

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН
Кафедра биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова
Кафедра высшей нервной деятельности МГУ им. М. В. Ломоносова
Государственный Дарвиновский музей



**МАТЕРИАЛЫ
IV МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ**

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

к 875-летию Москвы
и 115-летию со дня основания
Государственного Дарвиновского музея

17–20 октября 2022 года

ББК 28.02
С 568
УДК 575.85

С 568 Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея.
17–20 октября 2022, г. Москва. — М. : ГДМ, 2022. — 462 с.

ББК 28.02

Составители: *Рубцов А. С., Александрова А. А., Сударикова Е. В.*
Редакторы: *Подольная А. В., Трегуб Н. И.*
Компьютерная верстка: *Цветков В. Э.*

ISBN 978-5-6046176-7-0



©© Государственный Дарвиновский музей, 2022

Филогения и филогеография

Закономерности эволюции холодноводных видов севера Европы: ускорение молекулярной эволюции при заселении региона и филогенетическая иммобилизация в рефугиумах

Артамонова В. С.¹, Болотов Н. И.², Боровикова Е. А.³,
Винарский М. В.⁴, Махров А. А.^{1,4},
Рольский А. Ю.⁵, Спицын В. М.²

¹*Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва*

²*Федеральный исследовательский центр комплексного
изучения Арктики им. академика Н. П. Лаверова
Уральского отделения РАН, Архангельск*

³*Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок*

⁴*Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург*

⁵*Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«ПИНРО» им. Н. М. Книповича), Мурманск*

Пути заселения севера Европы холодноводными видами, называемыми иногда ледниковыми реликтами, обсуждаются в научной литературе с середины XIX века. При этом во второй половине XX века большинство исследователей концентрировали своё внимание на событиях, связанных с отступлением последнего ледника около 10 тысяч лет назад, и почти не обсуждали происходившее в более ранние геологические эпохи. В последние годы нашим коллективом проведены интенсивные фаунистические и филогеографические исследования гидробионтов севера Евразии, подтвердившие существование целого ряда рефугиумов, которые были населены холодноводными видами и внутривидовыми формами задолго до последнего оледенения. Такие рефугиумы были найдены на территории Фенноскандии, а также в бассейнах рек Онега и Волга, на Новой Земле и на западном Таймыре.

Анализ собственных и литературных данных позволил нам выдвинуть и обосновать гипотезу о нескольких волнах вселения холодноводных видов

на север Европы, причём первая из них пришла на эти территории, судя по всему, ещё в миоцене или плиоцене, из бассейна Паратетиса или связанных с ним гигантских миоценовых озёр на юге континента. Три последующие волны вселения — в плиоцене, плейстоцене и голоцене — обогатили север Европы видами, происходящими из Западной Сибири, где на протяжении миллионов лет существовал большой водоём с меняющимся уровнем, варьирующим термальным и солевым режимом (Сибирское море-озеро). При этом встречный поток вселенцев (из Европы в Азию) был значительно слабее.

Воссозданная нами картина неоднократных, масштабных и успешных вселений холодноводной фауны из Азии в Европу при относительно небольшом потоке видов, расселяющихся в противоположном направлении, заставляет задуматься о некоторых фундаментальных вопросах. В частности, почему практически все холодноводные европейские виды имеют более или менее отдалённых родственников в горах или тундрах Азии? Почему европейские по происхождению холодноводные виды так редко проникали в Сибирь (например, в тёплый послеледниковый период)? Причём следует отметить, что все эти тенденции характерны не только для гидробионтов (Межжерин и др., 2009), хотя именно на примере водных организмов они проявляются особенно отчётливо.

Успех первой волны вселения в Европу из Азии (из бассейна Паратетиса) отчасти можно объяснить тем, что подъём Скандинавии занял длительное время, и только к концу олигоцена она соединилась с остальной Европой (Gibbard, Lewin, 2016); поэтому виды-пришельцы не имели конкурентов на её территории. Однако последующие волны также были вполне успешными, причём в некоторых случаях (ряпушка *Coregonus albula* и девятиглая колюшка *Pungitius pungitius*) вселенцы второй волны активно вытесняли потомков первой волны.

Ключом к решению проблемы может быть отмеченная нами ранее (Боровикова, Махров, 2014) и подтверждающаяся в ходе настоящей работы тенденция: чем меньше приледниковый рефугиум, тем меньшую территорию способны заселить выходцы из этого рефугиума после отступления ледника. Мы полагаем, что это может быть связано с более или менее однородными условиями обитания внутри такого рефугиума: стабильность условий на протяжении длительного времени ведёт к сужению адаптивного потенциала у дочерних форм обитателей рефугиумов. Но тогда успех вселенцев (особенно гидробионтов), проникавших в Европу с территории Западной Сибири, связан, по всей видимости, с огромными размерами Сибирского моря-озера и разнообразием условий в различных его частях.

Результаты наших исследований показывают, что в условиях очень крупных и длительно существующих водоёмов с переменным солевым и температурным режимом, а также колебаниями уровня в Паратетисе, гигантских миоценовых озёрах Европы и Сибирском море-озере, возникают таксоны (как правило, в ранге рода), представителей которых характеризует высокое фенотипическое разнообразие (внутри некоторых родов можно встретить даже полные «гомологические ряды» признаков). Такие группы видов обладают высоким адаптивным потенциалом, причём в значительной степени за счёт высокой фенотипической пластичности. Примерами могут служить рода пресноводных рыб *Salmo* (благородные лососи), *Lota* (налимы), *Coregonus* (сиги). В качестве дополнительных примеров следует упомянуть пресноводных моллюсков *Radix* (s. str.), *Ampullaceana* (прудовики) и †*Valenciennius* (вымершие гигантские колпачковидные прудовики Паратетиса).

При вселении в новые для них регионы (в частности, на север Европы) эти рода давали начало видам и внутривидовым формам с пониженным фенотипическим разнообразием, но хорошо адаптирующимся к новым условиям путём быстрой молекулярной эволюции. Это явление отмечено нами у балтийского прудовика *Ampullaceana balthica* (Bolotov et al., 2017), атлантического лосося *Salmo salar* (Артамонова и др., 2020a), трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Артамонова и др., 2020b) и ряпушки (Borovikova, Artamonova, 2021).

Характерно, что в периоды длительных похолоданий — «ледниковые периоды» — обитатели водоёмов севера Европы выживали в ограниченных по площади рефугиумах, где происходил процесс филогенетической иммобилизации (термин И. И. Шмальгаузена), то есть потери обитателями таких рефугиумов адаптивного и эволюционного потенциала. В качестве иллюстрации можно привести жилую форму арктического гольца *Salvelinus alpinus*, которая почти полностью утратила способность адаптироваться к обитанию в солёной воде (Eliassen et al., 1998). Подобная иммобилизация часто приводит к тому, что популяции, сохранившиеся в небольших рефугиумах, уступают по конкурентоспособности представителям новой волны вселенцев из местообитаний с большим разнообразием экологических ниш.

Данная работа подготовлена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант 19-14-00066/P).