

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

С.Г. Инге-Вечтомов

С.-Петербургский государственный университет. Кафедра генетики и селекции, Россия;  
С.-Петербургский филиал Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,  
С.-Петербург, Россия, e-mail: inge@mail333.com

Рассмотрены предпосылки становления и содержание экологической генетики как результата объединения методологии экологии и генетики. Показано, что генетический анализ состояния и эволюции экосистем может опираться на вычленение элементарных признаков, обуславливающих взаимодействие между организмами разных видов. При этом особое значение приобретают метод генетического блокирования и выявление простых пищевых цепей, в которых взаимоотношения продуцент–потребитель можно регулировать генетически. Рассмотрены примеры межвидовых отношений в экосистемах как биологический источник наследственной и модификационной изменчивости. Показано значение идеи коэволюции и возможности метагеномики для дальнейшего развития экологической генетики. Наличие эколого-генетических отношений в природе рассматривается как аргумент в пользу несводимости макроэволюции к процессам микроэволюции.

**Ключевые слова:** генетика, макро- и микроэволюция, экология, экосистемы, эколого-генетические модели, коэволюция, пищевые цепи.

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) (Воронцов, 1999) родилась из первоначального противостояния менделизма и дарвинизма (Гайсинович, 1988). Большую роль в развитии СТЭ сыграли: становление генетики количественных признаков, общий прогресс молекулярной генетики, успехи генетики популяций. Важный этап в этом процессе ознаменовала работа С.С. Четверикова (1926), акцентировавшая роль мутационного процесса в создании и поддержании полиморфизма природных популяций. Тем самым была заложена основа представлений о популяции как внутривидовой единице эволюционного процесса (Тимофеев-Ресовский, 2009). Возникло представление о том, что факторы генетической динамики популяций играют решающую роль как в микро-, так и в макроэволюции. Оба понятия ввел Ю.А. Филипченко для обозначения эволюционных преобразований в популяциях и на надвидовом уровне (Philipschenko, 1927). В качестве альтернативы представлениям о сводимости макроэволюции к микроэволюции Р. Голдшмидт предложил представление о системных мутациях, или макромутациях, которые могли

бы лежать в основе процессов макроэволюции (Goldschmidt, 1940). Эта идея не получила в дальнейшем серьезного развития и подтверждения. Тем не менее сомнения о сводимости макроэволюции к микроэволюции высказывались и позже (Воронцов, 1999).

Наряду с представлениями о роли мутационного процесса как средства создания гетерогенности биологических систем, в которых естественный отбор «творит» новые формы, в конце 1930 гг. были сформированы представления о роли в эволюции модификаций, обеспечивающих сохранение вида (популяции) в изменившихся условиях среды (Жирничников, 1935; Лукин, 1936; Галл, 1984). Последующее дублирование модификаций отбираемыми генокопиями, т. е. мутациями, может обеспечивать наследственное закрепление возникших изменений без всякого ламаркизма. В тот же период была выполнена серия работ Г.Ф. Гаузе (1934 г.), в которых был впервые сформулирован вопрос об эволюционных преобразованиях в экологических системах, или биоценозах (Gause, 1934; Гаузе, 1984) с учетом модификационных изменений взаимодействующих организмов.

К сожалению, это достижение отечественных теоретиков эволюции так же, как и изучение механизмов модификаций, не получило развития в последующих работах. Это, скорее всего, объясняется реакцией на известный антигенетический период в истории нашей биологии с его ламаркистскими тенденциями.

Собственно, в упомянутых исследованиях уже были заложены основы экологической генетики. Само понятие «экологическая генетика» ввел Форд (Ford, 1964), подразумевая под этим понятием генетику популяций в природных условиях. Большое внимание этому направлению уделяет в нашей стране А.А. Жученко, организовавший в СССР первый институт экологической генетики (Жученко, 1980).

В настоящее время экологическая генетика сформировалась как синтетическое научное направление, вобравшее в себя закономерности и постулаты двух базовых дисциплин – экологии и генетики. Тем не менее дискуссии о содержании экологической генетики продолжаются. Актуальность этого направления определяет новый эволюционный синтез, а именно: объединение СТЭ и экологии. Очевидно, что эволюционный процесс протекает не на уровне отдельных видов и их популяций. Эволюционирует биосфера как целое (Левченко, 2003). Микроэволюционные процессы протекают в экосистемах, вовлекая в преобразования популяции взаимодействующих видов. Поэтому очевидно, что такие выражения, как «эволюция глаза», «эволюция конечностей» и т. п. – не более, чем фигура речи, вызывающая ассоциации скорее с творчеством Сальвадора Дали, чем с реальным процессом эволюции. Область, охватываемую экологической генетикой, можно определить как взаимодействие экологических отношений и генетических процессов и представить в первом приближении в виде таблицы, основанной на

базовых составляющих экологии (аутэкологии и синэкологии) и генетики (наследственности и изменчивости) (табл. 1) (Инге-Вечтомов и др., 1999). Тем самым взаимодействие этих составляющих позволяет выделить такие подразделы экологической генетики, как: 1) разработка элементарных эколого-генетических моделей; 2) исследование биологических факторов изменчивости; 3) изучение устойчивости организмов к абиотическим факторам окружающей среды; 4) генетическая токсикология, нацеленная на выявление генетически активных факторов среды и предотвращение их влияния прежде всего на усугубление генетического груза человека (Захаров, 1984; Инге-Вечтомов, 1998).

Остановимся на двух первых как наиболее существенных с точки зрения теории эволюции. Приложение методов генетического анализа «ограничивается» возможностью применения концепции элементарных признаков, точнее элементарных различий, наследуемых по моногибридной схеме (Johannsen, 1913; Инге-Вечтомов, 1989). Очевидно, что такой подход при анализе экологических, тем более синэкологических, отношений сталкивается с определенными трудностями, поскольку признак в экологических системах формируется как результат взаимодействия организмов разных видов. Этот тезис легко проиллюстрировать на примерах взаимодействия почвенных бактерий-азотфиксаторов и бобовых растений при образовании микоризы (рис. 1) (Проворов, 2001; Тихонович, 2007). Не менее сложной выглядит задача разложения на элементарные признаки взаимодействий между высшими эукариотами в экосистемах, например грибов и высших растений с насекомыми в экосистемах.

Эту кажущуюся сложность позволяет преодолевать последовательное применение методологии двух составляющих экологической

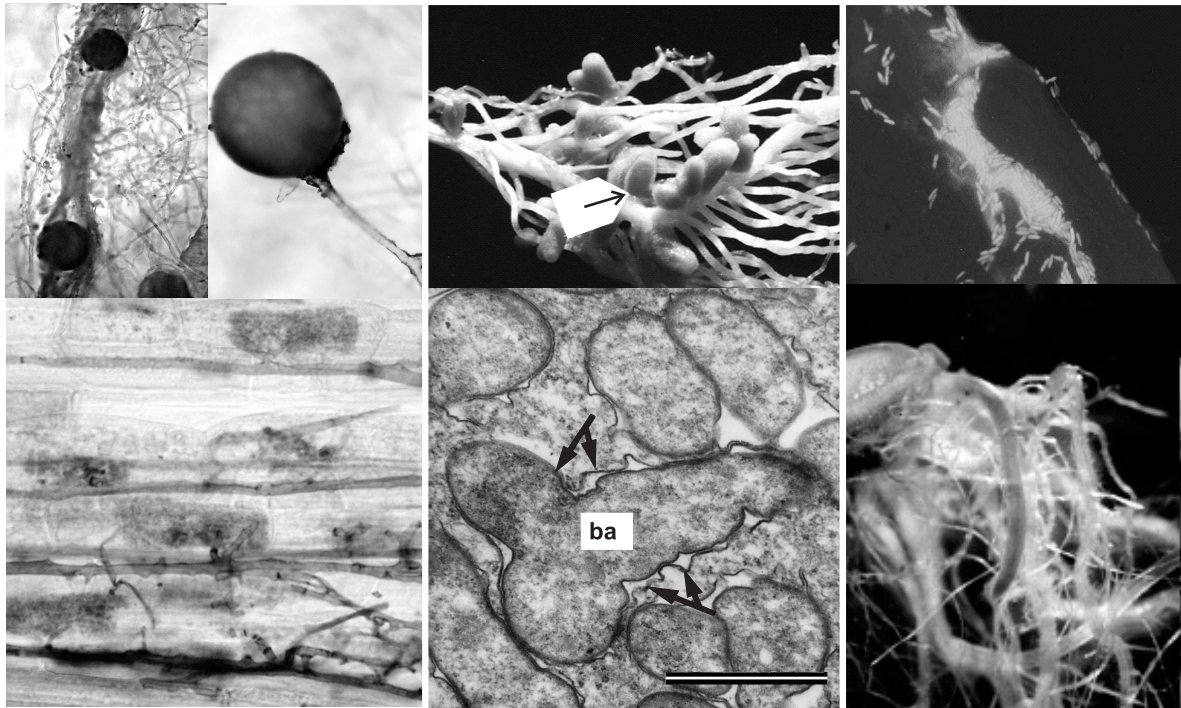
Таблица 1

## Общая структура экологической генетики

Генетические подходы	Типы экологических отношений	
	Синэкология	Аутэкология
Генетический контроль признаков (наследственность)	Эколого-генетические модели	Генетика устойчивости к факторам среды
Влияние различных факторов на генетические процессы (изменчивость)	Биологические факторы изменчивости (мутагенеза)	Генетическая токсикология

генетики: во-первых, «мутационный анализ» – генетическое блокирование нормальных процессов, разработанный генетикой, позволяет разложить признак взаимодействия у видов-

симбионтов на элементарные признаки путем получения мутантов у каждого из взаимодействующих видов с последующей расшифровкой блокируемых процессов (рис. 2); во-вторых,



Арбускулярная микориза, симбиоз питания, P и др.

Симбиотическая азотфиксация, симбиоз питания, N

Ассоциации с ризосферными бактериями, защитный симбиоз

Рис. 1. Примеры основных мутуалистических растительно-микробных систем (по: Проворов, 2009).

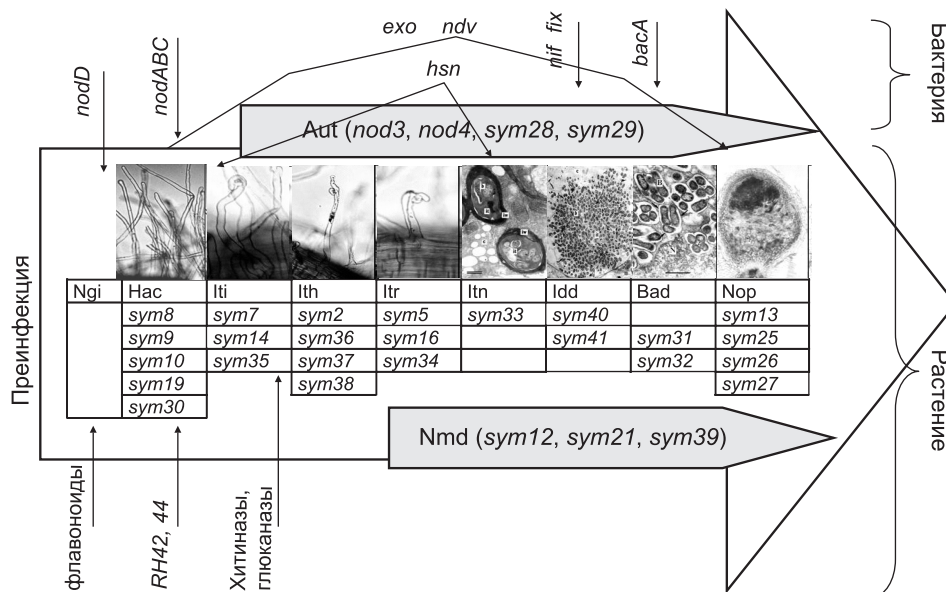


Рис. 2. Генетическое разделение стадий морфогенеза корневого клубенька (иллюстрация предоставлена И.А. Тихоновичем).

наличие в природе сложных пищевых сетей, которые в некоторых случаях могут быть упрощены до пищевых цепей, в которых организмы связаны как продуцент и потребитель конкретных химических соединений.

В последнем случае отдельные этапы общего пути метаболизма в экосистеме можно персонализировать как отдельные виды. Тогда выяснение общего генетического контроля того или иного метаболического пути позволяет, получая мутантов у видов-симбионтов (в широком смысле слова), не только выяснять механизмы взаимодействия видов в экосистеме, но и управлять этими взаимодействиями в практических целях. В качестве примера элементарной эколого-генетической системы приведем взаимодействие дрожжей и дрозофилы. Дрожжи в питательной среде для дрозофилы, кроме всего прочего, служат источником эргостерина для насекомого, которое само их не синтезирует, но нуждается в них для синтеза стероидного гормона экдизона (рис. 3) – гормона линьки, необходимого для развития личинки.

У дрожжей мутанты с блоком заключительных этапов синтеза стероидов, необходимых дрозофиле, легко получить как мутанты, устойчивые к антибиотику нистатину (рис. 4). Далее легко убедиться, что самки дрозофилы становятся стерильными при питании на таких мутантах дрожжей-сахаромицетов, а отложенные яйца не развиваются, поскольку вылупившиеся

личинки погибают при первой линьке (рис. 5) (Бондаренко и др., 1989). Именно такие отношения между насекомыми и грибами объясняют, почему грибы лисички не червивеют. У послед-

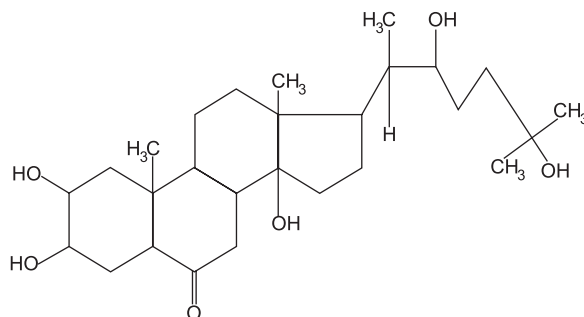


Рис. 3. Экдизон.

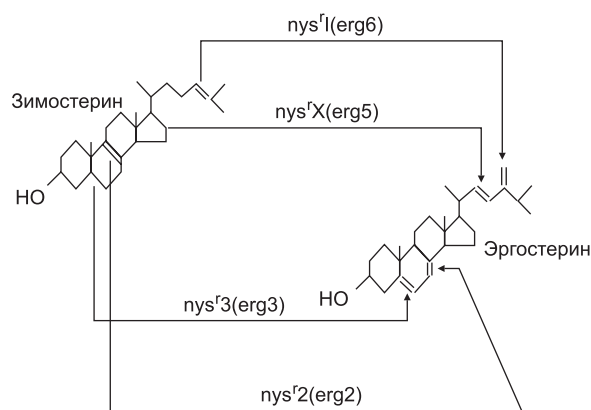


Рис. 4. Схема конечных этапов метаболизма стероидов у дрожжей.

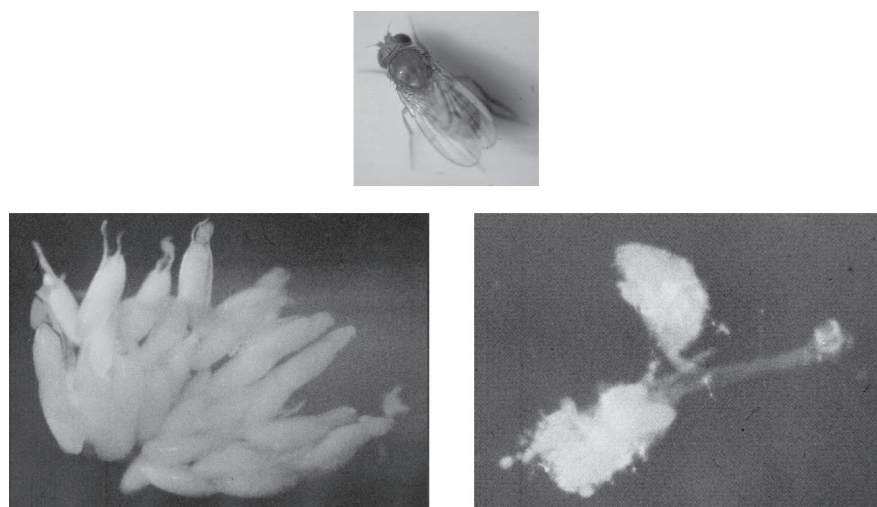


Рис. 5. Дегенерация яичников *Drosophila melanogaster* на стерол-дефицитной диете (иллюстрация предоставлена Л.А. Лутовой).



них в норме отсутствуют стеринны, необходимые для развития личинок насекомых. Именно в поисках стериннов человека кусают самки клопов и комаров (Инге-Вечтомов, Лучникова, 1992).

Эта элементарная эколого-генетическая модель может быть перенесена и на взаимоотношения высших растений и насекомых-вредителей сельского хозяйства (Лутова и др., 1990) и даже на взаимоотношения растений и некоторых сапрофитных грибов, утративших способность к самостоятельному синтезу стериннов, например фитофторы, наносящей большой урон урожаю пасленовых. Предложен (и запатентован) метод получения томатов, устойчивых к фитофторе, с использованием селекции в культуре тканей с последующей регенерацией растения (Лутова и др., 1992).

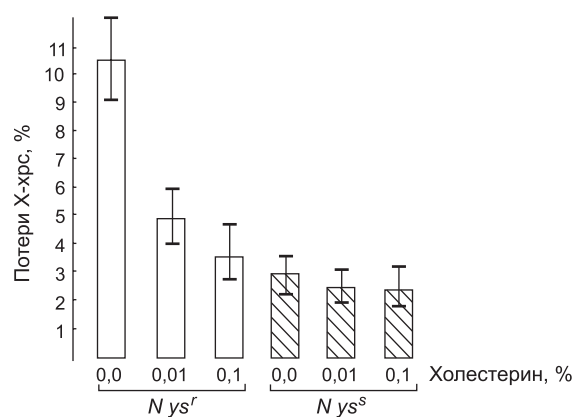
Дальнейшее развитие экологической генетики, несомненно, связано с расшифровкой механизмов модификационной изменчивости, на базе которых происходит взаимодействие организмов в конкретных экосистемах. Достаточно напомнить, что современное сельское хозяйство и медицина в огромной степени эксплуатируют именно модификационную изменчивость сельскохозяйственных животных и растений, равно как и людей-пациентов в аспекте их реакции на внешние воздействия: удобрения, пестициды, медикаменты. В то же время мы плохо знаем механизмы модификаций. Более того, общепринятая классификация типов изменчивости не выдерживает серьезной критики и требует серьезного переосмысления, однако это – предмет отдельного разговора.

Отношения видов продуцента и потребителя в такой эколого-генетической системе не ограничиваются только модификациями потребителя (в данном случае летальными) в зависимости от генотипа продуцента. Метаболизм продуцента влияет и на генетические процессы вида-потребителя. Доступность стериннов влияет на частоту кроссинговера у дрозофилы и на частоту потерь хромосом после рентгеновского облучения (рис. 6). Тем самым можно показать роль биотических факторов в изменчивости компонентов экосистемы (Лучникова и др. по: Инге-Вечтомов, 1989).

Роль экологических взаимодействий как биологического фактора изменчивости показана и на одновидовой модели. В частности, в работах

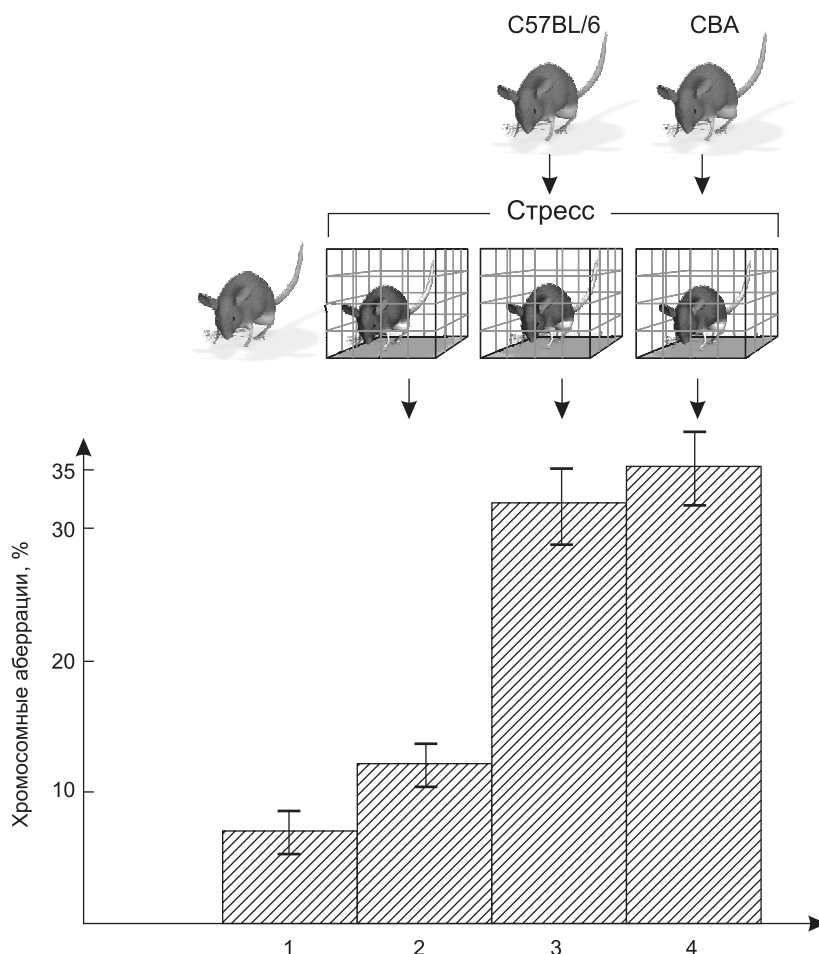
Р.И. Цапыгиной, Е.В. Даева и др. продемонстрировано, что феромональный стресс у молодых самцов мышей, вызываемый запахом альфа-самца, приводит к резкому повышению хромосомных аномалий не только в соматических клетках, но и при сперматогенезе (Даев, 1994; Даев, Дукельская, 2005) (рис. 7). Изучение влияния стресса на генетические процессы, несомненно, имеет большое практическое значение, в частности в генетической токсикологии, которая составляет значительный раздел экологической генетики (см. Ингель, Ревазова, 1999). Кроме того, несомненный интерес представляет процесс эволюции самого механизма хемокоммуникации в природе. Он берет начало во взаимодействии клеток прокариот, а в дальнейшем эволюционировал с усложнением биосферы. Поэтому понятен проявляемый в последнее время интерес к явлению «quorum sensing» («чувство локтя») у бактерий. Это явление отражает способность бактерий контролировать плотность собственной популяции путем синтеза, экскреции и поглощения сигнального соединения – класса N-ацилглюкозамин лактонов, которое вызывает ряд фенотипических эффектов, основанных на транскрипционной регуляции экспрессии ряда генов, а также влияет на рекомбинацию (Zhang *et al.*, 2002).

Идеология симбиогенетики задолго до разработки эколого-генетических моделей направ-



**Рис. 6.** Влияние холестерина на частоту рентген-индуцированной (1000 P) анеуплоидии в зрелых ооцитах *Drosophila melanogaster*.

*Nys<sup>r</sup>*, *Nys<sup>S</sup>* – дрожжи, устойчивые и чувствительные к нистатину, на которых питалась дрозофила.



**Рис. 7.** Частота хромосомных aberrаций в половых клетках мышей при феромональном стрессе (Цапыгина и др., 1981. по: Инге-Вечтомов, 1989).

ляет наши представления об эволюции начиная с идеи о симбиогенетическом происхождении эукариотической клетки (Mereschkovsky, 1905; Фаминцын, 1907). В наше время эта идея обогатилась представлениями о горизонтальном переносе генетического материала в экосистемах, порой излишне преувеличенных, но, тем не менее, реально доказанных в ряде случаев. Примером могут служить представления о генетической колонизации (рис. 8), отражающие взаимодействие между почвенной бактерией *Agrobacterium tumefaciens* и крестоцветными растениями. «Подглядев» эти взаимоотношения в природе, современная биотехнология растений построила на них всю методологию генетической инженерии растений (Пирузян, Андрианов, 1985). Известны примеры горизонтального переноса генов между высшими рас-

тениями, одно из которых является паразитом, а другое – хозяином (Mower *et al.*, 2004).

Все большее внимание исследователей привлекают отношения альфапротеобактерий рода *Wolbachia* (и других, близких к ней, видов) – внутриклеточных симбионтов (паразитов?) членистоногих, в частности насекомых и некоторых нематод (рис. 9). Этой бактерией заражены от 20 до 70 % видов насекомых, а у *D. melanogaster* в зависимости от географического распределения заражены от 15 до 100 % популяций. При этом бактерия в зависимости от собственного генотипа «предпочитает» определенные митохондриальные генотипы дрозофилы (Pinsky, Zakharov, 2006; Илинский, Захаров, 2007а, б). Чаще всего такое «сожительство» чревато индукцией партеногенеза, феминизацией генетически потенциальных

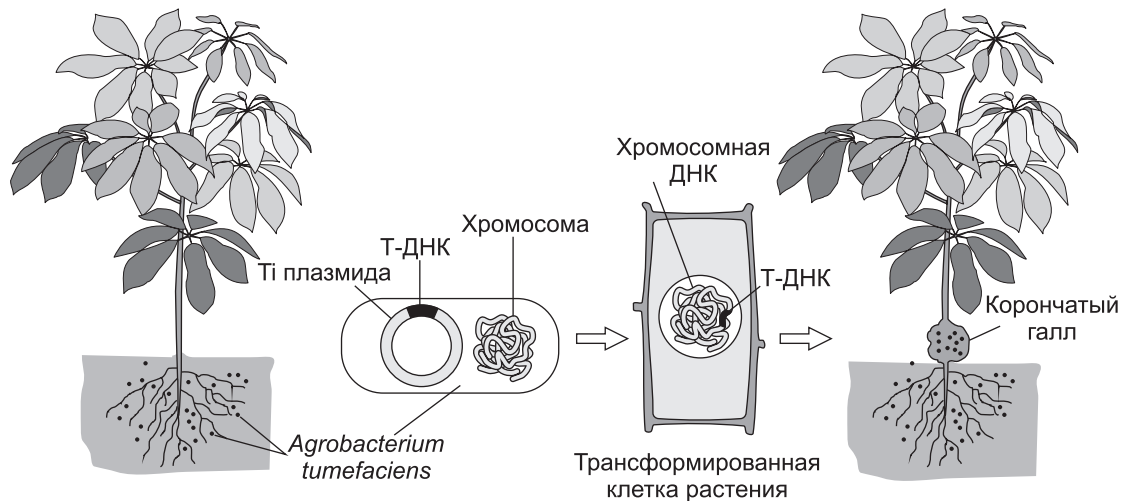


Рис. 8. Схема генетической колонизации.

самцов, гибелью самцов-потомков, гибридной стерильностью в скрещивании с неинфицированными насекомыми. Подобные явления принято относить к инфекционной наследственности, хотя, может быть, правильнее было бы говорить о модификационной изменчивости. Присутствие *Wolbachia* у дрозофилы может иметь как негативный, так и позитивный эффект на плодовитость и выживаемость. Аналогичный эффект обнаружен у комаров *Aedes*.

Присутствие *Wolbachia* необходимо для нормального оогенеза у паразитической осы *Asobara tabida*. «Вылеченные» осы, т. е. обработанные антибиотиками, не способны продуцировать зрелые ооциты (Dedeine *et al.*, 2001). Аналогичный эффект – «супрессия» женской стерильности благодаря инфекции *Wolbachia* – обнаружен у дрозофилы (*D. melanogaster*), мутантной по гену *Slx* – *Sex-lethal* (структурный ген, кодирующий некий белок). При этом взаимодействие носит аллеле- и геноспецифичный характер (есть другие гены, мутации в которых у дрозофилы, как и в *Sxl*, приводят к такому же эффекту) (Starr, Cline, 2002). Это указывает на специфическое влияние бактерии на конкретный белок в его конкретной мутантной конформации. Это явление – пример фенотипической супрессии, проявляющейся как следствие экологических отношений. Несмотря на обилие публикаций по взаимоотношениям *Wolbachia* и членистоногих, простые модельные эколого-ге-

нетические модели для них еще не разработаны. Видимо, это дело близкого будущего.

Исследования по экологической генетике опираются также на идею коэволюции, длительное время отталкивавшейся от взаимоотношений паразит–хозяин на примере системы бактериофаг–бактерия. Эта модель оказалась удобной для анализа сопряженной эволюции паразита и хозяина, когда все новые и новые мутации устойчивости хозяина сопровождались все новыми и новыми мутациями, повышающими

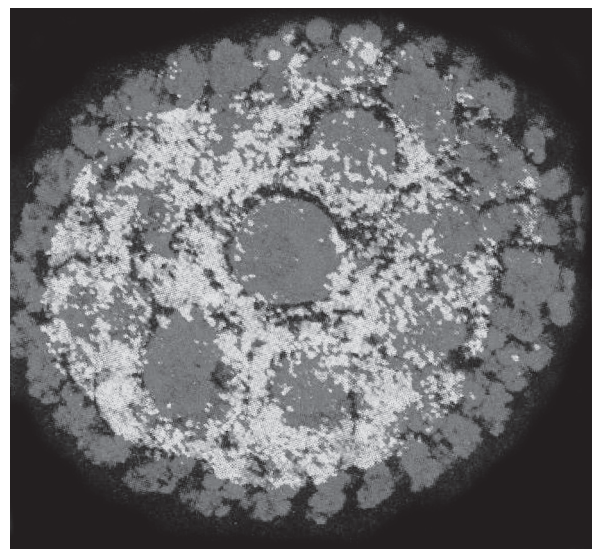


Рис. 9. *Wolbachia* в развивающемся яйце дрозофилы (Dunning, 2007. из: Callaway, 2007).

инфекционность паразита. Аналогичный подход используется для анализа сопряженной «эволюции» взаимодействующих макромолекул в одном организме или в одной клетке (Родин, 1991).

Дополнительные возможности в анализе экосистем открывает так называемая метагеномика – прямой анализ нуклеотидных последовательностей ДНК в сообществах симбиотических микроорганизмов, которые не всегда удается культивировать *in vitro*. Очевидно, что возможности геномики в анализе симбиогенетической эволюции далеко не исчерпаны. Можно предполагать, что в геномах экологически связанных организмов должны быть коэволюционирующие гены (нуклеотидные последовательности). В этой роли должны выступать гены, непосредственно контролирующие взаимодействие организмов в экосистемах. В настоящее время такие сведения отсутствуют.

В заключение необходимо вернуться к проблеме соотношения микро- и макроэволюции с точки зрения экологической генетики. Оригинальный взгляд на эту проблему высказал В.В. Суходолец, рассматривая *K*- и *r*-типы отбора и противопоставляя понятия «экологическая устойчивость» и «приспособленность популяции к конкретным условиям существования». С точки зрения автора, отбор на конкретную приспособленность вступает в противоречие с отбором на экологическую устойчивость. Таким образом, макроэволюционные преобразования, повышающие экологическую устойчивость организмов, становятся возможными только в результате скрещивания особей из разных узкоадаптированных популяций (продуктов микроэволюции) и последующего отбора в потомстве таких гибридов (Суходолец, 2003, 2007). Если совместить эту точку зрения с рассмотренными в данном сообщении представлениями об эволюции в экосистемах и необходимости сопряженного преобразования организмов разных видов, то кажутся маловероятными представления о том, что микроэволюционные процессы (во внутривидовых популяциях) адекватно описывают макроэволюционные преобразования.

### Литература

Бондаренко Л.В., Лучникова Е.М., Инге-Вечтомов С.Г. Влияние на плодовитость самок дрозо-

филы метаболизма стероидов в эколого-генетической системе дрожжи–дрозофила // Онтогенез. 1989. Т. 20. № 2. С. 141–148.

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. 640 с.

Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 423 с.

Галл Я.М. Развитие теории естественного отбора в трудах Е.И. Лукина // Эвол. биология: История и теория. СПб, 2005. Вып. III. С. 5–17.

Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория / Ред. Я.М. Галл. СПб, 1984. С. 5–105.

Даев Е.В. Феромональный контроль генетических процессов: исследования на домашней мыши (*Mus musculus* L.) // Генетика. 1994. № 30. № 8. С. 1105–1112.

Даев Е.В., Дукельская А.В. Индукция мейотических нарушений в сперматоцитах I как механизм угнетения репродуктивной функции феромонами самцов домашней мыши // Цитология. 2005. Т. 47. № 6. С. 505–509.

Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1980. 587 с.

Захаров И.А. Экологическая генетика и проблемы биосферы. Л.: Знание, 1984. 32 с.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Характеристика инфицированности цитоплазматическим эндосимбиотом *Wolbachia* популяции *Drosophila melanogaster* Умани // Докл. РАН. 2007а. Т. 413. № 4. С. 561–563.

Илинский Ю.Ю., Захаров И.К. Эндосимбионт *Wolbachia* в евразийских популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2007б. Т. 43. № 7. С. 905–915.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. М.: Высш. шк., 1989. 992 с.

Инге-Вечтомов С.Г. Экологическая генетика. Что это такое? // Сорос. образоват. журнал. 1998. № 2. С. 59–65.

Инге-Вечтомов С.Г., Барабанова Л.В., Даев Е.В., Лучникова Е.М. Влияние экологических отношений на генетические процессы // Вестник СПбУ. 1999. № 24. Вып. 4. С. 14–31.

Инге-Вечтомов С.Г., Лучникова Е.М. Почему лисички не червивеют, или Некоторые проблемы экологической генетики // Природа. 1992. № 1. С. 26–32.

Ингель Ф.И., Ревазова Ю.А. Модификация эмоциональным стрессом мутагенных эффектов ксенобиотиков у животных и человека // Исследования по генетике. СПб: Изд-во СПбГУ, 1999. Вып. 12. С. 86–103.

Кирпичников В.С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза



- о косвенном отборе) // Биол. журнал. 1935. Т. 4. № 5. С. 775–800.
- Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: ИЭФБ РАН, 2003. 175 с.
- Лукин Е.И. О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными (с точки зрения теории естественного отбора) // Эволюционная биология: История и теория. СПб, 2005. Вып. III. С. 19–33. (Оригинал: Учені Записки Харківського Університету. 1936. С. 200–208).
- Лутова Л.А., Бондаренко Л.В., Козырева О.Г., Инге-Вечтомов С.Г. Получение мутантов растений с измененным составом фитостероидов, обладающих устойчивостью к насекомым. 1. Создание лабораторной модели «Растение–насекомое» // Вестник Ленингр. ун-та. Изд. ЛГУ. 1990. Сер. 3. № 10. Вып. 2. С. 82–87.
- Лутова Л.А., Левашина Е.А., Бондаренко Л.В. и др. Мутанты высших растений по биосинтезу стероидов // Генетика. 1992. Т. 28. № 2. С. 129–136.
- Пирузян Э.С., Андрианов В.М. Плазмиды агробактерий и генетическая инженерия растений. М.: Наука, 1985. 279 с.
- Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. С. 472–495.
- Проворов Н.А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 10–34.
- Родин С.Н. Идея коэволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 270 с.
- Суходолец В.В. Генетическая теория вертикальной эволюции. М.: ГосНИИгенетика, 2003. 148 с.
- Суходолец В.В. Основные положения теории вертикальной эволюции // Генетика. 2007. Т. 43. № 7. С. 887–890.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса // Н.В. Тимофеев-Ресовский. Избр. труды. М.: Наука, 2009. С. 284–305.
- Тихонович И.А. Значение симбиогенетики в системе биологического образования // Экол. генетика. 2007. Вып. 1. С. 8–17.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Кооперация растений и микроорганизмов: новые подходы к конструированию экологически устойчивых агроэкосистем // Усп. соврем. биологии. 2007. Т. 127. № 4. С. 339–357.
- Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов. Записки Импер. Академии наук. Физико-матем. отдел. Сер VIII. Т. XX. № 3. Тр. Ботан. лаб. Импер. Акад. наук. № 9. 1907. С. 1–14.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // С.С. Четвериков. Проблемы общей биологии и генетики. Наука. Сиб. отд-ние, 1983. С. 170–226. (Оригинал: Журн. эксперим. биологии. 1926. Сер. А. Т. 2. Вып. 1 и 4).
- Callaway E. Genomes within genomes // Nature. 2007. V. 449. P. 6.
- Dedeine F., Vavre F., Fleury F. *et al.* Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. № 11. P. 6247–6252.
- Ford E.B. Ecological genetics. Methuen. London, 1964. 335 p.
- Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934. 163 p.
- Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven. Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
- Ilinsky Yu. Yu., Zakharov I.K. *Wolbachia* in populations of *Drosophila melanogaster* // *Drosophila Inform. Serv.* 2006. № 89. P. 91–92.
- Johannsen W. Elemente der Exakten Erblchkeitslehre mit Grundzugen der Biologischen Variationstatistik. Jena Verlag von Gustav Fischer, 1913. 724 s.
- Mereschkovsky C. Uber Natur und Ursprung der Chromosomophoren im Pflanzreiche // Biol. Zentralblatt. 1905. Bd. 85. № 18. S. 593–604.
- Mower J.P., Stefanovic S., Young G.J., Palmer J.D. Gene transfer from parasitic to host plants // Nature. 2004. V. 432. P. 165–166.
- Philipstchenko Ju. Variabilitat und Variation. Berlin, 1927. 101 s.
- Starr D.J., Cline T.W. A host-parasite interaction rescues *Drosophila* oogenesis defects // Nature. 2002. V. 418. P. 76–79.
- Zhang R.-G., Pappas T., Brace J.L. *et al.* Structure of bacterial quorum sensing transcription factor complexed with pheromone and DNA // Nature. 2002. V. 417. P. 971–974.

## **ECOLOGICAL GENETICS AND THE THEORY OF EVOLUTION**

**S.G. Inge-Vechtomov**

Saint-Petersburg State University. Department of Genetics and Breeding;  
Saint-Petersburg Branch, Vavilov Institute of General Genetics RAS, Saint-Petersburg, Russia,  
e-mail: inge@mail333.com

### **Summary**

Prerequisites for the origin and the very contents of ecological genetics are reviewed as result of a synthesis between methodology of genetics and ecology. There is a demonstration of a possibility to analyse ecosystems state and evolution basing upon visualization of elementary traits responsible for inter-specific interactions. The methods of genetic blockage and of visualization of simple food chains, in which producent-consument relations may be regulated genetically, are of spatial interest. The examples of biological sources of inherent and modification variability as consequences of ecological relations are described. The significance of co-evolution approach and of meta-genomics methods for the further development of ecological genetics is shown. The very existence of ecologic-genetic relations in nature is considered as an argument against reduction of macroevolution to microevolution processes.