

*«Хаосом звали его. Нечлененной и грубой громадой,
Бременем косным он был, – и только, – где собраны были
Связанных слабо вещей семена разносущные вкупе ...»*

[Овидий, 2017]

“Стабилизация нестабильности”: механизмы эволюционного стазиса и накопления генетического разнообразия у рыб и миног в нестабильных абиотических условиях среды

А. А. МАХРОВ^{1, 2}, В. С. АРТАМОНОВА^{1, 2}

¹ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: makhrov12@mail.ru

²Институт биофизики Федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской Академии наук”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

Статья поступила 05.10.2020

После доработки 10.12.2019

Принята к печати 18.12.2019

АННОТАЦИЯ

Исследования рыб и миног, обитающих в нестабильных абиотических условиях среды (арктических, горных, пустынных районах) выявили, что особи, принадлежащие к группам, хорошо различающимся морфологически, часто относятся к одному и тому же виду и иногда входят в состав одной и той же популяции. Широкий диапазон варьирования морфологических признаков в нестабильных условиях, когда необходим быстрый переход от одного варианта морфогенеза к другому, обеспечивает фенотипическая пластичность. При этом на выбор пути морфогенеза могут оказывать влияние уровень гетерозиготности особи, изменение числа копий некоторых последовательностей ДНК, возможно, гетероплазмия, а также наличие у генов с сильным влиянием на фенотип различных аллельных вариантов. В то же время показано, что эволюционные процессы, движимые этими механизмами, часто приобретают циклический характер, и видообразование в нестабильных условиях среды, как правило, не происходит. Однако, благодаря накопленному видом с широкой нормой реакции мобилизационному резерву, при попадании популяции в стабильные условия среды конкретные пути морфогенеза могут закрепляться генетически, что способствует быстрому аллопатрическому видообразованию.

Ключевые слова: экология, эволюция, фенотипическая пластичность, гетерозиготность, гетероплазмия, мобилизационный резерв, Арктика, горы.

Эволюционный стагис (под которым мы понимаем отсутствие необратимых эволюционных изменений) у представителей таксонов, обитающих в нестабильных условиях среды, на первый взгляд кажется невозможным, поскольку именно изменение среды стимулирует и направляет эволюционные процессы [Trubenová et al., 2019]. Однако следует учесть, что вид изменяется, как правило, в ответ на эволюционные инновации других видов, взаимодействующих с ним, – хищников, кормовых организмов, конкурентов и паразитов, т. е. наиболее быстрые и радикальные преобразования генофонда происходят в ответ на изменения биотического компонента среды обитания [Van Valen, 1973].

Конечно, абиотические факторы среды также могут меняться, но их изменения часто носят осциллирующий или циклический характер. Таким образом, абиотические характеристики среды находятся в одних и тех же пределах тысячи, а то и миллионы лет, а к таким изменениям виду порой удается приспособиться. Подобных видов относительно немного, однако, адаптировавшись однажды к абиотическим факторам нестабильной среды, они могут существенно замедлить темп эволюции, поскольку в нестабильной среде с заведомо обедненным видовым составом им редко приходится сталкиваться с новыми или существенно изменившимися видами-антагонистами.

Это парадоксальное явление впервые описал, судя по всему, Г. Д. Поляков [1975, с. 147]: «... естественный отбор, так сказать, “стабилизирует нестабильность” популяции, отмечая особей, которые не могут изменяться в прямом соответствии с разнообразием условий жизни ...».

В настоящей работе мы обобщим эмпирические данные и теоретические разработки, позволяющие доказать существование эволюционного стагиса в нестабильных абиотических условиях и раскрыть механизмы адаптации к этим условиям на примере рыб и миног.

Основное внимание в работе будет уделено механизмам, обеспечивающим альтернативные варианты морфогенеза, каждый из которых адаптивен для обитания в определенных условиях среды. Устоявшейся терминологии для обозначения групп особей, появляющихся в результате процессов такого рода, к сожалению, нет. Разные исследовате-

ли используют для них различные названия: жизненные формы, экологические формы, жизненные стратегии, дискретные адаптивные нормы, экоморфы, life-history styles, alternative phenotypes и др.

Выбор организмов, приуроченных к арктическим, горным и пустынным районам, связан с тем, что именно в этих местообитаниях абиотические условия среды особенно нестабильны, а влияние биотических факторов снижено, поскольку видовой состав флоры и фауны здесь относительно беден. Альтернативные варианты морфогенеза могут проявляться в таких условиях практически в чистом виде. Неслучайно многие исследователи отмечали высокое морфологическое разнообразие обитателей северных регионов [Dunbar, 1968], в частности рыб [обзоры: Никольский, 1980; Мина, 1986; Bell, Andrews, 1997; Robinson, Schluter, 2000]; морфологически различающиеся формы известны также для многих видов рыб, обитающих в Монголии [Дгебуадзе, 2001].

Однако, прежде чем говорить о механизмах, регулирующих появление морфологически различающихся форм, нам необходимо будет рассмотреть вопрос об их таксономическом статусе: ведь многие формы рыб и миног из местообитаний с нестабильной абиотической средой описаны в настоящее время как отдельные близкородственные виды, разошедшие совсем недавно. В заключительной части работы мы рассмотрим вопрос об эволюционном значении описанных механизмов.

Подчеркнем, что вне нашего обзора остается важная и интересная, но вполне самостоятельная проблема адаптации живых организмов к экстремальным, но стабильным условиям обитания – глубоководным озерам и морям, термальным источникам, пещерам, водоемам с необычной гидрохимией. Эта проблема в значительной степени освещена в других обзорах [Бирштейн, 1985; Болотов и др., 2012, 2016; Кауфман, 2015; Берман, Лейрих, 2017; Wilkens, Strecker, 2017].

Мы также не рассматриваем весьма интересную группу рыб, приспособленных к обитанию не только в нестабильных абиотических, но и в нестабильных биотических условиях среды. Это, например, ротан *Percottus glenii* [Решетников, 2009], амурский чебачок *Pseudorasbora parva* [Карабанов и др.,

2010], караси *Carassius* [Межжерин и др., 2009], рыбы рода *Nothobranchius* [Krysanov et al., 2016]. Адаптация этих рыб идет другим путем; в частности, для них не характерны альтернативные варианты морфогенеза. Эти виды обитают, как правило, в более теплых (и потому более богатых жизнью) регионах, чем рассматриваемая нами группа.

Таким образом, при написании обзора мы ставили перед собой три основные задачи: 1) проанализировать данные о таксономическом статусе морфологически и экологически отличающихся форм рыб и миног из водоемов с нестабильной абиотической средой; 2) выявить основные механизмы “переключения” альтернативных вариантов морфогенеза; 3) обсудить эволюционную роль этих механизмов.

ПРОБЛЕМА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА ФОРМ, НАСЕЛЯЮЩИХ НЕСТАБИЛЬНЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ

Со времен Дарвина в биологии широко распространено мнение, что любая более-менее выраженная морфологическая форма – это вид или “зарождающийся вид”. В результате все разнообразие внутривидовых форм часто рассматривают как разные стадии видообразования, и интереснейшее явление эволюционного стазиса многие исследователи просто не замечают.

Тенденция сведения микроэволюционных процессов к видообразованию настолько сильна, что некоторые авторы употребляют термин “видообразование” даже для описания возникновения форм, которые никогда не были описаны как виды и не имеют латинских названий. В качестве примеров можно привести бентосо- и планктоноядную формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, озерную и проходную формы нерки *Oncorhynchus nerka* [Schluter, 1996; Taylor, 1999]. Для того чтобы поставить эти формы в один ряд с общепринятым понятием биологического вида, некоторые авторы выдвигают “концепции” “параллельного видообразования” (parallel speciation), “реверсии видообразования” (despeciation) и “повторного видообразования” (respeciation) [Turner, 2002], содержание которых, однако, четко показывает, что речь идет именно о формо-, а не о видообразовании.

В ряде групп, населяющих местообитания с нестабильными абиотическими условиями, в последние годы формально выделены новые виды, например, путем присвоения видового статуса группам особей, морфологически отличающимся от “стандарта”. При этом дробление видов часто проводится не в результате анализа нового материала или в ходе углубленного исследования коллекций, собранных предшественниками; авторы некоторых книг просто механически повышают статус ранее описанных форм – например, “делают” видами подвиды или экологические формы. Более того, для выделения новых видов “дробители” используют практически любые признаки, в том числе и весьма пластичные. Детальной критике подобных тенденций посвящена работа [Мина и др., 2006].

В то же время все методы объединения видов весьма трудоемки. Чтобы обосновать единство вида, требуется проследить переход одной формы в другую при изменении условий существования в природе или в искусственных условиях или получить жизнеспособных плодовых гибридов между представителями разных форм и оценить наследуемость признаков. Иногда удается получить доказательства независимого происхождения формы спорного статуса в разных водных системах с помощью молекулярно-генетических маркеров (доказательство политопного формообразования).

Тем не менее исследования, проведенные с применением этих методов, уже позволили выявить, что представители целого ряда рыб и миног из местообитаний с нестабильной абиотической средой, принадлежащие к двум или более морфологически различающимся группам, относятся к одному и тому же виду, а иногда даже входят в состав одной популяции (таблица).

ПЕРЕХОД МЕЖДУ АЛЬТЕРНАТИВНЫМИ ВАРИАНТАМИ МОРФОГЕНЕЗА ЗА СЧЕТ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ

Фенотипическая пластичность – это основной фактор, обеспечивающий адаптацию к быстрым изменениям условий среды в онтогенезе у самых разных групп организмов [обзоры: Шмальгаузен, 1968; Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003; Хлебович, 2012; Марков, Ивницкий, 2016]. Речь, естественно, идет

Случаи объединения форм с альтернативными вариантами морфогенеза в рамках одного вида

| Вид | Использованный метод | Литературный источник |
|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|
| Карликовый алтайский осман, <i>Oreoleuciscus humilis</i> | Прослежен переход речной формы в озерную при изменении условий существования в природе | [Дгебуадзе, 2001] |
| Обыкновенный сиг, <i>Coregonus lavaretus</i> | Прослежен переход одной формы в другую при изменении условий существования в искусственных условиях, получены жизнеспособные гибриды; с помощью молекулярно-генетических маркеров доказано, что формирование является политопным | [обзоры: Etheridge et al., 2012; Боровикова, Махров, 2013; Боровикова и др., 2020] |
| Ряпушка, <i>Coregonus albula</i> | Прослежен переход одной формы в другую при изменении условий существования в природе | [Borovikova et al., 2013; Алексеева, Махров, 2017] |
| Трехиглая колюшка, <i>Gasterosteus aculeatus</i> | Прослежен переход морской формы в пресноводную при изменении условий существования в природе Путем использования в качестве маркера митохондриального гена <i>COI</i> показано, что формирование является политопным | [обзор: Зюганов, 1991] [Denys et al., 2015] |
| Кумжа, <i>Salmo trutta</i> | Прослежен переход одной формы в другую при изменении условий существования в искусственных условиях | [Махров и др., 2011] |
| Микижа (радужная форель), <i>Parasalmo mykiss</i> | С помощью анализа микросателлитов доказано, что формирование является политопным С помощью химического анализа отолитов показано появление особей одной формы в потомстве особей другой формы | [McPhee et al., 2007] [Зиммерман и др., 2003; Zimmermann et al., 2009] |
| Тихоокеанская минога, <i>Lethenteron camtschaticum</i> | Путем использования в качестве маркера митохондриального гена <i>COI</i> показано, что формирование является политопным | [Artamonova et al., 2015] |
| Речная минога, <i>Lampetra fluviatilis</i> | Получены жизнеспособные гибриды; с помощью молекулярно-генетических подходов доказано, что формирование является политопным | [Цимбалов и др., 2018; см. также ссылки в работах: Махров, Попов, 2015; Hume et al., 2018] |
| Арктический голец, <i>Salvelinus alpinus</i> | Путем использования в качестве маркера митохондриального гена <i>COI</i> показано, что формирование является политопным | [Махров и др., 2019] |

об адаптивной фенотипической пластичности. Неадаптивная фенотипическая пластичность, которая возникает при выходе параметров среды за те пределы, к которым вид адаптирован генетически, ведет к появлению морфов или повышению нестабильности развития [Лайус, Лайус, 2003; Lajus et al., 2003].

Имеется множество примеров, когда у обитателей водоемов с быстро меняющимися характеристиками среды переход от одного альтернативного варианта морфогенеза к другому происходит именно за счет адаптивной фенотипической пластичности [обзоры: Robinson, Parsons, 2002; McPhee et al., 2012].

В качестве примера можно привести очень высокую фенотипическую пластичность такого типичного обитателя водоемов крайнего Севера и горных районов, как арктический голец: в значительной степени именно она обеспечивает переходы между альтернативными морфотипами этого вида [обзор: Knudsen et al., 2016].

Высокая фенотипическая пластичность характерна и для другого вида, приуроченного к арктическим и горным водоемам, — обыкновенного сига [обзор: Боровикова, Махров, 2013], а также для кумжи, особенно из популяций, населяющих водоемы Кавказа [обзор:

Махров, Болотов, 2019]. Очень высока фенотипическая пластичность и у алтайских османов, обитающих в периодически высыхающих озерах Монголии [Дгебуадзе, 2001]. Весьма пластична морфология обитателей небольших горных водоемов Китая – гольянов *Rhynchocypris* [Park et al., 2001; Махров и др., 2019].

Высокая фенотипическая пластичность свойственна, видимо, и другим представителям семейства карповых, типичным обитателям высокогорий Азии – расщепобрюхим рыбам (*Schizothoracinae*). Например, в оз. Яшилъкуль на Памире, образовавшемся всего 800 лет назад, уже возникли новые формы лжеосмана-нагорца (*Schizopygopsis stolichkai* Steindaechner) [Попов, 1968; Савваитова и др., 1987]. При этом, как и следовало ожидать, генетических различий между исходной и новыми формами методом молекулярной гибридизации ДНК выявить не удастся [Тимирханов и др., 1990], хотя, конечно, окончательное доказательство генетической идентичности всех форм можно получить только используя систему современных молекулярно-генетических маркеров, позволяющих проводить более детальный анализ генома.

Приведенные примеры полностью согласуются с теоретическими представлениями, согласно которым климатические осцилляции ведут к возникновению видов-генералистов в самых разных систематических группах [Dynesius, Jansson, 2000]. Более того, методами математического моделирования показано, что для организмов, обитающих в среде с изменчивыми параметрами, действительно ожидается высокая фенотипическая пластичность [Trubenová et al., 2019, и ссылки в этой работе].

Следует отметить, что в эволюционном аспекте к механизмам, обеспечивающим широкую норму реакции в ответ на внешние условия, примыкают и некоторые эпигенетические механизмы: в ряде случаев фенотип рыб (как и других организмов) в какой-то степени определяется условиями жизни их родителей [обзор: Best et al., 2018]. В частности, размеры личинок сига и показатели их плавательной способности коррелировали в эксперименте с тем, при какой температуре хранилась до оплодотворения сперма самцов, от которых они были получены [Kekäläinen et al., 2018].

В настоящее время неизвестно, какие именно характеристики генома обеспечивают виду

широкий диапазон фенотипической пластичности, однако обращает на себя внимание тот факт, что многие виды, населяющие местообитания с нестабильными абиотическими условиями, являются полиплоидами. Это лососевидные [Allendorf, Thorgaard, 1984], “крупные” барбусы [Golubtsov, Krysanov, 1993], расщепобрюхие [Dai, Han, 2018]. Полиплоидия, вероятно, обеспечила этим видам “фиксацию” гетерозиготных генотипов, и в нестабильных условиях среды они получили преимущество по сравнению со своими диплоидными предшественниками [Brochmann et al., 2004].

ВЫБОР ПУТИ МОРФОГЕНЕЗА И УРОВЕНЬ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ ОСОБИ

Сосуществование в одной популяции особей, принадлежащих к разным морфо- или экотипам, ставит вопрос о том, как осуществляется выбор направления развития в каждом конкретном случае, если все представители вида обладают одной и той же нормой реакции. И здесь следует отметить, что многие характеристики онтогенеза, в частности, ключевой признак – скорость развития, определяющий многие другие, связаны с уровнем гетерозиготности особи. Природа этой связи до конца не ясна, но ее существование не вызывает сомнений [обзоры: Голубцов, 1988; Chapman et al., 2009; Szulkin et al., 2010].

Среди самцов лососевых рыб высокая гетерозиготность характерна для наиболее быстро растущих особей, которые и созревают, как правило, быстрее. Именно они становятся карликовыми самцами, достигая половой зрелости в пресной воде, без миграции в море. Это показано для нерки, кумжи и атлантического лосося *Salmo salar* [см. ссылки: Artamonova, Makhrov, 2016].

Корреляция гетерозиготности и выбора жизненной стратегии в пределах нормы реакции обеспечивает сосуществование особей, реализующих альтернативные пути морфогенеза, в пределах одной популяции. Это позволяет представителям одного и того же вида осваивать разные биотопы, что очень важно в нестабильных условиях.

При этом в нестабильных условиях особи с высокой скоростью развития часто служат фактически хранителями генофонда популяции. Карликовые самцы, проводящие всю

свою жизнь вблизи нерестилища, имеют высокие шансы на выживание. Если даже резкое изменение условий среды приводит к гибели значительной части мигрирующих рыб, при благоприятных условиях быстро созревающие гетерозиготы способны воспроизвести представителей данного морфотипа в короткие сроки. Таким образом, поддержание относительно высокого уровня гетерозиготности в популяциях видов, обитающих в нестабильных абиотических условиях, повышает их шансы на выживание.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛА ПОВТОРОВ НЕКОТОРЫХ УЧАСТКОВ ДНК

Уровень гетерозиготности позволяет регулировать фенотип в течение жизни определенного поколения, однако существуют и такие генетические механизмы, не ведущие к видообразованию, которые обеспечивают адаптацию к локальным условиям среды в ряду поколений.

Это, например, интересный, но, к сожалению, плохо изученный механизм, связанный с изменением числа копий повторяющихся последовательностей [обзор: Lunt et al., 1998]. Известно о различии в числе копий повторяющихся последовательностей между геномами жилых и проходных особей арктического гольца, входящих в состав одной популяции [Медников, 1977], а также геномами жилых и проходных особей нерки [Косюк, Борхсениус, 1981; Чернов, Борхсениус, 1987].

Сравнительно недавно обнаружено, что образование жилых пресноводных популяций у колюшек родов *Gasterosteus* и *Pungitius* обязательно сопровождается увеличением числа копий гена *Fads2*, кодирующего десатуразу – фермент, участвующий в обмене жирных кислот (fatty acid desaturase) [Ishikawa et al., 2019].

Очень интересен пример с двумя формами ряпушки из Lake Stechlin в Германии, которые описаны как отдельные виды: это широко распространенная зимне-нерестующая форма *Coregonus albula* и весенне-нерестующая форма, описанная как эндемичный вид *C. fontanae*. При этом эндемичная форма отличается от широко распространенной значительно большим числом копий гена, кодирующего прерибосомную РНК 45S [Symonová et al.,

2013]. В то же время в выборках обеих форм преобладал один и тот же гаплотип митохондриального гена *ND-3*, что является косвенным свидетельством в пользу их принадлежности к одному виду [Schulz et al., 2006].

Авторы работы [Symonová et al., 2013] предполагают, что увеличение числа копий гена, кодирующего 45S, обеспечивается ретротранспозонами, что позволяет поставить это исследование в один ряд с данными работ о роли мобильных генетических элементов в процессах адаптации [обзор: Casacuberta, González, 2013].

У обыкновенного сига отмечен полиморфизм по длине контрольного региона митохондриальной ДНК, вызванный различием в числе копий фрагментов этого участка [Brzuzan, 2000; Borovikova et al., 2007]; между особями из разных популяций данного вида зафиксировано также различие в числе копий внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS 1) рибосомального кластера [Бочкарев и др., 2017].

Таким образом, изменение числа копий некоторых последовательностей ДНК – это весьма эффективный механизм адаптации вида к местным условиям в ряду поколений, который действует на уровне популяций.

ГЕТЕРОПЛАЗМИЯ

Гетероплазмия, т.е. наличие в каждой клетке организма митохондрий двух типов (несущих разные варианты ДНК), – явление, которое все чаще обнаруживают у представителей самых разных таксонов [Kmiec et al., 2006]. В настоящее время мы не имеем достаточно данных, чтобы уверенно утверждать, что гетероплазмия более характерна именно для видов, приуроченных к нестабильным местообитаниям, однако нельзя не отметить, что в популяциях таких видов это явление распространено очень широко. Гетероплазмия выявлена у тихоокеанской миноги [Artamonova et al., 2015], кумжи [Wetjen et al., 2017], трехиглой колюшки [Stärner et al., 2004; наши неопубл. данные], гуппи *Poecilia reticulata* [Taylor, Breden, 2002]. Она обнаружена также у одной из особей атлантического лосося [Артамонова и др., 2008].

Беседы с коллегами и знакомство с полученными ими в процессе секвенирования хро-

матограммами убеждают нас в том, что гетероплазмия встречается и у ряда других видов, населяющих нестабильные местообитания, однако многие исследователи либо игнорируют это интересное явление, либо не могут надежно идентифицировать его. Между тем гетероплазмия способна, судя по всему, обеспечить долговременную генетическую адаптацию к весьма различным условиям обитания.

ПРИЗНАКИ С ВЫСОКОЙ НАСЛЕДУЕМОСТЬЮ

Хотя большинство признаков высших организмов определяется целым набором генов и степень их наследуемости обычно низка, у видов, обитающих в нестабильной среде, достаточно часто встречаются признаки, степень наследуемости которых высока.

Например, высокой степенью наследуемости обладает такой признак, как число жаберных тычинок у обыкновенного сига [Svärdson, 1957]. У радужной форели в значительной степени наследуется время нереста [Abadía-Cardoso et al., 2013] и признаки, связанные с процессом смолтификации [Thrower et al., 2004].

В настоящее время уже имеются доказательства того, что высокая степень наследуемости подобных признаков связана с тем, что в популяции имеются разные варианты (аллели) генов, отвечающих за них. Так, у радужной форели и атлантического лосося имеется регуляторный ген *PGM-1r**, влияющий на синтез белка фосфоглюкомутаза. При этом у радужной форели носители разных аллелей данного гена различаются скоростью развития и рядом морфологических признаков [Leary et al., 1984], а для атлантического лосося показано, что частота одного из аллелей этого локуса выше у карликовых самцов [Pollard et al., 1994]. Длительность морского нагула до созревания у атлантического лосося во многом определяется аллельными вариантами единственного локуса [Varson et al., 2015], по которому описан быстрый отбор в природных условиях [Czorlich et al., 2018].

В ходе эксперимента, моделирующего возникновение пресноводной популяции атлантического лосося из проходной, выявлен неконтролируемый отбор в пользу одного из аллелей гена, кодирующего фермент

малик-энзим. Ранее показано, что именно этот аллель с высокой частотой встречается в естественных пресноводных популяциях атлантического лосося [Artamonova et al., 2010, и ссылки в этой работе].

Параллельная микроэволюция, которая доказывает адаптивное значение определенного аллеля, отмечена и у других видов рыб. Особенно тщательно изучены параллельные микроэволюционные процессы при образовании пресноводных популяций у трехиглой колюшки [обзоры: Зюганов, 1991; Bell, Aguirre, 2013].

При этом необходимо отметить, что в сводке В. С. Кирпичникова [1979] указано не так много видов рыб, у которых признаки морфогенеза контролируются единичными генами, а значит, имеют высокую наследуемость: это колюшки, рыбы семейств Poeciliidae (рода *Astyanax* и *Aphanius anatoliae*) и Cichlidae (*Cichlasoma (Amphilophus) citrinellum* и *Pseudotropheus (Maylandia) zebra*), усатый голец (*Nemachilus (Barbatula) barbatula*). Характерно, что все эти рыбы обитают в относительно нестабильной среде.

Интересно, однако, что даже в тех случаях, когда за наследуемые признаки, имеющие отношение к особенностям морфогенеза, отвечает не один ген, а сразу несколько, они часто локализуются на одной и той же хромосоме, в непосредственной близости друг от друга, как это было показано для трехиглой колюшки [Terekhanova et al., 2014].

Такое расположение генов снижает вероятность рекомбинации и позволяет сохранить сочетание аллельных вариантов, прошедших отбор на высокую степень адаптации к конкретным абиотическим условиям среды в череде поколений, обеспечивая высокую степень наследуемости признаков [обзор: Neiman, Linksvayer, 2006]. Более того, у радужной форели известна хромосомная инверсия, содержащая гены с сильным влиянием на фенотип, в результате которой рекомбинация, а значит, и разрушение сложившейся системы адаптаций становятся невозможными. При этом в одних и тех же популяциях встречаются особи как с хромосомами, несущими инверсии, так и с хромосомами без инверсий, что позволяет реализовывать альтернативные стратегии морфогенеза в зависимости от генотипа особи [Arostegui et al., 2019, и ссылки в этой работе].

Наличие у генов, оказывающих сильное влияние на морфогенез, различных аллелей дает возможность достаточно быстрого отбора и позволяет популяции в течение немногих поколений изменять частоту появления особей с разными вариантами морфогенеза, если это необходимо для ее адаптации к быстрому изменению условий среды.

Рассматривая вопрос о том, как связаны между собой и каким образом влияют друг на друга фенотипическая пластичность и наличие у организма генов с сильным влиянием на фенотип, можно отметить, что среди таких генов можно выделить группу регуляторных последовательностей, которые служат, по существу, переключателями разных путей морфогенеза. Среди упомянутых выше сюда относятся, например, регуляторный ген *PGM-1r** радужной форели и атлантического лосося [Leary et al., 1984; Pollard et al., 1994].

Далее следует упомянуть, что имеет место следующая тенденция: чем менее стабильны условия среды, в которых обитает вид (Арктика, высокогорья), тем выше роль фенотипической пластичности и менее значима генетическая составляющая в его адаптации. В этом случае дискретные морфотипы, адаптированные к конкретным условиям обитания, обычно не выражены, между сильно различающимися формами как правило имеется целая серия промежуточных вариантов. Это характерно для таких видов, как арктический голец и кумжа [Савваитова, 1989; Cucherousset et al., 2005].

Неудивительно поэтому, что, в соответствии с данными геномики, для разных видов параллельная эволюция на генетическом уровне характерна в разной степени [обзор: Bernatchez, 2016]. В условиях перехода от экстремально нестабильных к более стабильным условиям (например, на севере умеренной зоны, в предгорьях) все чаще встречаются виды, для которых характерны параллельные микроэволюционные процессы (например, при образовании пресноводных форм из морских или озерных из речных): это такие виды, как трехиглая колюшка, атлантический лосось, радужная форель.

А вот озерная палия *Salvelinus namaycush*, обитатель менее стабильных водоемов, явно отличается от трехиглой колюшки и атлантического лосося. При изучении одина-

ковых экотипов из разных местообитаний у нее не удалось выявить параллелизма в генетической дивергенции разных экотипов [Perreault-Payette et al., 2017]. Также не удалось (по крайней мере, пока не удалось) обнаружить гены с сильным фенотипическим эффектом у арктического гольца [O'Malley et al., 2019] и кумжи [обзор: Ferguson et al., 2019].

Трехиглая колюшка является классическим примером параллельной генетической адаптации к обитанию в пресной воде, однако на севере Финляндии обнаружены популяции этого вида, где такая адаптация происходила конвергентно. Для популяций девятииглой колюшки, которая обитает в более нестабильных условиях, чем трехиглая (в частности, значительно дальше проникает на север), адаптация к обитанию в пресной воде носит конвергентный характер [Merilä, 2013].

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ “КРУГОВОРОТЫ” И “БОЛОТА” В НЕСТАБИЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ: БЫСТРАЯ АДАПТАЦИЯ И ТОРМОЖЕНИЕ ВИДОБРАЗОВАНИЯ

Все три рассмотренных нами механизма – фенотипическая пластичность, регуляция морфогенеза за счет степени гетерозиготности особей и наличие аллелей у генов с сильным влиянием на морфогенез (условно к ним можно добавить гетероплазмия) – надежно обеспечивают адаптацию к нестабильным абиотическим условиям, поскольку все эти механизмы гарантируют быстрое изменение соотношения разных морфофизиологических форм.

Интересно, что многие виды с альтернативными вариантами морфогенеза в настоящее время активно заселяют новые местообитания, особенно измененные человеком. Так, кумжа и радужная форель попали в список наиболее опасных инвазионных видов [Lowe et al., 2004].

Однако все рассмотренные нами механизмы не ведут к видообразованию. Фенотипическая пластичность и гетероплазмия “по определению” не приводят к изменению частот аллелей каких-либо генов. Более того, высокая фенотипическая пластичность обычно сопряжена с низкой эффективностью отбора [Гаузе, Алпатов, 1941; Gause, 1942]. Отбор в пользу гетерозигот метко назван “Сизифовым циклом”, поскольку комбинации аллелей,

поддержанные отбором, в следующем поколении распадаются [Mitton, 1997]. Пресноводная форма у трехиглой колюшки всегда образуется из проходной. При этом формообразование идет, как правило, одними и теми же путями: формирование пресноводных популяций снова и снова обеспечивают одни и те же аллели генов. Для описания этих процессов даже используется понятие “повторное использование аллелей” (allelic recycling) [Bell, Aguirre, 2013].

Кроме того, для популяций, обитающих в нестабильных абиотических условиях, часто характерен достаточно высокий уровень миграции, обеспечивающий “перемешивание” локальных генофондов [Dynesius, Jansson, 2000]. Это показано, в частности, для кумжи [Махров и др., 1999, и ссылки в этой работе] и тихоокеанской миноги [Yamazaki et al., 2014; Shink et al., 2018]. Миграция объединяет популяции в популяционные системы, в которых, как показано экспериментально, средние частоты аллелей длительное время сохраняются неизменными [Алтухов, 2003].

Таким образом, в нестабильных условиях среды внутривидовые формы неограниченно долгое время остаются связанными переходами, а потому генофонд вида как целого остается неизменным – на макроуровне вид не эволюционирует. Такие связанные формы метко названы “гантелевидными структурами” [Kondrashov, Mina, 1986].

Такие внутривидовые формы, связанные переходами, как отмечает К. А. Савваитова [1985, с. 25], “... чаще наблюдаются в популяциях рыб, обитающих в экстремальных, нестабильных условиях, например в арктических или субарктических районах, в высокогорных водоемах или в эфемерных озерах пустынной зоны, в которых существуют сильно обедненные сообщества и есть свободные экологические ниши”.

Замедление эволюции арктического гольца, наиболее характерного обитателя водоемов с нестабильной абиотической средой, подтверждают молекулярно-генетические данные [Аргамонова и др., 2018].

Итак, формообразование в нестабильных условиях среды может быть образно охарактеризовано как “эволюционный круговорот” или даже как “эволюционное болото”. Однако, как болота дают порой начало великим рекам, так и виды, приуроченные к нестабильным место-

обитаниям, попав в более стабильные условия среды, способны к быстрой эволюции.

НАКОПЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В НЕСТАБИЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ И ЕГО МОБИЛИЗАЦИЯ В СТАБИЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Как уже было упомянуто, в условиях, когда фенотипическая пластичность высока, эффективность отбора значительно снижается [Гаузе, Алпатов, 1941; Gause, 1942] и в популяции могут выживать носители самых разных аллелей множества генов. Таким образом, “под прикрытием” фенотипической пластичности происходит накопление генетического разнообразия, так называемого мобилизационного резерва [Гершензон, 1941]. Этот мобилизационный резерв может быть эффективно задействован для адаптации на генетическом уровне, если одна из популяций вида попадает в стабильные условия, где отбор идет уже не на широкий диапазон нормы реакции, а на приспособленность к условиям стабильной среды. Этот процесс описан в природе у африканских цихлид [Gunter et al., 2017] и неоднократно воспроизведен экспериментально на модельных объектах [Bateman, 1959; Гаузе, 1984]. Важно отметить, что это именно процесс отбора аллелей, а не мифическое “наследование благоприобретенных признаков”.

Переход от формы, возникающей заново в каждом поколении, до полной генетической детерминации можно проследить и на примере кумжи. Исследования, проведенные в Норвегии, показывают, что в нестабильных условиях обитания в популяциях кумжи существует несколько экологических форм, в том числе крупная хищная. В более стабильных крупных водных системах хищная форма образует самостоятельную популяцию [Wollebaek et al., 2018]. А на Британских островах крупная форма уже не возникает независимо в каждой водной системе, а представлена особой филогенетической линией, *ferox* [Verspoor et al., 2019, и ссылки в этой работе].

Отбор в пользу гетерозигот и гетероплазмия напрямую ведут к накоплению мобилизационного резерва.

Таким образом, хотя в нестабильных условиях среды, как правило, не происходит видообразования, “эволюционные круговороты” часто ведут к накоплению генетического раз-

нообразия, которое служит материалом для видообразования при стабилизации условий обитания.

Как показывают молекулярно-генетические данные, рыбы, близкие к современным арктическим гольцам, и, видимо, столь же пластичные, дали начало всем другим родам лососевых [Артамонова и др., 2018]. Благородные лососи Кавказа, отличающиеся высокой фенотипической пластичностью, являются предками всех других форм рода *Salmo* [Махров, Болотов, 2019].

Важно отметить, что мобилизационный резерв, приобретенный в нестабильных абиотических условиях среды, хорошо обеспечивает последующую адаптацию, но видообразованию в этом случае препятствует то, что в нестабильных условиях среды идет отбор против аллелей генов, способствующих возникновению постзиготической репродуктивной изоляции. Это приводит к тому, что даже при разрыве ареала сильно дивергировавшие филогенетические линии часто сохраняют способность к интрогрессивной гибридизации.

Как следствие, многие группы, произошедшие от выходцев из нестабильных абиотических местообитаний, являются многолетними “полями битвы” систематиков. В частности, среди ученых имеются серьезные разногласия по поводу того, как классифицировать симпатрические формы арктических гольцов *Salvelinus* [обзоры: Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klements, 2010; Knudsen et al., 2016; Есин, Маркевич, 2017], сига *Coregonus* [обзоры: Kottelat, Freyhof, 2007; Etheridge et al., 2012; Боровикова, Махров, 2013], барбусов *Barbus* [Дзержинский и др., 2007; de Graaf et al., 2010; Mina et al., 2012; Шкиль и др., 2015; Nagelkerke et al., 2015; Levin et al., 2019], морских окуней *Sebastes* [Cadrin et al., 2010; Makhrov et al., 2011; Artamonova et al., 2013].

Видимо, из-за отсутствия аллелей генов, способных обеспечить постзиготическую репродуктивную изоляцию, становление полноценных видов в таких группах часто происходит за счет крупных хромосомных перестроек, как это наблюдается в случае ряда лососевидных рыб [обзор: Makhrov, 2017] и трехиглых колюшек [Yoshida et al., 2014]. При этом видообразование происходит, судя по всему, только аллопатрично. В этом отношении особо интересен пример с тремя энде-

мичными формами гольцов (*Salvelinus*) из озера Эльгыгытгын (Чукотка), отличающимися по числу хромосом [Фролов, 1993]. Молекулярно-генетические исследования показали, что все три формы происходят аллопатрично [Osinov et al., 2015].

Таким образом, подтверждается мнение исследователей, считавших, что альтернативные варианты морфогенеза играют важную роль в видообразовании [обзоры: Медников, 1963, 1987; Савваитова, 1985; Мина, 1986; Wimberger, 1994; Smith, Skúlason, 1996; West-Eberhard, 2003; Хлебович, 2009]. Однако, как показывает обзор современных данных, дивергенция форм, закрепление адаптивных морфологических признаков на генетическом уровне и последующее видообразование происходят не симпатрично, а аллопатрично.

ВЫВОДЫ

1. Рыбы и миноги, обитающие в нестабильных абиотических условиях среды, отличаются высоким морфоэкологическим разнообразием, причем виды, для которых зарегистрированы альтернативные пути морфогенеза, характерны именно для этой группы.

2. Реализация конкретных путей морфогенеза осуществляется за счет фенотипической пластичности, высокий уровень которой поддерживается в популяциях видов, обитающих в нестабильных абиотических условиях, путем отбора. На выбор того или иного пути морфогенеза влияют уровень гетерозиготности особи, изменение числа копий некоторых последовательностей ДНК, возможно, гетероплазмия, а также наличие определенных аллельных вариантов у генов с сильным влиянием на фенотип.

3. Из-за того, что в нестабильных абиотических условиях микроэволюционные процессы поддерживают у вида широкий диапазон нормы реакции, видообразование в этих условиях, как правило, не происходит; однако накопленное в этих условиях генетическое разнообразие часто способствует видообразованию, если одна из популяций данного вида попадает в среду со стабильными абиотическими характеристиками.

Авторы признательны Ю. П. Алтухову, И. Н. Болотову, Е. А. Боровиковой, И. В. Вихреву, Ю. Ю. Дребуадае, Е. Ю. Крысанову, К. В. Кузищину, Б. М. Мед-

никову, М. В. Мине, В. М. Спицыну и В. С. Фридану за обсуждение затронутых в статье вопросов. Выполнение работы поддержано грантом Российского Научного Фонда (№ 16-14-10001).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Я. И., Махров А. А. О происхождении ряпушки на Соловецких островах: архивные документы в исследовании микроэволюции // Природа. 2017. № 7. С. 37–46.
- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
- Артамонова В. С., Колмакова О. В., Кириллова Е. А., Махров А. А. Филогения лососевидных рыб (Salmoidei) по данным анализа митохондриального гена COI (баркодинг) // Сиб. экол. журн. 2018. № 3. С. 293–310. [Artamonova V. S., Kolmakova O. V., Kirillova E. A., Makhrov A. A. Phylogeny of salmonoid fishes (Salmoidei) based on mtDNA COI gene sequences (barcoding) // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11. P. 271–285.]
- Берман Д. И., Лейрих А. Н. Холодоустойчивость массовых почвообитающих беспозвоночных животных Северо-Востока Азии. 2. Холодоустойчивость как адаптация к климату // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 10. С. 1119–1131. [Berman D. I., Leirikh A. N. The cold hardiness of mass soil invertebrates of Northeastern Asia: 2. The cold hardiness of soil invertebrates as adaptation to climate // Biol. Bull. 2018. Vol. 45. P. 680–690.]
- Бирштейн Я. А. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фауны. М.: Наука, 1985. 247 с.
- Болотов И. Н., Аксенова О. В., Беспалая Ю. В., Спицын В. М. Эндемизм фауны пресноводных рыб в геотермальных регионах: обзор молекулярно-биогеографических исследований // Вестн. САФУ. Сер. Естественные науки. 2016. № 1. С. 29–50.
- Болотов И. Н., Беспалая Ю. В., Усачева О. В. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы // Успехи соврем. биологии. 2012. Т. 132, № 1. С. 77–86. [Bolotov I. N., Vespalyaya Yu. V., Usacheva O. V. Ecology and evolution of hydrobionts in hot springs of the Subarctic and Arctic: Formation of similar assemblages, adaptation of species, and microevolutionary processes // Biol. Bull. Rev. 2012. Vol. 2. P. 340–348.]
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сегов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Тр. Карельск. НЦ РАН. 2013. № 6. С. 105–115.
- Боровикова Е. А., Кодухова Ю. В., Семенова А. В. Фенотипическая пластичность и аллометрия краниологических признаков проходной и озерной форм обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) как указание на неправомочность выделения вида *C. pidschian* // Сиб. экол. журн. 2020. (спецвыпуск по рыбам).
- Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И., Соловьев М. М. Вторичная интерградация различных форм сегов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны // Экол. генетика. 2017. Т. 15, № 2. С. 31–43. [Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Solov'yev M. M. Secondary Intergradation of Various Forms of Pidschian-Like Whitefishes (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) in the Water Bodies of the Altai-Sayan Mountains // Russian Journal of Genetics: Appl. Res. 2018. Vol. 8. P. 178–189.]
- Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. С. 5–105.
- Гаузе Г. Ф., Алпатов В. В. Об обратной зависимости между приобретенными и врожденными свойствами организмов // Докл. АН СССР. 1941. Т. 30, № 3. С. 252–253.
- Гершензон С. М. “Мобилизационный резерв” внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 1. С. 85–107.
- Голубцов А. С. Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм. М.: Наука, 1988. 168 с.
- Дребуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Дзержинский К. Ф., Шкиль Ф. Н., Абдисса Белай, Зелалем Вонди, Мина М. В. Нерест “крупных усачей” (*Barbus intermedius* complex) в реке Дукалит бассейна озера Тана (Эфиопия) и репродуктивные отношения между некоторыми формами, описанными как виды // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 5. С. 676–683. [Dzerzhinskii K. F., Shkil F. N., Abdissa B., Zelalem W., Mina M. V. Spawning of large Barbus (*Barbus intermedius* Complex) in a small river of the Lake Tana basin (Ethiopia) and relationships of some putative species // J. Ichthyol. 2007. Vol. 47. P. 639–646.]
- Есин Е. В., Маркевич Г. Н. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. 188 с.
- Зиммерман К. Е., Кузицин К. В., Груздева М. А., Павлов Д. С., Стэнфорд Д. А., Савваитова К. А. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // Докл. РАН. 2003. Т. 389, № 2. С. 274–278.
- Зюганов В. В. Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. вып. 1. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 261 с.
- Карабанов Д. П., Кодухова Ю. В., Куцоконь Ю. К. Экспансия амурского чебачка, *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae), в водоемы Евразии // Вестн. зоологии. 2010. Т. 44, № 2. С. 115–124.
- Кауфман З. С. Адаптация гидробионтов к существованию в условиях высоких широт // Тр. Карельск. НЦ РАН. 2015. № 1. С. 3–19.
- Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 392 с.
- Косюк Г. Н., Борхсениус С. Н. Внутрипопуляционные различия в структурах геномов у двух видов лососевых рыб // Молекуляр. биология. 1981. Т. 15, вып. 3. С. 547–553.
- Лайус Д. Л., Лайус Ю. А. Случайная изменчивость как самостоятельный вид фенотипической изменчивости // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. СПб., 2003. С. 117–133.
- Марков А. В., Ивницкий С. Б. Эволюционная роль фенотипической пластичности // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 2016. № 4. С. 3–11.

- Махров А. А., Болотов И. Н. Экологические причины высокой морфологической пластичности представителей таксона, обитающих в центре его происхождения (на примере благородных лососей *Salmo*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 1. С. 43–51. [Makhrov A. A., Bolotov I. N. Ecological causes of high morphological plasticity of members of a taxon inhabiting the center of its origin (Exemplified by the Noble Salmons, genus *Salmo*) // Biol. Bull. 2019. Vol. 46. P. 38–46.]
- Махров А. А., Попов И. Ю. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // Онтогенез. 2015. Т. 46, № 4. С. 240–251. [Makhrov A. A., Popov I. Yu. Life forms of lampreys (Petromyzontidae) as a manifestation of intraspecific diversity of ontogenesis // Rus. J. Developmental Biol. 2015. Vol. 46. P. 196–207.]
- Махров А. А., Артамонова В. С., Бобров В. В., Коблик Е. А., Лебедев В. С., Павлова С. В., Шефтель Б. И. От субтропиков до тайги и тундростепей: путешествие по горам Циньлин и восточной окраине Тибета // Природа. 2019. № 3. С. 70–83.
- Махров А. А., Артамонова В. С., Сумароков В. С., Пашков А. Н., Решетников С. И., Ганченко М. В., Кулян С. А. Изменчивость сроков нереста у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas в искусственных и естественных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 2. С. 178–186. [Makhrov A. A., Artamonova V. S., Sumarokov V. S., Pashkov A. N., Reshetnikov S. I., Ganchenko M. V., Kulyan S. A. Variation in the timing of spawning of the Black sea brown trout *Salmo trutta labrax* Pallas under artificial and natural conditions // Biol. Bull. 2011. Vol. 38. P. 138–145.]
- Махров А. А., Болотов И. Н., Спицын В. М., Гофаров М. Ю., Артамонова В. С. Жилые и проходные формы арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) Европейского Севера России – пример высокой экологической пластичности без видообразования // Докл. РАН. 2019. Т. 485, № 2. С. 242–246. [Makhrov A. A., Bolotov I. N., Spitsyn V. M., Gofarov M. Yu., Artamonova V. S. Resident and Anadromous Forms of Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) from North-East Europe: An Example of High Ecological Variability without Speciation // Dokl. Biochem. Biophys. 2019. Vol. 485. P. 119–122.]
- Махров А. А., Кузищин К. В., Новиков Г. Г. Генетическая дифференциация кумжи (*Salmo trutta* L.) побережья пролива Великая Салма (Белое море) // Генетика. 1999. Т. 35, № 7. С. 969–975. [Makhrov A. A., Kuzishchin K. V., Novikov G. G. Genetic differentiation of brown trout *Salmo trutta* L. from streams flowing into the Velikaya Salma streit (White Sea) // Rus. J. Genet. 1999. Vol. 35. P. 830–836.]
- Медников Б. М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 1. С. 70–77.
- Медников Б. М. Дивергенция геномов и некоторые вопросы эволюционной теории: дис. ... д-ра биол. наук. М., 1977. 178 с.
- Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 15–26.
- Межжерин С. В., Кокодий С. В., Кулиш А. В., Федоренко Л. В. Структура гибридов *Carassius auratus* s. lato x *C. carassius* (Cyprinidae) в поселениях карасей бассейна Днепра и Северского Донца // Доповіді Національної академії наук України. 2009. № 6. С. 191–197.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Мина М. В., Решетников Ю. С., Дгебуадзе Ю. Ю. Таксономические новшества и проблемы пользователей // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 4. С. 553–557. [Mina M. V., Reshetnikov Yu. S., Dgebuadze Yu. Yu. Taxonomic novelties and problems for users // J. Ichthyol. 2006. Vol. 46. P. 476–480.]
- Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 184 с.
- Овидий. Метаморфозы. СПб.: Азбука, Азбука-Классика, 2017. 400 с.
- Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 158 с.
- Попов А. В. Морфофункциональные адаптации памирского османа *Schizopygopsis stoliczkai* Steind. в озере Яшил-Куль // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 1. С. 15–30.
- Решетников А. Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Рос. журн. биол. инвазий. 2009. № 1. С. 22–35. [Reshetnikov A. N. The current range of Amur sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) in Eurasia // Rus. J. Biol. Invasions. 2010. Vol. 1. P. 119–126.]
- Савваитова К. А. К проблеме симпатрического формо- и видообразования у рыб // Биол. науки. 1985. № 11. С. 18–31.
- Савваитова К. А. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Савваитова К. А., Шанин А. Ю., Максимов В. А. О внутривидовой дифференциации лжеосмана-нагорца *Schizopygopsis stoliczkai* Steindaechner, 1866 из водоемов Памира // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1987. № 2. С. 9–17.
- Тимирханов С. Р., Ломов А. А., Медников Б. М. Оценка степени дивергенции ДНК форм лжеосмана-нагорца (*Schizopygopsis stoliczkai* Steindaechner) из озера Яшилкуль методом молекулярной гибридизации // Докл. АН СССР. 1990. Т. 313, № 6. С. 1509–1511.
- Хлебович В. В. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Прилож. 1. С. 219–231.
- Хлебович В. В. Экология особи. Очерки фенотипических адаптаций животных. СПб.: ЗИН РАН, 2012. 143 с.
- Фролов С. В. Чрезвычайно своеобразный кариотип эндемичной гольцовой рыбы *Salvelinus svetovidovi* // Докл. РАН. 1993. Т. 329, № 3. С. 363–364.
- Цимбалов И. А., Кучерявый А. В., Павлов Д. С. Результаты гибридизации между анадромной и резидентной формами речной миноги *Lampetra fluviatilis* // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58, № 1. С. 117–120. [Tsimbalov I. A., Kucheryavyy A. V., Pavlov D. S. Results of Hybridization between Anadromous and Resident Forms of European River Lamprey *Lampetra fluviatilis* // J. Ichthyol. 2018. Vol. 58. P. 122–125.]
- Чернов В. М., Борхсениус С. Н. Количественное определение гомологии геномов между видами тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и внутривидовыми формами нерки // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 261. С. 84–94.
- Шкиль Ф. Н., Лазебный О. Е., Капитанова Д. В., Белая Абдисса, Борисов В. Б., Смирнов С. В. Онтогенетические механизмы взрывной морфологической дивергенции пучка видов крупных африканских уса-

- чей р. *Labeobarbus* (Cyprinidae; Teleostei) оз. Тана, Эфиопия // *Онтогенез*. 2015. Т. 46, № 5. С. 346–359. [Shkil F. N., Lazebnyi O. E., Kapitanova D. V., Belay Abdissa, Borisov V. B., Smirnov S. V. Ontogenetic Mechanisms of Explosive Morphological Divergence in the Lake Tana (Ethiopia) Species Flock of Large African Barbs (*Labeobarbus*; Cyprinidae; Teleostei) // *Rus. J. Developmental Biol.* 2015. Vol. 46. P. 294–306.]
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (Теория стабилизирующего отбора). 2-е изд. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Abadia-Cardoso A., Anderson E. C., Pearse D. E., Garza J. C. Large-scale parentage analysis reveals reproductive patterns and heritability of spawn timing in a hatchery population of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mol. Ecol.* 2013. Vol. 22. P. 4733–4746.
- Allendorf F. W., Thorgaard G. H. Tetraploidy and the evolution of Salmonid fishes // *Evolut. Gen. Fish. N. Y.* Plenum Press, 1984. P. 1–53.
- Arostegui M. C., Quinn T. P., Seeb L. W., Seeb J. E., McKinney G. J. Retention of a chromosomal inversion from an anadromous ancestor provides the genetic basis for alternative freshwater ecotypes in rainbow trout // *Mol. Ecol.* 2019. Vol. 28. P. 1412–1427.
- Artamonova V. S., Kucheryavyy A. V., Makhrov A. A. Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range // *Hydrobiologia*. 2015. Vol. 757. P. 197–208.
- Artamonova V. S., Makhrov A. A. The influence of genotype on habitat selection of fish and the analysis of population structure // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2016. Vol. 417. 3.
- Artamonova V. S., Makhrov A. A., Karabanov D. P., Rol'skiy A. Yu., Bakay Yu. I., Popov V. I. Hybridization of beaked redbfish (*Sebastes mentella*) with small redbfish (*S. viviparus*) and diversification of redbfish (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // *J. Nat. History*. 2013. Vol. 47. P. 1791–1801.
- Artamonova V. S., Makhrov A. A., Popova E. K. Unintentional Selection in Captive Broodstocks Intended for Restoring Natural Populations: Description of the Phenomenon and a Novel Method of Controlling It // *Stream Restoration: Halting Disturbances, Assisted Recovery and Managed Recovery* / Eds. G. D. Hayes, T. S. Flores. N. Y.: Nova Science Publishers, Inc., 2010. P. 149–160.
- Barson N. J., Aykanat T., Hindar K., Baranski M., Bolstad G. H., Fiske P., Jacq C., Jensen A. J., Johnston S. E., Karlsson S., Kent M., Moen T., Niemelä E., Nome T., Næsje T. F., Orell P., Romakkaniemi A., Sægrov H., Urdal K., Erkinaro J., Lien S., Primmer C. R. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon // *Nature*. 2015. Vol. 528. P. 405–408.
- Bateman K. G. The genetic assimilation of four venation phenocopies // *J. Genet.* 1959. Vol. 56. P. 443–474.
- Bell M. A., Aguirre W. E. Contemporary evolution, allelic recycling, and adaptive radiation of the threespine stickleback // *Evolut. Ecol. Res.* 2013. Vol. 15. P. 377–411.
- Bell M. A., Andrews C. A. Evolutionary consequences of postglacial colonization of fresh water by primitively anadromous fishes // *Evolut. Ecol. of Freshwater Animals* / Eds. B. Streit, T. Städler, C. M. Lively Basel: Birkhäuser Verlag, 1997. P. 323–363.
- Bernatchez L. On the maintenance of genetic variation and adaptation to environmental change: considerations from population genomics in fishes // *J. Fish Biol.* 2016. Vol. 89. P. 2519–2556.
- Best C., Ikert H., Kostyniuk D. J., Craig P. M., Navarro-Martin L., Marandel L., Mennigen J. A. Epigenetics in teleost fish: From molecular mechanisms to physiological phenotypes // *Comp. Biochem. Physiol. Part B*. 2018. Vol. 224. P. 210–244.
- Borovikova E. A., Alekseeva Ya. I., Schreider M. J., Artamonova V. S., Makhrov A. A. Morphology and genetics of the ciscoes (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. 2013. Vol. 43. P. 183–194.
- Borovikova E. A., Gordon N. Yu., Sharova Ju. N., Politov D. V. Length variation in the mtDNA control region in *Coregonus lavaretus nelmuschka* from Lake Kubenskoye and related whitefish forms of northwest Russia // *Advanc. Limnol.* 2007. Vol. 60. P. 59–67.
- Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A.-C., Elven R. Polyploidy in arctic plants // *Biol. J. Linnean Soc.* 2004. Vol. 82. P. 521–536.
- Brzuzan P. Tandemly repeated sequences in mtDNA control region of whitefish, *Coregonus lavaretus* // *Genome*. 2000. Vol. 43. P. 584–587.
- Cadrin S. X., Bernreuther M., Danielsdóttir A. K., Hjörleifsson E., Johansen T., Kerr L., Kristinsson K., Mariani S., Nedreaas K., Pampoulie C., Planque B., Reinert J., Saborido-Rey F., Sigurðsson T., Stransky C. Population structure of beaked redbfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats // *ICES J. Marine Sci.* 2010. Vol. 67. P. 1617–1630.
- Casacuberta E., González J. The impact of transposable elements in environmental adaptation // *Mol. Ecol.* 2013. Vol. 22. P. 1503–1517.
- Chapman J. R., Nakagawa S., Coltman D. W., Slate J., Sheldon B. C. A quantitative review of heterozygosity–fitness correlations in animal populations // *Mol. Ecol.* 2009. Vol. 18. P. 2746–2765.
- Cucherousset J., Ombredane D., Charles K., Marchand F., Baglinière J.-L. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. Vol. 62. P. 1600–1610.
- Czorlich Y., Aykanat T., Erkinaro J., Orell P., Primmer C. R. Rapid sex-specific evolution of age at maturity is shaped by genetic architecture in Atlantic salmon // *Nat. Ecol. Evol.* 2018. Vol. 2. P. 1800–1807.
- Dai Y., Han H. Karyological Analysis of Two Species in the Subfamily Schizothoracinae (Cypriniformes: Cyprinidae) from China, with Notes on Karyotype Evolution in Schizothoracinae // *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 2018. Vol. 18. P. 175–186.
- de Graaf M., Megens H.-J., Samallo J., Sibbing F. Preliminary insight into the age and origin of the *Labeobarbus* fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // *Mol. Phylogenet. Evolut.* 2010. Vol. 54. P. 336–343.
- Denys G. P. J., Geiger M. F., Persat H., Keith P., Dettai A. Invalidation of *Gasterosteus gymnurus* (Cuvier, 1829) (Actinopterygii, Gasterosteidae) according to integrative taxonomy // *Cybium*. 2015. Vol. 39. P. 37–45.

- Dunbar M. J. Ecological development in polar regions. A study of evolution. N. Y., Prentice-Hall: Englewood Cliffs, 1968. 119 p.
- Dynesius M., Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2000. Vol. 97. P. 9115–9120.
- Etheridge E. C., Adams C. E., Bean C. W., Durie N. C., Gowans A. R. D., Harrod C., Lyle A. A., Maitland P. S., Winfield I. J. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? // J. Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 387–407.
- Ferguson A., Reed T. E., Cross T. F., McGinnity P., Prodöhl P. A. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment // J. Fish Biol. 2019. Vol. 95. P. 692–718.
- Gause G. F. The relation of adaptability to adaptation // Quaterly Rev. Biol. 1942. Vol. 17. P. 99–114.
- Golubtsov A. S., Krysanov E. Yu. Karyological study of some cyprinid species from Ethiopia. The ploidy differences between large and small *Barbus* of Africa // J. Fish. Biol. 1993. Vol. 42. P. 445–455.
- Gunter H. M., Schneider R. F., Karner I., Sturmbauer C., Meyer A. Molecular investigation of genetic assimilation during the rapid adaptive radiations of East African cichlid fishes // Mol. Ecol. 2017. Vol. 26. P. 6634–6653.
- Hume J. B., Recknagel H., Bean C. W., Adams C. E., Mable B. K. RADseq and mate choice assays reveal unidirectional gene flow among three lamprey ecotypes despite weak assortative mating: Insights into the formation and stability of multiple ecotypes in sympatry // Mol. Ecol. 2018. Vol. 27. P. 4572–4590.
- Ishikawa A., Kabeya N., Ikeya K., Kakioka R., Cech J. N., Osada N., Leal M. C., Inoue J., Kume M., Toyoda A., Tezuka A., Nagano A. J., Yamasaki Yo. Y., Suzuki Y., Kokita T., Takahashi H., Lucek K., Marques D., Takehana Yu., Naruse K., Mori S., Monroig O., Ladd N., Schubert C. J., Matthews B., Peiche C. L., Seehausen O., Yoshizaki G., Kitano J. A key metabolic gene for recurrent freshwater colonization and radiation in fishes // Science. 2019. Vol. 364. P. 886–889.
- Jonsson B., Jonsson N. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. 2001. Vol. 58. P. 605–638.
- Kekäläinen J., Oskoei P., Janhunen M., Koskinen H., Korseter R., Huuskonen H. Sperm pre-fertilization thermal environment shapes offspring phenotype and performance // J. Exp. Biol. 2018. Vol. 221. jeb181412.
- Klemetsen A. The charr problems revisited: exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshwater Rev. 2010. Vol. 3. P. 49–74.
- Kmiec B., Woloszyńska M., Janska H. Heteroplasmy as a common state of mitochondrial genetic information in plants and animals // Curr. Genet. 2006. Vol. 50. P. 149–159.
- Knudsen R., Klemetsen A., Alekseyev S., Adams C. E., Power M. The role of *Salvelinus* in contemporary studies of evolution, trophic ecology and anthropogenic change // Hydrobiologia. 2016. Vol. 783. P. 1–9.
- Kondrashov A. S., Mina M. V. Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 27. P. 201–223.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland; Berlin, Germany: The World Conservation Union (IUCN), 2007. 646 p.
- Krysanov E., Demidova T., Nagy B. Divergent karyotypes of the annual killifish genus *Nothobranchius* (Cyprinodontiformes; Nothobranchiidae) // Comparat. Cytogenet. 2016. Vol. 10. P. 439–445.
- Lajus D. L., Graham J. H., Kozhara A. V. Developmental instability and the stochastic component of total phenotypic variance // Developmental Instability: Causes and Consequences / Ed. M. Polak. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 243–363.
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. Major morphological effects of a regulatory gene: *Pgm1-t* in rainbow trout // Mol. Biol. Evol. 1984. Vol. 1. P. 183–194.
- Levin B. A., Casal-Lóez M., Simonov E., Dgebuadze Yu. Y., Mugue N. S., Tiunov A. V., Doadrio I., Golubtsov A. S. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in an East African river // Freshwater Biol. 2019. Vol. 64. P. 1721–1736.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., de Poorter M. 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. Auckland: Invasive species specialist group, 2004. 12 p.
- Lunt D. H., Whipple L. E., Hyman B. C. Mitochondrial DNA variable number tandem repeats (VNTRs): utility and problems in molecular ecology // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 1441–1455.
- Makhrov A. A. A narrowing of the phenotypic diversity range after large rearrangements of the karyotype in Salmonidae: The relationship between saltational genome rearrangements and gradual adaptive evolution // Genes. 2017. Vol. 8. P. 297.
- Makhrov A. A., Artamonova V. S., Popov V. I., Rolskiy A. Yu., Bakay Yu. I. Comment on: Cadrin et al. Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats // ICES J. Mar. Sci. 2010. Vol. 67. P. 1617–1630; ICES J. Mar. Sci. 2011. Vol. 68. P. 2013–2015.
- McPhee M. V., Noakes D. L. G., Allendorf F. W. Developmental rate: A unifying mechanism for sympatric divergence in postglacial fishes? // Curr. Zool. 2012. Vol. 58. P. 21–34.
- McPhee M. V., Utter F., Stanford J. A., Kuzishchin K. V., Savvaitova K. A., Pavlov D. S., Allendorf F. W. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation strategies around the Pacific Rim // Ecol. Fresh. Fish. 2007. Vol. 16. P. 539–547.
- Merilä J. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research // Ann. N. Y. Acad. Sci. 2013. Vol. 1289. P. 18–35.
- Mina M. V., Shkil F. N., Dzerzhinskii K. F., Abdissa Belay, Mironovsky A. N., Kapitanova D. V. Morphological Diversity and Age Dependent Transformations in Progeny of the Large Barbs (*Barbus intermedius* complex sensu Banister) of Several Morphotypes from Lake Tana (Ethiopia). Results of a Long-Time Experiment // J. Ichthyol. 2012. Vol. 52. P. 821–837.
- Mitton J. B. Selection in Natural Populations. Oxford, New York: Oxford Univ. Press, 1997. 240 p.
- Nagelkerke L. A. J., Leon-Kloosterziel K. M., Megens H.-J., de Graaf M., Diekmann O. E., Sibbing F. A. Shallow genetic divergence and species delineations in the endemic *Labeobarbus* species flock of Lake Tana, Ethiopia // J. Fish Biol. 2015. Vol. 87. P. 1191–1208.
- Neiman M., Linksvayer T. A. The conversion of variance and the evolutionary potential of restricted recombination // Heredity. 2006. Vol. 96. P. 111–121.

- O'Malley K. G., Vaux F., Black A. N. Characterizing neutral and adaptive genomic differentiation in a changing climate: The most northerly freshwater fish as a model // *Ecol. Evolut.* 2019. Vol. 9. P. 2004–2017.
- Osinov A. G., Senchukova A. L., Mugue N. S., Pavlov S. D., Chereshev I. A. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // *Biol. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 116. P. 63–85.
- Park I.-S., Im J. H., Ryu D. K., Nam Y. K., Kim D. S. Effect of starvation on morphometric changes in *Rhynchocypris oxycephalus* (Sauvage and Dabry) // *J. Appl. Ichthyol.* 2001. Vol. 17. P. 277–281.
- Perreault-Payette A., Muir A. M., Goetz F., Perrier C., Normandeau E., Sirois P., Bernatchez L. Investigating the extent of parallelism in morphological and genomic divergence among lake trout ecotypes in Lake Superior // *Mol. Ecol.* 2017. Vol. 26. P. 1477–1497.
- Pigliucci M. Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture. Baltimore and London: The John Hopkins Univ. Press, 2001. 328 p.
- Pollard S. M., Danzmann R. G., Claytor R. R. Association between the regulatory locus *PGM-1r** and life-history types of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51. P. 1322–1329.
- Robinson B. W., Parsons K. J. Changing time, space, and faces: test and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. Vol. 59. P. 1819–1833.
- Robinson B. W., Schluter D. Natural selection and the evolution of adaptive genetic variation in northern freshwater fishes // *Adaptive genetic variation in the wild* / Eds. T. A. Mousseau, B. Sinervo, J. Endler. Oxford etc.: Oxford Univ. Press, 2000. P. 65–94.
- Schluter D. Ecological speciation in postglacial fishes // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biol. Sci.* 1996. Vol. 351. P. 807–814.
- Schulz M., Freyhof J., Saint-Laurent R., Østbye K., Mehner T., Bernatchez L. Evidence for independent origin of two spring-spawning ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) in Germany // *J. Fish Biol.* 2006. Vol. 68. P. 119–135.
- Shink K. G., Sutton T. M., Murphy J. M., López J. A. Genetic variation and populations structure among larval *Lethenteron* spp. within the Yukon River drainage, Alaska // *J. Fish Biol.* 2018. Vol. 93. P. 1130–1140.
- Smith T. B., Skúlason S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1996. Vol. 27. P. 111–133.
- Stärner H., Pålsson C., Lindén M. Tandem repeat polymorphism and heteroplasmy in the mitochondrial DNA control region of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // *Behaviour.* 2004. Vol. 141. P. 1357–1369.
- Svärdson G. The Coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1957. Vol. 38. P. 267–356.
- Symonová R., Majtánová Z., Sember A., Staaks G. B. O., Bohlen J., Freyhof J., Rábová M., Ráb P. Genome differentiation in a species pair of coregonine fishes: an extremely rapid speciation driven by stress-activated retrotransposons mediating extensive ribosomal DNA multiplications // *BMC Evolut. Biol.* 2013. Vol. 13. P. 42.
- Szulkin M., Bierne N., David P. Heterozygosity-fitness correlation: a time for reappraisal // *Evolution.* 2010. Vol. 64. P. 1202–1217.
- Taylor E. B. Species pairs of north temperate freshwater fishes: Evolution, taxonomy, and conservation // *Rev. in Fish Biol. Fish.* 1999. Vol. 9. P. 299–324.
- Taylor J. S., Breden F. The inheritance of heteroplasmy in guppies // *J. Fish Biol.* 2002. Vol. 60. P. 1346–1350.
- Terekhanova N. V., Logacheva M. D., Penin A. A., Neretina T. V., Barmintseva A. E., Bazykin G. A., Kondrashov A. S., Mugue N. S. Fast Evolution from Precast Bricks: Genomics of Young Freshwater Populations of Threespine Stickleback *Gasterosteus aculeatus* // *PLoS Genet.* 2014. Vol. 10. e1004696.
- Thrower F. P., Hard J. J., Joyce J. E. Genetic architecture of growth and early life-history transitions in anadromous and derived freshwater populations of steelhead // *J. Fish Biol.* 2004. Vol. 65. Suppl. A. P. 286–307.
- Trubenová B., Krejca M. S., Lehre P. K., Kötzing T. Surfing on the seascape: Adaptation in a changing environment // *Evolution.* 2019. Vol. 73. P. 1356–1374.
- Turner G. F. Parallel speciation, despeciation and respeciation: implications for species definition // *Fish and Fish.* 2002. Vol. 3. P. 225–229.
- Van Valen L. M. A new evolutionary law // *Evolut. Theory.* 1973. Vol. 1. P. 1–30.
- Verspoor E., Coulson M. W., Greer R. B., Knox D. Unique sympatric quartet of limnetic, benthic, profundal and piscivorous brown trout populations resolved by 3D sampling and focused molecular marker selection // *Freshwater Biol.* 2019. Vol. 64. P. 121–137.
- West-Eberhard M. J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford Univ. Press, Inc., 2003. 794 p.
- Wetjen M., Cortey M., Vera M., Schmidt T., Schulz R., García-Marin J.-L. Occurrence of length polymorphism and heteroplasmy in brown trout // *Gene Reports.* 2017. Vol. 6. P. 1–7.
- Wilkins H., Strecker U. Evolution in the dark. Darwin's loss without selection. Berlin: Springer-Verlag, 2017. 217 p.
- Wimberger P. H. Trophic polymorphisms, plasticity and speciation in vertebrates // *Theory and Application of fish feeding ecology* / Eds. D. J. Stouder, K. L. Fresh, R. S. Feller. Columbia, S.C.: University of South Carolina Press, 1994. P. 19–43.
- Wolfebaek J., Heggenes J., Roed K. H. Life histories and ecotype conservation in an adaptive vertebrate: Genetic constitution of piscivorous brown trout covaries with habitat stability // *Ecol. Evolut.* 2018. Vol. 8. P. 2729–2745.
- Yamazaki Y., Yokoyama R., Nagai T., Goto A. Population structure and gene flow among anadromous arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) populations deduced from polymorphic microsatellite loci // *Environm. Biol. Fish.* 2014. Vol. 97. P. 43–52.
- Yoshida K., Makino T., Yamaguchi K., Shigenobu S., Hasebe M., Kawata M., Kume M., Mori S., Peichel C. L., Toyoda A., Fujiyama A., Kitano J. Sex Chromosome Turnover Contributes to Genomic Divergence between Incipient Stickleback Species // *PLoS Genet.* 2014. Vol. 10 (3). e1004223.
- Zimmerman C. E., Edwards G. W., Perry L. Maternal Origin and Migratory History of Steelhead and Rainbow Trout Captured in Rivers of the Central Valley, California // *Transactions of the Am. Fish. Soc.* 2009. Vol. 138. P. 280–291.

“Instability stabilized”: mechanisms of evolutionary stasis and genetic diversity accumulation in fish and lampreys from environments with unstable abiotic factors

A. A. MAKHROV^{1, 2}, V. S. ARTAMONOVA^{1, 2}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS
119071, Moscow, Leninsky prosp., 33
E-mail: makhrov12@mail.ru*

²*Institute of Biophysics of Siberian Branch of Federal Research Center
“Krasnoyarsk Science Center of RAS”
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50*

As studies have shown, individuals from well morphologically distinct groups often represent the same species and may even belong to one population in fish and lampreys from environments with unstable abiotic factors (Arctic, mountain, and desert regions). Phenotypic plasticity ensures broad variation ranges of morphological traits in unstable conditions, which require rapid transitions from one morphogenetic variant to another. The choice of a morphogenetic pathway can be influenced by the level of individual heterozygosity, changes in the copy numbers of certain DNA sequences, heteroplasmy, and the presence of several allelic variants in the genes that strongly affect the phenotype. A cyclic character is often observed for evolutionary processes driven by these mechanisms, and speciation usually does not take place in unstable environmental conditions. However, mobilization reserve accumulate in a species with a broad reaction norm, and particular morphogenetic pathways may be genetically fixed when its population finds its way into stable environmental conditions, facilitating fast allopatric speciation.

Key words: ecology, evolution, phenotypic plasticity, heterozygosity, heteroplasmy, mobilization reserve, Arctic, mountains.