик *Falco amurensis*	6	8,96
Обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus*	1	1,49
Филин *Bubo bubo*	1	1,49
Удод *Upupa epops*	1	1,49
Серый скворец *Sturnus cineraceus*	2	2,99
Сорока (*Pica pica*	14	20,9
Грач (*Corvus frugilegus*	1	1,49
Чёрная ворона *Corvus corone orientalis*	13	19,4
Ворон *Corvus corax*	11	16,42
Итого	67	100

В конце 2010 года проведена встреча с руководством «Читаэнерго». Энергокомпании был передан детальный отчёт с приложением карт-схем, полной электронной базы данных в Excel, набором фотографий по всем находкам погибших птиц, расчётом нанесённого ущерба в рублях, рекомендациями и письменным требованием по устранению проблемы.

В 2011 году «Читаэнерго» закупил птицезащитные устройства (ПЗУ) и в 2012 году приступил к оборудованию ими ЛЭП, а заповедник продолжил работы по изучению проблемы. На первом этапе была обработана информация владельцев ЛЭП по размещению ЛЭП, составу и конструкции их опор. Все ЛЭП были классифицированы по составу опор, отражающему их потенциальную опасность для птиц, и нанесены на

карту в среде ГИС. На следующем этапе была проведена предварительная классификация ЛЭП по уровню их реальной опасности для птиц. Все ЛЭП были разделены на классы опасности: 1-й – условно не опасные, куда вошли ЛЭП, состоящие только из деревянных опор, 2-й – малоопасные, 3-й – среднеопасные; 4-й – высокоопасные. Для анализа использовалась балльная оценка основных параметров, влияющих на уровень гибели птиц: тип опор, биотоп, обилие редких видов хищных птиц во время гнездования, миграции и зимовки в районе расположения ЛЭП. На последнем этапе проведено полевое обследование ряда ЛЭП для выяснения масштабов гибели птиц и уточнения класса опасности ЛЭП. В общей сложности было обследовано более 20 ЛЭП и их участков общей протяжённостью более 200 км. В результате в течение 2010-2012 годов проведена инвентаризация всех потенциально птицеопасных ЛЭП «Читаэнерго» и большинства других владельцев в пределах 7 административных районов края на площади более 30 тыс. км^2.

Поскольку протяжённость птицеопасных ЛЭП в Юго-Восточном Забайкалье очень велика, а работы по их оснащению ПЗУ сложны и дорогостоящи, то оборудовать все одновременно невозможно – это процесс на многие годы. Поэтому между заповедником и «Читаэнерго» достигнута договорённость о поэтапном оснащении ЛЭП. С 2012 года владельцы ЛЭП последовательно оборудуют ЛЭП от наиболее опасных к наименее опасным согласно рекомендациям заповедника. Даурский заповедник в 2012-2017 годах продолжил обследование новых ЛЭП, а также проверил уже оборудованные ЛЭП для контроля качества установки и дальнейшей эксплуатации ПЗУ.

К 2015 году в окрестностях заповедника птицезащитными устройствами были оснащены все ЛЭП высокого класса опасности; с 2016 года начато оборудование ЛЭП среднего и низкого класса опасности. К настоящему времени в Даурских степях птицезащитными устройствами оснащены 11 ЛЭП «Читаэнерго», ОАО «Мегафон» и СПК «Рассвет» общей протяжённостью около 150 км. В охранной зоне ПЗУ обеспечены не только все представляющие опасность линии, но и отдельные опоры. Теперь установка ПЗУ ведётся в степях на расстоянии до 40 км от границ заповедника. Работы по решению данной проблемы в окрестностях заповедника близятся к завершению. Следующий этап – оборудование птицеопасных ЛЭП на остальной территории Даурских степей Забайкалья, для чего в настоящее время ведётся активная совместная работа заповедника и Читинской межрайонной природоохранной прокуратуры.

В окрестностях Даурского заповедника смертность птиц на ЛЭП в результате оборудования их ПЗУ первоначально (до ремонта ПЗУ) снизилась в 7 раз. В ходе обследования заповедником оснащённых ЛЭП выявлено множество недостатков. После устранения всех или части недостатков к лету 2017 года смертность птиц уменьшилась в 16 раз.

За период 2010-2017 годов под опорами ЛЭП найдено более 300 погибших птиц 16 видов. Среди хищных птиц и сов обнаружено 27 особей видов из Красной книги РФ: 15 балобанов, 1 кречет *Falco rusticolus*, 2 филина *Bubo bubo*, 1 степной орёл *Aquila nipalensis* и 8 беркутов *Aquila chrysaetos*. В 2010 и 2012 годах найти мёртвого балобана под ЛЭП было гораздо проще, чем увидеть в природе живого: за день поездки по степям этого сокола можно было не встретить ни разу, а за 1 ч автомобильного маршрута вдоль ЛЭП в той же самой местности можно было найти 6 мёртвых. Частота гибели балобанов оказалась не менее чем в 2 раза выше, чем частота гибели сходного по размерам мохноногого курганника. Это связано с особенностями биологии балобанов: они чаще взлетают и садятся на опоры, что повышает риск замыкания распростёртыми крыльями. В 2016 и 2017 годах случаи гибели этих соколов на ЛЭП были крайне редки, зато встречи с ними в степи уже не редкость. По данным мониторинга, отчётливый рост численности балобана в Даурском заповеднике и его окрестностях наблюдается с 2014 года; в 2017 году численность гнездящихся птиц была в 3 раза выше, чем в 2010-2011 годах.

Литература

Горошко О.А. 2011. Гибель птиц на ЛЭП в Даурской степи (Юго-Восточное Забайкалье), Россия // *Пернатые хищники и их охрана* **21**: 84-99.

Горошко О.А. 2012. Балобан // *Красная книга Забайкальского края: Животные*. Новосибирск: 110-111.

ISSN 1026-5627
*Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск **2358**: 4868-4869*

Новые и редкие виды авифауны Башкирии

В.М.Емельянов

*Второе издание. Первая публикация в 1991**

Средний поморник *Stercorarius pomarinus*. Одиночная особь наблюдалась 20 сентября 1985 на реке Белой в черте города Уфы.

Европейский тювик *Accipiter brevipes*. Встречен 8 мая 1989 на окраине города Уфы в лесопарке.

Пеночка-таловка *Phylloscopus borealis*. Одиночные поющие птицы встречены в горном массиве Иремель.

Чёрный аист *Ciconia nigra*. На реке Лемезе выше водопада Атыш чёрные аисты отмечались единично.

* Емельянов В.М. 1991. Новые и редкие виды авифауны Башкирии // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф*. Минск, **2**, 1: 211-212.

Длинноносый крохаль *Mergus serrator*. На реке Инзер держались самец и две самки длинноносого крохаля.

Дербник *Falco columbarius*. На окраине Уфы в лесопарке дербник держался 24-26 августа 1988.

Кулики. На гравийном и илистом берегу и островках реки Беой в черте города Уфы на пролёте встречен ряд редких видов куликов: галстучник *Charadrius hiaticula*, камнешарка *Arenaria interpres*, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*, чернозобик *Calidris alpina*, песчанка *Calidris alba*. Все кулики держались чаще всего смешанными стаями у воды или на мелководье, где кормились иногда вместе с серыми воронами *Corvus cornix*, галками *Corvus monedula*, грачами *Corvus frugilegus* или озёрными чайками *Larus ridibundus*.

Белая сова *Nyctea scandiaca*. В сентябре 1984 года на небольшом маршруте в темнохвойной тайге Большого Иремеля на полянах встречено несколько белых сов, что свидетельствует о массовом их налёте, после которого часть особей могла остаться на лето, чем и объясняется встреча 10 июня 1985.

Ястребиная сова *Surnia ulula*. Выводок ястребиной совы найден на севере Башкирии у реки Уфы. Три хорошо летающие молодые птицы обнаружены 30 июля 1982.

Пёстрый дрозд *Zoothera dauma*. Впервые для башкирской части гольцово-таёжного округа Южного Урала пёстрый дрозд найден в темнохвойной тайге горного массива Иремель. Одиночные поющие особи наблюдались здесь с начала июня в 1984 и 1985 годах.

Пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix*. Поющие трещотки изредка встречаются в Уфе в старом широколиственном лесопарке.

Мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis*. В 1984-1988 годах мухоловки-белошейки отмечались в старом широколиственном лесопарке в Уфе с 13 мая по 20 июня. Пара птиц, осматривающих дупло, встречена 24 мая 1987. Мухоловка-белошейка стала постоянным обитателем города и в отдельные годы её численность значительна.