



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
Институт зоологии им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА  
Украинское териологическое общество

Препринт №2. I

А. Г. Васильев

**ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ФЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

К И Е В  
Институт зоологии АН Украины  
1992

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА  
Украинское териологическое общество

Препринт 92.1

А. Г. Васильев

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

К И Е В

Институт зоологии АН Украины  
1992

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ / Васильев А. Г. - Киев, 1992. - 46 с. - (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).

Наведені в роботі матеріали доводять, що епігенетичне пояснення виявленої методами багатомірчої статистики різниці між окремими таксономічними групами, має під собою ґрунтовні підвалини. Розвуміння епігенетичних основ морфологічної і морфогенетичної дивергенції форм, в точці вору автора, створює нові перспективи для подальшого розвитку еволюційної та популяційної морфології, фенетики та таксономії, а також вказує реальний шлях удосконалення методів оцінки біологічної різноманітності на різних рівнях біологічної організації.

Табл. 3. Іл. 15. Виблиогр.: 53 навв.

Рецензент канд. біол. наук С. В. Межжерин

Утверждено к печати ученым советом  
Института зоологии АН Украины



Институт зоологии АН Украины, 1992

## ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ФЕДЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Проблема охранения и изучения биологического разнообразия органического мира имеет много уровней и различных аспектов своего решения. Традиционно под биологическим разнообразием подразумевается все многообразие видового состава биологических сообществ, т. е., говоря аллегорическим языком, исследование биологического разнообразия - это взгляд эколога на живую природу через таксономические очки. Сложность состоит в том, чтобы сначала "правильно подобрать эти очки", т. е. решить важнейшие таксономические задачи и отладить "технологию" таксономических исследований на уровне самых низших таксонов. В этой связи становятся особенно важными исследования биологического разнообразия на внутривидовом и популяционном уровне.

Теоретически глубина рассмотрения биологического разнообразия может быть самой разной: от разнообразия отдельных особей, т. е. индивидуальной изменчивости, до разнообразия целых биомов на уровне биосфера в целом. Классификация и описание сравниваемых групп биологических объектов на разных иерархических уровнях организации живого представляет собой структурный аспект решения проблемы, а выявление механизмов его становления и поддержания - функциональный аспект. Очевидно, что на практике структурный и функциональный аспекты биологического разнообразия тесно связаны, взаимодополняют и представляют собой структурно-функциональный взгляд на биологическое разнообразие на всех уровнях организации.

Феноменологически определение видового и внутривидового разнообразия часто затруднено и во многом совпадает с трудностями систематики. С другой стороны, функционирование сообществ, их историческое становление и формирование невозможно изучить без усилий экологов, генетиков и эволюционистов. Таким образом, решение проблемы сохранения биологического разнообразия органического мира, имеющей несомненное практическое значение для человечества, невозможно без совместных активных усилий не только экологов и систематиков, но и специалистов самых разных областей биологии. В этой связи цель

настоящего сообщения состоит в том, чтобы обсудить роль нового направления популяционной биологии - фенетики [35] в изучении проблемы биологического разнообразия на популяционном уровне.

### Основные черты современной фенетики

Достаточно очевидно, что сейчас основным методом таксономического анализа по-прежнему остается морфологический, т.е. изучение фенотипического разнообразия и поиск фенотипических маркеров, наиболее устойчиво характеризующих данный таксон или популяцию. В практике подобных исследований большинства современных западных систематиков и популяционистов фигурируют термины "фенетический анализ" и "фенетика" (*phenetics*), под которыми обычно подразумевается морфометрическая характеристика того или иного таксона, часто основанная на методах многомерной статистики. Этот подход во многом связан с появлением так называемой нумерической таксономии [50], которая резко критиковалась в начале 70-х годов многими исследователями за формально-статистический взгляд на систематику. Однако в 80-е годы с развитием компьютерной технологии исследований эти подходы в систематике утвердились и даже некоторыми считаются ведущими. Это во многом, по-видимому, подготовило почву для популяризации и распространения методов и взглядов современной кладистики [48], совершенствования и бурного развития новых статистических методов в этой области.

Следует подчеркнуть, что в нашей стране термин фенетика изначально понимался совершенно иначе. Начиная с пионерной работы Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова и Н. В. Глотова [28] под фенетикой понималось особое научное направление, лежащее строго в русле популяционной генетики и связанное с распространением генетических подходов и принципов на виды, непосредственное генетическое изучение которых затруднено или невозможно. Отличительной чертой фенетики изначально было стремление использовать в качестве маркеров генотипического состава популяций элементарные дискретные вариации признаков - фены. Примечательно, что с самого начала возникновения угадывались главные прикладные черты фенетики, связанные с изучением биологического разнообразия, т.к. считалось, что "це-

лью фенетических исследований является точная инвентаризация изменчивости признаков и свойств в популяциях и внутривидовых таксонах для применения полученных данных в разработках макроэволюционных проблем, вопросов теоретической систематики и проведения биотехнических мероприятий" [88, стр. 148].

В последние годы становится ясно, что и западные и отечественные направления фенетики феноменологически очень близки: в обоих случаях это популяционный (групповой) уровень исследований, широкое использование различных проявлений индивидуальной изменчивости и применение современных методов статистики, включая многомерные подходы. Как соотносятся между собой оба эти направления, есть ли у них общий теоретический базис, позволяющий объединить популяционно-генетическое и популяционно-морфологическое толкования фенетики, и существует ли возможность в равной мере использовать в фенетике и так называемые дискретные качественные и непрерывные количественные вариации признаков? В дальнейшем я попытаюсь показать, что объединяющей основой обоих направлений фенетики является эпигенетическая теория [61, 38, 53], объясняющая порождение фенетического разнообразия в широком смысле и позволяющая использовать фенетическое разнообразие как инструмент выявления биологического разнообразия на разных уровнях организации.

Есть смысл сразу определить некоторую терминологическую разницу использования понятий "фенотипический" и "фенетический" по отношению к явлению биологического разнообразия. Если попытаться несколько перефразировать классическое определение В. Иогансена, то фенотип можно рассматривать как некий динамический результат развития (эпигенеза), продукт взаимодействия генотипа с условиями развития особи. В таком понимании он относится к характеристике всех структур и функций отдельных особей, является элементом описания индивидуальной изменчивости или фенотипического разнообразия. Однако вполне очевидно, что так же, как нет двух одинаковых генотипов (в этом смысле, как метко заметил М. А. Шишкин [32], все генотипы, по сути, являются мутациями по отношению друг к другу), так же, в идеале, нет и двух полностью одинаковых фенотипов, включая и одногенетических и партеногенетических и клonalных "близнецовых". Поэтому, одновременно уменьшая полноту описания фенотипа до использования отдельных признаков и их вариаций, что обычно и бывает на практике, и поднимаясь на уровень

группового и межгруппового анализа индивидуальной изменчивости, мы переходим к генетическому описанию популяций, выявлению их генетического разнообразия/свообразия. Таким образом, термины "фенотипический" и "генетический", являясь в нашем понимании почти синонимами, отражают два разных аспекта, две разных плоскости рассмотрения проблемы. Фенотип - это целостное проявление всех свойств особи, полное описание которых почти недостижимая, идеальная задача, но, используя методологию генетики, по отдельным признакам и их вариациям можно воссоздать многомерное подобие фенотипа, выявить объективно существующие классы/типы сходных особей в популяции (собственно фенотипы), сравнить фенотипы между собой и приблизиться к описанию фенотипического разнообразия, что также возможно только на групповом уровне. Генетика оперирует признаками и их вариациями на популяционном (групповом) уровне и фактически описывает генетическое разнообразие как по качественным, так и по количественным признакам. Следовательно, изучение генетического разнообразия есть реальный путь к описанию фенотипического разнообразия. Это, образно говоря, редукционизм на службе у популяционизма.

Почти за два десятилетия существования генетики в нашей стране всю накоплен огромный эмпирический материал [36], однако до сих пор не прекращаются споры о теоретических основах генетики, о том что такое фен и камова его природа. С этим, по-видимому, связан некоторый, иногда значительный скепсис по отношению к генетике у специалистов смежных отраслей науки. Одни сводят генетику к популяционной морфологии, что на практике выглядит как упрощенное приложение западного понимания термина генетика к исследованию популяций. Другие считают генетику неким суррогатом генетики, особым, но не очень полноценным разделом генетики, т. к. строго генетические исследования предполагают обязательное проведение специально организованных скрещиваний. Многие критикуют генетиков за недостаточно строгую интерпретацию полученных результатов. Есть, конечно, справедливая критика, но в главном она мне кажется неверной. Так же как онтогенез нельзя описать только морфологическими или только генетическими методами, так как его глубинное содержание включает в себя, пожалуй, все многообразие явлений, присущих жизни, так и генетику, в основе которой лежат явления развития, нельзя свести только к популяционной морфо-

логии или разделу генетики. Фенетика имеет "свое лицо", свое направление.

В последние годы все яснее становится, что фенетика основана на популяционном анализе процессов развития (эпигенеза) и является своеобразным "популяционным окном" в онтогенезе и морфогенезе [15, 21, 36]. Я полагаю, что фенетика - это популяционная дисциплина, которая именно на популяционном уровне позволяет изучать развитие (альтернативные пути развития) и дает возможность сравнительного эпигенетического анализа не только популяций и внутривидовых таксонов, но и более высоких таксономических категорий в пространстве и в историческом времени. Идея необходимости такого популяционного видения онтогенеза отчетливо угадывается в первых работах по феногенетике Н. В. Тимофеева-Ресовского и В. Л. Астаурова. Однако, пожалуй, впервые четко эта мысль была сформулирована А. В. Яблоковым [34] и успешно развивалась в работах его учеников [15, 17]. Глубокое обоснование этой идеи приводит в недавно опубликованной монографии М. М. Магомедмирзаева [21].

В последнее десятилетие возрос интерес к различным, в том числе эволюционным, аспектам эпигенетики [3, 31-33, 37]. Особенно важны в этом отношении теоретические работы М. А. Шишкина и П. Олберча, которые фактически объединяют и развивают взгляды И. И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона. Я полагаю, что именно эпигенетике принадлежит ведущая роль в развитии фенетики. Интересно в этой связи заметить, что задолго до формирования нынешних эпигенетических представлений С. С. Шварц предвидел важность такого синтеза. По его словам: "Теория Шмальгаузена-Уоддингтона поднимает дарвинизм на новую, более высокую ступень развития, т. к. в большей степени связывает закономерности онто- и филогенеза в единую теоретическую систему" [30, стр. 13].

По словам ведущего специалиста в области генетики развития млекопитающих В. В. Конюкова, "генотип многоклеточного организма рассматривается сейчас не как мозаика признаков, контролируемых отдельными генами, а как общий продукт взаимодействия многих тысяч генов в онтогенезе. Следовательно, генотип развивающегося организма представляет собой эпигенетическую систему, или, как назвал его Уоддингтон, эпигенотип" [18, стр. 264]. В этом плане также интересно привести мнение Н. В. Тимофеева-Ресовского и В. И. Иванова, писавших, что "сложность

взаимоотношений между кодом наследственной информации с одной стороны, и фенотипом - с другой, давно уже ясна генетикам. И лишь критики генетики, не имеющие к ней отношения, приписывают генетикам примитивные линейные схемы ген-признак... Генотип работает в онтогенезе не как сумма генов, определяющих соответствующую сумму признаков, а как целостная система, в которой каждый ген ответствен за многие признаки, а каждый признак определяется многими генами" [27, стр. 116]. Уже из этих высказываний становится ясно, что те альтернативные проявления изменчивости, которые на практике сравнительно легко обнаруживаются и называются фенами, в генетическом отношении должны быть далеко не элементарными. Хорошо известно, что не сами гены взаимодействуют друг с другом, а их продукты [18]. Эти "надгенетические" взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются эпигенетическими. Эпигенетические взаимодействия и обеспечивают весь сложнейший процесс само- сборки организма, т. е. развитие с новообразованием или эпигенез. К этому следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, свойства "признаков", а не генов, т. к. гены на молекулярном уровне функционируют кодоминантно [19, 24]. Трудно в свете этого сомневаться в том, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза. Таким образом, нам представляется, что именно эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должна строиться современная генетика.

### Эпигенетическая изменчивость и эпигенетический ландшафт популяций

Функционирование эпигенотипа, согласно взглядам Уоддингтона, забуферено таким образом, что процесс развития оказывается "канализированным", жестко направляемым, несмотря на наличие разного рода помех как со стороны внешней, так и со стороны внутренней, генотипической среды [53]. Однако эта устойчивость не безгранична. Наряду с главной, основной траекторией развития - креодом, которая ведет к формированию нормального для популяции или линии фенотипа ("дикого типа", стандартного проявления "мутации" и т. д.), имеется набор "субкрай-

одов", направленных в ходе развития на реализацию определенных, отличных от нормы устойчивых фенотипических состояний или аберрантных фенотипов. Можно представить канализацию развития в виде аналогии. Представим, что развитие в норме канализовано, жестко направлено и напоминает движение шара вдоль ледяного желоба, напоминающего ветвящуюся трассу для санного спорта. В местах ветвлений субжелобов глубина креода (главного желоба) меньше, и случайные воздействия могут привести к перебросу шара на другую устойчивую траекторию развития, в другой желоб, который приведет к другому фенотипическому результату. Например, как в известном случае гомеозисной мутации, у дрогофилы вместо антенн на голове возникает конечность. Такие переключения развития широко распространены в природе. Так, В. Л. Вершинин обнаружил, что в черте города частота различных аберраций строения сеголеток бесхвостых и хвостатых амфибий на порядок выше, чем в окружающих природных ландшафтах [13]. Им были встречены крупные аберрации-уродства: удвоение вадней конечности или ее редукция, возникающие на ранних этапах морфогенеза, а также регулярные симметричные и, чаще, асимметричные проявления поли-, актро-, клинодактилии и др. Нами совместно с И. А. Васильевой на большом материале по различным формам азиатских горных подевок рода *Alticola* была обнаружена уникальная особь, у которой имелись четко сформированные четвертые верхние коренные зубы (рис. 1), хотя в норме у всех представителей целого надсемейства *Muroidea* проявляются три коренных зуба. Встречались особи, с выпадением фрагмента зуба (талонуса) и с полным отсутствием третьего коренного зуба.

В рамках описанной выше аналогии, воздействие внешней среды, например, ревкий боковой порыв ветра, ведущий к изменению траектории развития, или воздействие внутренней среды, "мутация" в виде ледяного бугорка, обеспечивающего поворот движущегося шара в определенный субжелоб, могут привести к развитию одного и того же фенотипа, отличного от нормы. По своей сути это прообраз хорошо известных гено- и фенокопий [16]. Для наглядности Уоддингтон ввел удачную аналогию эпигенетического ландшафта. Это понятие было создано для описания морфогенеза особи, где каждая "долина" ведет к формированию того или иного органа или части организма. Я считаю вполне уместным говорить об "эпигенетическом ландшафте популяции"

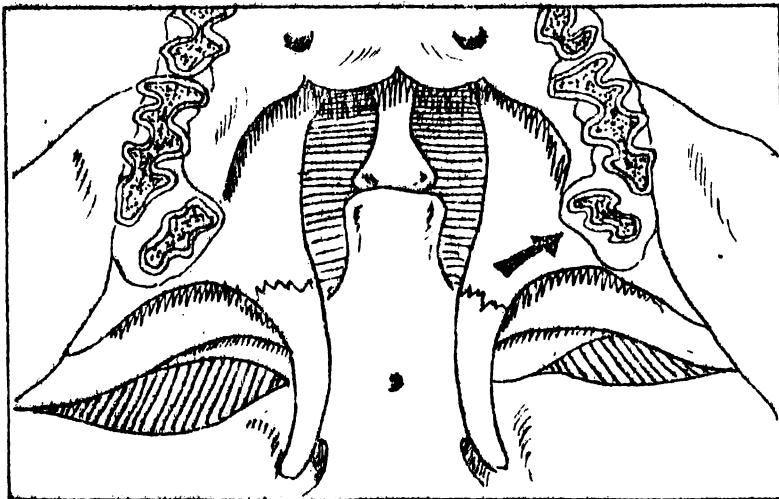


Рис. 1. Аберрантное строение зубной системы у молодой самки лемминговидной полевки из окр. Тикси (колл. Д. Е. Рыбников). Стрелкой указан дополнительный 4-й коренной зуб

опинаясь при этом на многочисленные эмпирические факты устойчивости, определенности и предсказуемости фенооблика каждой популяции вида как по количественным параметрам, так и по частотам альтернативных вариаций признаков. Сущность этого понятия легко осознать из следующих рассуждений.

Понимая "онтогенез" не только как индивидуальное развитие особи, единичное событие, но и как общую видовую программу развития, легко прийти к третьему его толкованию. Можно рассматривать "популяционный онтогенез", определяя его как общее для всех особей популяции предломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования. Очевидно, что "популяционный онтогенез", являя собой общие черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет уникален и единственен. В представлении о "популяционном онтогенезе" (онтодемогенезе) явно проступают черты философской категории "особенного", являющейся буфером между категориями "общего" и "единичного". Явление онтогенеза имеет временную ось, т. е. как минимум четырехмерное отображение любого объекта, поэтому трехмерная

модель, аналогия с ландшафтом, есть вынужденное упрощение, необходимое для удобства описания. Еще Уоддингтон [53] подчеркивал крайнюю условность представления развития в виде ландшафта и говорил о том, что развитие особи, ее морфогенез, можно представить как траекторию точки в фазовом (многомерном) пространстве. Удобно, конечно, назвать такую траекторию "онтогенетической траекторией". Если воспользоваться моделью-аналогией стеклянной горы, подсказанной В. М. Ефимовым, развитие можно представить вслед за Уоддингтоном в виде движения шарика по рельефному ландшафту, но ландшафт этот, стеклянная гора, будет сначала совершенно не виден из-за своей прозрачности. Прослеживая движение шарика, катящегося с вершины горы, что символизирует процесс развития, и мысленно прорисовывая его траекторию, мы постепенно, раз за разом, нарисуем контуры этой невидимой горы, причем основная характерная траектория движения (креод) будет видна наиболее отчетливо. Каждая особь имеет свои детали онтогенетической траектории, но если "вставить" ее прожить каждый раз сначала множество живней, то этот ландшафт, "прорисованный" от нее, будет в значительной степени напоминать ландшафт, "полученный" из онтогенетических траекторий всех особей ее популяции. Каждая особь на всех этапах онтогенеза будет иметь главные черты, присущие всем особям данной популяции. Это не означает, что все особи имеют совершенно одинаковый набор возможных путей развития (равную норму реакции). Напротив, каждая особь, по определению, генетически уникальна и условия ее развития повторимы лишь в идеале, а, следовательно, фенотип особи тоже уникален. Это означает лишь, что каждая особь популяции на всех этапах онтогенеза при хорошей технике анализа может быть определена как относящаяся именно к этой популяции. Другими словами, на каждой особи популяции лежит "печать" ее принадлежности к этой популяции, так как ее развитие обусловлено в значительной степени эпигенетическим ландшафтом этой популяции.

Как уже говорилось, идеи К. Уоддингтона недавно получили развитие благодаря работам М. А. Шишкина [31-33 и др.] и П. Олберча [37, 38]. Рассмотрим в связи со сказанным выше один из важнейших выводов М. А. Шишкина о том, "что все виды одного вида имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления" [33, стр. 69]. В свете сказанного выше о "популяционном онто-

"генове" можно заключить, что каждая видота (особь) популяции в ходе развития может реализовать любой из имеющихся в конкретной популяции путей развития, однако с определенной, заданной для этой популяции вероятностью их осуществления. В этом смысле каждая особь содержит информацию о едином для популяции эпигенетическом ландшафте. Это не противоречит, как уже говорилось, тому, что генотип каждой особи уникален, так как, по определению, эпигенетическая система устойчиво преодолевает различного рода помехи не только внешней, но и внутренней среды в ходе развертывания онтогенетического креода. Фенотип отдельной особи поэтому можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции эпигенетической модели. Анализ множества особей популяции, принадлежащих одной и той же генерации, позволяет статистически рассмотреть основной контур эпигенетического ландшафта популяции. Ниже я приведу некоторые факты, позволяющие считать реальностью единую эпигенетическую систему популяции. Порождаемую этой системой закономерную изменчивость в протекании развития следует называть эпигенетической изменчивостью. О существовании особого рода изменчивости, которая не зависит ни от генотипа, ни от условий внешней среды, а задается исключительно внутренней механикой развития, предполагал еще в 20-х годах Б. Л. Астауров [1]. Таким образом, эпигенетическая изменчивость представляет собой вероятностное осуществление имеющегося в пределах групповой нормы реакции популяции набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий. Все траектории развития, уклоняющиеся от главного пути, будем, вслед за М. А. Шишким, называть aberrантными эпигенетическими траекториями, отдавая себе отчет в том, что большинство таких траекторий являются нормальными атрибутами реализации эпигенетического ландшафта популяции, но имеющими лишь низкую вероятность своего осуществления. Разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут эпигенетически различными. Смежные, соседние популяции поэтому будут обладать сходным, но всегда нетождественным эпигенетическим ландшафтом.

## Пороговые неметрические признаки, фены и их композиции

Существенно важным мы считаем и другой вывод М. А. Шишкина, во многом совпадающий с мыслями П. Одберча [37], - "что развитие представляет собой систему с ограниченным выбором возможных результатов, и что все они независимо от их начальных причин имеют одну и ту же основу - количественные пороговые нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение концентраций реагирующих веществ и т. д.)" [33, стр. 70]. В этой связи уместно напомнить, что английские генетики (см. [44]) в 50-60-х гг. экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (*threshold characters*) и явлении эпигенетического полиморфизма [42]. Обсуждению этого вопроса посвящена большая литература, поэтому напомню лишь основные выводы этих исследований.

Существует множество альтернативно варьирующих признаков, которые на самом деле имеют количественную основу варьирования. В ходе развития на их варьирование накладываются эпигенетические пороговые ограничения. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может вести себя как качественный, т. е. проявиться или не проявиться в фенотипе. Проявившись же в фенотипе, он варьирует, как обычный количественный признак. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень не достигается, то признак вообще не проявится в фенотипе, хотя генетически его появление достаточно жестко детерминировано. Наиболее известен классический пример отсутствия у части мышей линии СВА третьего верхнего коренного зуба, который приводится в работе Грюнеберга [44]. Грюнеберг экспериментально показал, что если критическая масса эмбрионального вачатка зуба не достигается, он может не проявиться в фенотипе. Каждому териологу хорошо понятно, что третий коренной зуб является жестко зарегулированной нормой, характерной для представителей всего надсемейства *Mimoidea*, и ни у кого не может возникнуть сомнение в том, что появление его генетически строго обусловлено. Тем не менее, как уже говорилось, на значительном материале по полевкам *Alticola* нами была обнаружена особь, у которой также отсутствовал третий коренной зуб (выборка с хр. Цаган-Шибэту, Тыва, коллектор Н. И. Путинцев). Хорошо известно появление у человека

ка с возрастом так называемого "вуба мудрости", который тоже является типичным примером такого порогового признака. Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, преодолевая которые он качественно изменяется. Подавляющее большинство таких морфологически хорошо различимых и дискретных устойчивых состояний пороговых признаков на практике рассматриваются как фены. Действительно, есть все основания понимать фен как устойчивое состояние порогового признака. Примечательно, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений, пришел М. В. Мина [23].

Необходимо различать фены и их композиции. Довольно часто на практике путают истинные фены - устойчивые состояния признака - и композиции, как сочетания фенов разных признаков. Композиции фенов представляют собой дискретности второго порядка. Так, например, морфотип рисунка жевательной поверхности коренного вуба полевок определяется многими характеристиками, важнейшими из которых считаются складчатость, число и расположение замкнутых пространств [4]. Каждый такой признак (характеристика) может иметь несколько дискретных вариаций - фенов, а их сочетание формирует морфотип рисунка жевательной поверхности вуба. Этот морфотип уже будет представлять собой дискретность второго порядка. Проблемы формирования и выявления морфотипов весьма сложны и их решение не входит в нашу задачу. Важно лишь подчеркнуть, что многие сложные структуры, которые выглядят как качественные варианты (морфы), на самом деле могут не иметь внутренней целостности, а являются "мозаикой" фенов составляющих их признаков. Некоторые композиции, однако, могут обладать устойчивыми сочетаниями фенов разных признаков и проявляться в их устойчивой определенной аранжировке. Такие композиции вполне можно рассматривать в качестве аналога фена. Возможно, что именно таким устойчивым композициям фенов соответствует термин "морфа".

Местоположение апигенетических порогов на единой количественной шкале варьирования признака достаточно жестко сохраняется в единой по происхождению группировке, но различается в разных группах (линиях, популяциях). Именно на этом основан метод оценки "генетических дистанций" по комплексу неметрических пороговых признаков, как мы его называем [8], чироко примененный Берри [40] и его последователями. Берри

совместно со Смитом предложили статистический метод расчета средней меры дивергенции (MMD - Mean Measure of Divergence) по преобразованным частотам проявления неметрических аномалий признаков скелета. Формула, предложенная этими авторами хорошо известна:

$$MMD = 1/r \sum_{i=1}^r [(o_{i1} + o_{i2})^2 - (1/n_{i1} + 1/n_{i2})], \text{ где}$$

$o_i = \arcsin (1 - 2p)$  - преобразованная частота встречаемости фена данного  $i$ -го признака, выраженная в радианах;  $n_{i1}$  и  $n_{i2}$  - соответствующие объемы наблюдений  $i$ -го признака в сравниваемых выборках;  $r$  - число признаков. Севальд [49] получил формулу усредненного среднеквадратического отклонения для MMD:

$$MSD = 1/r \sqrt{\sum_{i=1}^r 2(1/n_{i1} + 1/n_{i2})^2}$$

В случае, если фен данного признака не обнаружен в выборке, рекомендуется заменять поправкой, предложенной Бартлеттом:  $1/4n$ . Существует также модификация расчета MMD, предложенная Хартманом [46], которая тоже содержит специальную поправку, учитывающую случаи полного отсутствия фена.

#### Флуктуирующая асимметрия и эпигенетическая система популяции

Анализ эпигенетической извиенчивости начинается с группового изучения регулярных билатеральных нарушений симметрии или, как в последнее время все чаще говорят, флуктуирующей асимметрии. Это своеобразное окно на популяционном уровне, через которое можно "заглянуть" в процесс развития. В монографии Е. И. Соболевского [26] "Популяционная морфология ластоногих" приведены различные билатеральные композиции, сочетания фенов дольчатости легких ряда видов тюленей. Эта внут-

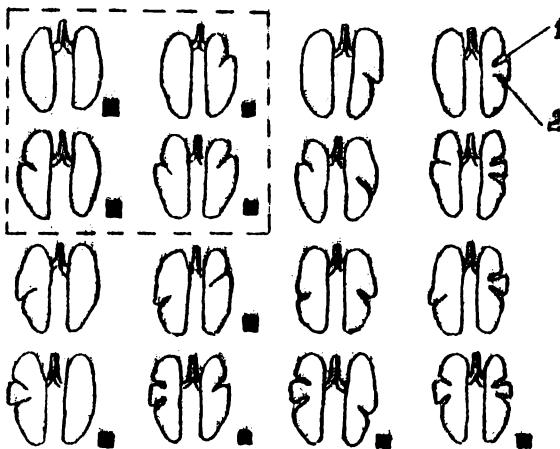


Рис. 2. Множество билатеральных композиций фенов дольчатости легких тюленя-ларги (по мат. Е. И. Соболевского [26, см. рис. 34]). Черными квадратиками указаны варианты, реально встреченные в природе. 1-2 - фены дольчатости легких риндинвидуальная изменчивость композиций фенов-антимеров была проанализирована нами на примере приведенного автором материала по тюленю-ларге (рис. 2). На рисунке показаны, по-видимому, все из теоретически возможных билатеральных композиций фенов дольчатости легких ларги. Черными квадратиками помечены варианты строения легких, обнаруженные Е. И. Соболевским в природных популяциях. Возможно, что иные варианты строения легких либо имеют никакую частоту, либо по каким-нибудь причинам не могут проявиться в фенотипе. Видно, что среди четырех, выделенных пунктиром, билатеральных композиций наблюдаются: а) полное отсутствие фена 1 на обеих сторонах; б) асимметричное левостороннее проявление; в) асимметричное правостороннее проявление; г) симметричное двустороннее проявление. Неодинаковая реализация признака на разных сторонах особи обусловлена сбоями (ошибками) развития, т. е. эпигенетическими причинами, т. к. генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон. Практически все фены билатеральных структур черепа млекопитающих, которые мне известны у нескольких десятков разных видов: грызунов, ластоногих, хищных, копытных и др. - подвержены такой флюктуирующей асимметрии, и, следовательно, имеют эпигенетическую природу варьирования.

Термин "флюктуирующая асимметрия", предложенный Суле

[61], широко используется в современной литературе. Наиболее глубокую попытку современного анализа этого явления как на качественных, так и, в основном, на количественных признаках провел В. М. Захаров [15], что позволяет нам лишь кратко коснуться представлений о флукутирующей асимметрии, причем только по интересующим нас аспектам.

Это явление хорошо известно еще из ранних работ В. Л. Астаурова по феногенетике дровофилы [1]. Напомним, что уже в 20-е годы В. Л. Астауров, изучая неполное проявление мутации "tetraptera" в гомозиготных по этой мутации линиях дровофилы, пришел к выводу о независимой вариации этого признака на обеих сторонах особи. Он пишет, что " осуществление признака на равных сторонах идет независимо, и симметрично проявившие признак особи представляют из себя результат совпадения двух равных друг другу вероятностей: вероятности правостороннего и вероятности левостороннего проявления признака" [1, стр. 52]. В качестве меры проявляемости признака им была предложена вероятность одностороннего проявления. Сочетанность проявления признака на равных сторонах может служить, по мнению В. М. Захарова [15], мерой стабильности протекания развитий данной группы особей.

Нами, совместно с И. А. Васильевой, Н. М. Любашевским и В. И. Стариченко, были проведены экспериментальные исследования устойчивости проявления фенов неметрических признаков скелета линейных мышей, матери которых были подвергнуты в ходе беременности и лактации различным сильным стрессирующими воздействиям внешней среды [8]. Опираясь на представления В. Л. Астаурова, мы рассчитали теоретическое соотношение симметричных и асимметричных билатеральных композиций фенов по всем изученным неметрическим признакам в контрольных и экспериментальных группах мышей линии BALB/c. Средний разброс различий между эмпирическими и теоретическими частотами фенов оказался значительно выше в экспериментальных группах. В контрольной группе во большинстве признаков различия между теоретическими и эмпирическими частотами фенов были статистически недостоверны, т. е. наблюдался закон независимой реализации фенов-антимеров билатеральных признаков, обнаруженный В. Л. Астауровым. Это указывает на справедливость представлений о том, что флукутирующая асимметрия может служить мерой стабильности процесса развития. В том случае, когда закон Ас-

таурова соблюдается, очень вероятно, что развитие в данной естественной группе протекает в отсутствии стрессирующих факторов. Если проявляется положительная связь сторон, это может указывать на селективный процесс, направленный на стабилизацию проявления фенов. При этом отбираются симметричные билатеральные композиции и отсеиваются любые асимметричные. Если связь сторон отрицательна, но среднее проявление фена одинаково на обеих сторонах. Это может говорить о функционально направленной асимметрии. В этом случае фен реализуется, как правило, лишь на одной стороне, но с равной вероятностью это происходит и слева и справа, т. к. симметричное проявление фена является "запретом" в смысле С. В. Нейена [22]. Такой вариант "поведения" фена был обнаружен нами у большеухой полевки, где фен "большое лобное отверстие" равновероятно проявляется на левой и правой сторонах черепа, но существует достоверная отрицательная корреляция его проявления на разных сторонах. Большое лобное отверстие практически не встречается одновременно на обеих сторонах, хотя и не является редким признаком.

Ситуация, когда киральное состояние фиксировано, т. е. фен всегда чаще встречается на одной из сторон, например, только на левой, лежит уже за пределами явлений, характеризуемых флуктуирующей асимметрией.

Интересен случай мнимого повышения доли асимметричных особей при гибридизации, который был обнаружен у гибридов от скрещивания двух дифференцированных подвидов большеухой полевки (забайкальского - *Alticola macrotis macrotis* и алтайского - *A. m. vinogradovi*). Исходные формы реако различны по встречаемости особой структуры, костной перегородки, отделяющей крыльное отверстие (*foramen alare rostrale*) в нижней задней части главницы [10]. Эта структура, названная нами "*roticulus infraorbitalis*" встречается в 95,4 % у забайкальского подвида и почти отсутствует у алтайского (0,7 %). У гибридов первого и второго поколений (F1: и F2:) фен проявляется с промежуточной частотой, приближаясь к 50 %. На рис. 3 пунктиром показана зависимость, описанная Б. Л. Астауровым, между встречаемостью фена (рассчитанной к общему числу обеих изученных сторон) и долей асимметричных по этому фену особей. Видно, что точки, характеризующие исходные формы и гибридов лежат почти строго на этой теоретической кривой, т. е. в соответствии с законом Астаурова фены независимо реализуются на

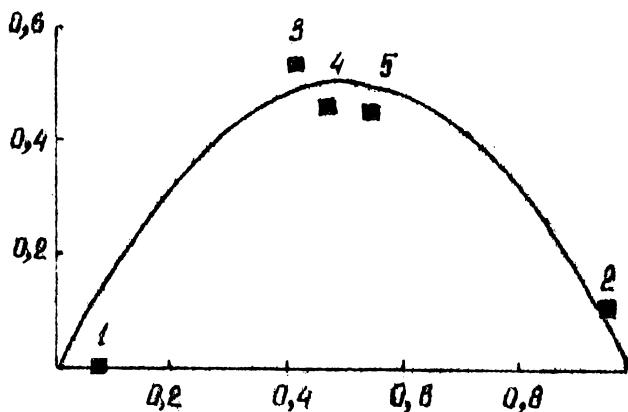


Рис. 3. Зависимость доли асимметричных билатеральных композиций фена "*ponticulus infraorbitalis*", от частоты его встречаемости при гибридизации двух подвидов большеухой полевки. По оси абсцисс указана частота встречаемости фена в расчете на общее число изученных сторон (в долях единицы), а по оси ординат - доля асимметричных билатеральных композиций фенов-антимеров (+/- и -/+). Выборки: 1 - *A. macrotis vinogradovi*; 2 - *A. m. macrotis*; 3 - гибриды F1 (самка "*macrotis*"); 4 - гибриды F1 (самка "*vinogradovi*"); 5 - гибриды F2 (суммарно)

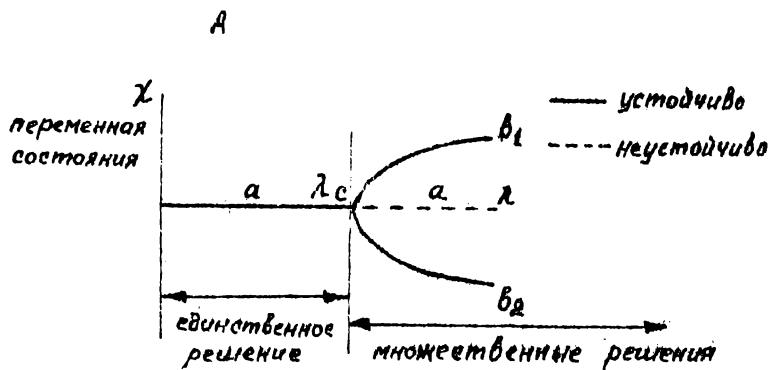
разных сторонах. Доля асимметричных особей у гибридов очень велика по сравнению с исходными формами и могла бы быть легко истолкована в пользу представлений о дестабилизации развития гибридных форм по сравнению с родительскими. Однако, при частотах проявления фенов, близких к 50 %, априори ясно, что теоретическая доля асимметричных особей должна быть максимальной. Из этого следует заключить, что высокая доля асимметриков в данном случае, напротив, говорит о стабильности развития гибридов, т. к. их координаты строго лежат на теоретической кривой. Этот случай весьма примечателен, т. к. заставляет осторожнее относиться к интерпретации явлений, связанных с флюктуирующей асимметрией.

На мой взгляд, проявление разных фенов на разных сторонах

особи, как и вообще проявления фенов в фенотипе, объясняется системными механизмами бифуркации, одного из важнейших понятий теории катастроф, неравновесной нелинейной термодинамики и синергетики. Роль бифуркаций в морфогенезе блестяще показана Л. В. Велусовым [3], поэтому достаточно рассмотреть лишь самые важные моменты в фазовом портрете системы, который называется бифуркационной диаграммой (рис. 4). Управляющим параметром "лямбда" может быть любая количественная основа зарождения структуры: количество пигmenta, масса нервной или костной ткани и др. Для нас важно, что при увеличении управляющего параметра лямбда, до того как будет достигнут критический пороговый уровень ( $\lambda$ -с), будет только одно устойчивое состояние признака - одно решение, а в критической точке ( $\lambda$ -с) возникает неопределенность и становится возможным множественное решение - появление двух устойчивых состояний: либо  $b_1$ , либо  $b_2$ . Ниже на рисунке показана иллюстрация, взятая из книги Г. Николиса и И. Пригожина [25], которая весьма напоминает модель-аналогию жалоба с разводками, рассмотренную выше. Видно, что в критический момент развитие может пойти по любому устойчивому пути и, скажем, на левой стороне, реализуется либо фен  $b_1$ , либо фен  $b_2$ .

Сопоставляя все теоретически возможное множество билатеральных композиций фенов с реально существующим эмпирическим множеством, можно выявить и область преобладающих состояний (композиций) у данной группы (таксона), и реальную "структуру креода", т. е. количественную и качественную характеристики связей и отношений между элементами порождаемого данной эпигенетической системой множества (генетического разнобрания). Проиллюстрируем это на конкретном примере изучения аберративной (апигенетической) изменчивости элементов костной структуры в области овального отверстия у прометеевой полевки (*Protemnothys schaposchnikovi*).

Изучая изменчивость неметрических признаков черепа на серии прометеевых полевок (82 экз.), отловленных В. Н. Большаковым в окрестностях Бахмара на Малом Кавказе, мы обнаружили значительное число крупных аберраций в строении круглого и овального отверстий (foramen rotundum и f. ovale). Так как, к сожалению, номенклатура таких аберраций (как и любых других фенов) в мировой зоологической практике не разработана, будем использовать в дальнейшем цифровую символику для обозначения



*B*

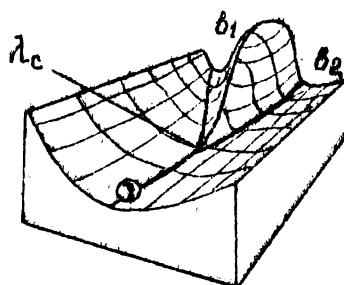


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма (по [25]). **А** Пример бифуркационной кривой, дающей несколько решений при увеличении управляющего параметра лямбда. **Б**. Объемное (трехмерное) изображение явления бифуркации (см. пояснения в тексте)

этих фенов и их композиций (рис. 5). Выделяются четырёх элемента структуры, которые подвержены альтернативной изменчивости, обозначенные на рисунке номерами: 1, 2, 3 и 4. Местоположение этих элементов во всех случаях их проявления в фенотипе строго сохраняется, что позволяет рассматривать их как определенные признаки. По своей сути это определенные костные перемычки, формирующие овальное и круглое отверстия, через которые проходят ветви тройничного нерва. Каждая из этих костных перемычек может проявляться полностью, частично (в

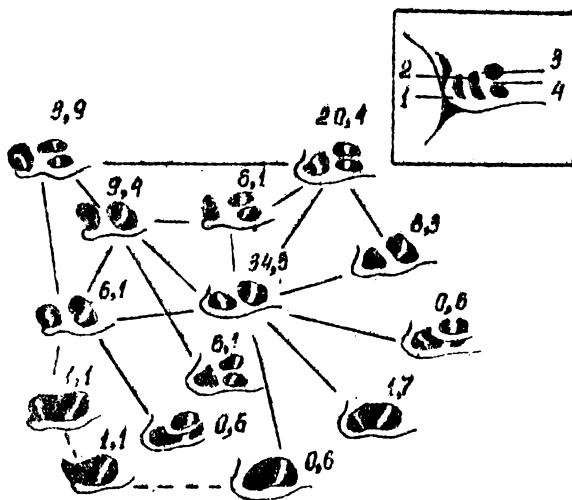


Рис. 5. Множество билатеральных композиций по фенам структуры овального отверстия у прометеевой полевки, %. 1-4 - фены перемычек овального отверстия (foramen ovale). Линиями соединены антимерные композиции, встреченные одновременно на разных сторонах у одной и той же особи

виде отростков разной длины) или отсутствовать. Нами рассматривалось лишь полное проявление перемычек, независимо от экспрессивности формирующихся структур. В качестве альтернативы сознательно приняты все варианты отсутствия или неполного проявления, несмотря на то, что среди них также имеются устойчивые состояния, фены. Более детальная характеристика возможна лишь на очень большом материале. Таким образом, понимая фены как устойчивые состояния пороговых признаков, как подчеркивалось выше, мы по каждому признаку заведомо использовали только фены высшего порогового уровня.

Единицей классификации по каждой перемычке была, в соответствии с рекомендациями Б. А. Астаурова [1], принятая сторона особи (антимер). Для каждой стороны особи записывалась конкретная композиция (сочетание номеров перемычек). Частоты перемычек подсчитывались по отношению к общему числу изученных сторон. Оказалось, что частоты встречаемости всех перемычек для левой и правой сторон практически совпадают, несмотря на

частую асимметрию проявления фенов на разных сторонах особи. Сравнение внутрииндивидуальных несовпадений композиций позволяет построить эмпирическую систему естественных эпигенетических отношений между композициями (см. рис. 5). Наиболее часто встречается сочетание 1, 2 и 3 перемычек, а также 1, 2, 3 и 4. Другие композиции встречаются значительно реже, причем варианты сочетаний 2; 2, 4; 4 вообще не были обнаружены. На рисунке линиями соединены такие композиции (сочетания фенов), которые встречены одновременно у одной и той же особи на разных сторонах. Хорошо видно, что эпигенетическая изменчивость упорядочена и существует естественная система переходов от одной композиции к другой в ходе развития.

Рассчитав вероятности проявления и непроявления каждой из перемычек в группах сеголеток и переименовавших прометеевых полевок (табл. 1), мы имели возможность вычислить теоретические частоты проявления каждой композиции у животных разного возраста, исходя из закона Астаурова о независимости проявления билатерального признака на разных сторонах. Из таблицы видно, что вероятности проявления каждой перемычки практически совпадают у молодых и старых яверьков.

Используя известные законы комбинаторики, по вероятностям проявления отдельных элементов легко вычислить вероятности проявления их сочетаний. Например, теоретическая вероятность появления у сеголеток композиции 1, 2, 3, 4 представляет собой произведение вероятностей проявления всех перемычек ( $0,74 \times 0,66 \times 0,95 \times 0,38$ ), а композиции 1, 2, 3 - произведение вероятностей проявления перемычек 1, 2, 3 на вероятность отсутствия 4 ( $0,74 \times 0,66 \times 0,95 \times 0,62$ ). Умножая полученные вероятности на реальное число изученных сторон, получим теоретич-

Таблица 1. Встречаемость перемычек овального отверстия у сеголеток и переименовавших прометеевых полевок, доли

Перемычка	С е г о л е т к и		П е р е и м о в а в ш и е	
	Наличие	Отсутствие	Наличие	Отсутствие
1	0,7400	0,2600	0,7361	0,2639
2	0,6600	0,3400	0,6389	0,3611
3	0,9500	0,0500	0,9583	0,0417
4	0,3900	0,6200	0,3611	0,6389
Число сторон	$n = 108$		$n = 72$	

окое число экземпляров с данной композицией фенов. В нашем случае композиция 1, 2, 3 должна теоретически встретиться на 31,07 сторонах, а реально обнаружена на 34. Такой расчет был проведен по всем обнаруженным 13 композициям отдельно для каждой возрастной группы. Оказалось, что как у молодых, так и у старых зверьков наблюдается хорошее соответствие теоретического и эмпирического числа композиций на сторонах. Различия, оцененные с помощью критерия хи-квадрат, статистически недостоверны в обоих случаях. Это говорит о том, что эти композиции представляют собой случайные комбинации неаваисимых элементов, образующих систему. Аналогично можно рассчитать теоретические доли, например, симметричных билатеральных композиций отдельных антимеров (табл. 2). Видно, что как у молодых, так и у старых зверьков процент симметричных проявлений фенов-антимеров хорошо согласуется с теоретическим (критерий хи-квадрат в обоих случаях невзначим). Напомним, что теоретическая доля симметричных сочетаний по В. Л. Астаурову вычисляется как квадрат вероятности проявления признака на любой из сторон. Эмпирическая доля симметричных по отдельным антимерам особей с возрастом проявляет лишь слабую тенденцию к увеличению (статистически различия недостоверны). Эти факты тоже свидетельствуют, что билатеральные композиции фенов-антимеров формируются стохастически на основе частот исходных четырех элементов.

Рассмотрим теперь соотношение симметричных и асимметричных композиций в целом (без учета конкретных сочетаний) у молодых и старых зверьков. Общая доля симметричных композиций перемычек у перевимовавших особей составила 61,1 %, а у сего-

Таблица 2. Сравнение теоретических и эмпирических абсолютных частот симметричного проявления перемычек овального отверстия у сеголеток и перевимовавших прометеевых полевок

Перемычка	Сеголетки		Перевимовавшие	
	Теоретич.	Эмпирич.	Теоретическ.	Эмпирич.
1	27,36	32	20,32	24
2	21,78	24	13,78	19
3	45,13	47	29,07	29
4	7,22	11	4,13	8
Хи-квадрат	3,06 ( $p > 0,05$ )		6,27 ( $p > 0,05$ )	

леток лишь 35,2 %. Таким образом, симметричные композиции достоверно почти в 2 раза чаще встречаются у переименовавших зверьков. Так как исходные частоты фенов с возрастом не изменяются, а композиции антимеров представляют собой независимую случайную комбинаторику фенов разных признаков, то этот эффект можно объяснить лишь действием отбора против асимметричных билатеральных композиций. По этой причине относительная доля симметричных композиций с возрастом резко возрастает, а средняя частота каждого фена не изменяется. Такой отбор практически не приводит к каким-либо сдвигам частот фенов исходных признаков, но стабилизирует их проявление из года в год. Обнаруженный механизм отбора, на первый взгляд, работает как бы вхолостую, т. к. у молодых особей доля симметричных особей вновь, в соответствии с законом Астаурова, будет невелика. Новое повышение относительной доли симметричных композиций с возрастом будет нарушено уже у их потомков, которые снова будут иметь невысокую частоту симметристов и т. д. Однако, на наш взгляд, он может приводить к стабилизации проявления композиций и их дальнейшему закреплению в онтогенезе в виде некоей целостной морфы. Так, например, у желтого суслика (*Citellus fulvus*) фен "замкнутая выреака надглазничного отростка" имеет среднюю частоту встречаемости и в полной мере подвержен флюктуирующей асимметрии [5], но у горного суслика (*C. tuncicus*) – это видовой признак и всегда проявляется симметрично на обеих сторонах черепа.

Анализ аберративной изменчивости перемычек овального отверстия позволяет сделать следующие общие выводы: изменчивость перемычек дискретна, хотя выраженность элементов структуры, несмотря на дискретность, имеет количественную природу; местоположение каждого элемента структуры по отношению к другим строго определено и не случайно; структура содержит устойчивые и неустойчивые элементы; сочетание элементов в композиции осуществляется стохастически в соответствии с законами комбинаторики на основе вероятностей проявления исходных элементов; частоты проявления элементов устойчивы, в том числе и в возрастном отношении; эволюционная изменчивость упорядочена и существует единая естественная система переходов между композициями, доминирующая из которых занимает центральное положение. Используя эти выводы как некие постулаты, легко прийти к представлению о системном характере наблюдаемой из-

менчивости. Действительно, обнаруженные факты можно истолковывать только в пользу реальности существования единой эпигенетической системы, ведущей формирование множества композиций элементов структуры овального отверстия.

О существовании единой эпигенетической системы популяции говорят и результаты проведенных нами ранее аналогичных исследований изменчивости рисунка надкрылья усача изменчивого [7] и строения боковых полос речного окуня [2]. Примечательно, что анализ некоторых материалов, представленных в монографии Е. И. Соболевского по тюленим позволяет сделать такие же выводы. Так, например, при анализе фенов дольчатости легких лахтака (*Erignathus barbatus*) [26, рис. 34; Приложение: табл. 5] нами выделены 7 фенов (рис. 3). Варианты дольчатости, представленные на рисунке в монографии Е. И. Соболевского, представляют собой композиции этих фенов. Рассмотрим встречаемость фена 6 (верхнее разделение диафрагмальной доли легкого), который представлен в композициях 4, 6, 8, 10, 12, выделенных Е. И. Соболевским (см. [26, рис. 34]; вариант 14 его не содержит, т. к. характеризует нижнее разделение диафрагмальной доли). Был проведен соответствующий расчет теоретических частот билатеральных композиций этого фена. Сравнение эмпирических и теоретических частот билатеральных композиций фенов-антимеров в выборке из района Шантарских островов показало следующую картину. Симметричное проявление фена теоретически ожидается в 14,65 случаев, а реально встречено в 13, проявление только слева - соответственно 20,8 и 21, только справа - 20,8 и 24, отсутствие с обеих сторон - 29,66 и 28. Таким образом, наблюдается очень хорошее соответствие теоретических и эмпирических билатеральных композиций фенов-антимеров. Такие же результаты получены по материалам Е. И. Соболевского и на другом виде тюленей - ларге (*Phoca largha*) по фенам ветвления ряда артерий головного мозга [26, см. табл. 44, стр. 114]. Достаточно привести лишь суммарные данные по теоретическим и эмпирическим частотам асимметричных билатеральных композиций фенов-антимеров. Например, в выборке ларги из зал. Шелихова теоретическая частота асимметричного проявления удвоения навальной артерии сосудистого сплетения составляет 16,28, а эмпирическая - 18; удвоения средней мозговой артерии, соответственно 46,91 и 48; удвоение нагальной артерии мовжечка - 38, 06 и 41. Также хорошо согласуются теорети-

ческие и эмпирические частоты симметричных билатеральных композиций этих фенов. Можно привести довольно большое число подобных примеров, которые также доказывают реальность существования единой эпигенетической системы популяции. Одним из наиболее важных атрибутов существования системы является ее устойчивость в пространстве и во времени. В настоящее время мы располагаем значительными материалами по экспериментальной оценке устойчивости комплекса неметрических пороговых признаков, характеризующих эпигенетическую систему линейных мышей [9]. Эти данные, как уже говорилось, показывают, что эпигенетическая система обладает высокой устойчивостью к самым разным стрессирующим воздействиям на процесс развития, включая изменение материнской диеты.

Виварные колонии изученных нами полевок (в частности, ряда форм *Aschizomys*, чрезвычайно устойчиво сохраняют частоту встречаемости фенов неметрических признаков, характерную для исходныхaborигенных популяций [11]. Ничтожная величина смещения оценок виварных полевок по сравнению с природными также указывает на высокую устойчивость эпигенетической системы сравниваемых популяций. Многолетние регулярные исследования природных популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в Оренбургской обл. (1972-1991 гг.) из одних и тех же удаленных друг от друга географических точек тоже показали высокую устойчивость частот встречаемости фенов черепных признаков в пространстве и во времени (неопубликованные данные). Этот хроно-географический анализ популяций рыжей полевки за 20-летний период наблюдений также убеждает в устойчивости популяционной эпигенетической системы в пространстве и во времени.

Все сказанное позволяет надежно использовать описанный подход не только для теоретического предсказания и описания многообразия паттерна морфологических структур по фрагментарным коллекциям современных и ископаемых млекопитающих, но и для оценки биологического разнообразия на популяционном уровне. Примером шкалы для определения некоторого относительного уровня дифференциации популяций и внутривидовой дивергенции могут служить фенетические дистанции между изученными нами популяционными группировками красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей полевок разного уровня внутривидовой иерархии и пространственной изоляции (табл. 3).

Таблица 3. Фенетические дистанции (ММД) между популяционными группировками разного уровня внутривидовой иерархии и пространственной изоляции

Вариант пространственной изоляции	Фенетическая дистанция
Относительно изолированные внутрипопуляционные поселения	0,006 - 0,012
Соседние, изолированные расстоянием 30-40 км, поселения на сплошном участке ареала	0,013 - 0,029
Соседние популяции, изолированные 30-40 км ландшафтно-экологической преградой	0,060 - 0,075
Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием 150-200 км	0,085 - 0,117
Изолированные в течение 100 лет островная и материковая популяции	0,125
Длительно изолированные ландшафтно-экологической преградой популяции (расстояние 100-150 км)	0,154 - 0,156
Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием 400 км	0,215
Популяции разных подвидов	0,427 - 0,801
Популяции наиболее удаленных подвидов (казахстанская и камчатская формы красной полевки)	0,982 - 1,104

Данные этой таблицы интересны тем, что показывают, как при, усилении степени пространственной изоляции изменяются значения ММД (фенетических дистанций) между группировками: чем выше степень пространственной изоляции, тем больше величина ММД. Интерпретируя полученный ряд данных с фенетических позиций, можно прийти к заключению о возврастании уровня фенетической дифференциации с усилением пространственной изоляции внутривидовых группировок. Важно заметить, что уровни выявленных фенетических различий между популяционными группировками соответствующего ранга внутривидовой иерархии у разных видов млекопитающих близки [4, 6, 20, 41, 45, 47, 48]. Это действительно позволяет в дальнейшем создать общую фенетическую шкалу оценок для характеристики биологического разнообразия млекопитающих. Однако, хочу подчеркнуть, что такая шкала, по-видимому, не может иметь строго линейный характер, так как лежащие в основе дифференциации популяций эпигенетические явления имеют нелинейную природу.

## Эпигенетическая интерпретация результатов многомерного морфометрического анализа популяций млекопитающих

В последние годы все шире в популяционных исследованиях используются различные методы многомерного статистического анализа. Они позволяют описывать и классифицировать биологические объекты одновременно по большому числу признаков и, как уже отмечалось, более полно характеризовать фенотип с минимальной потерей информации. Многомерные подходы очень распространены сейчас в таксономических исследованиях, используются экологами и генетиками. Недавно Эчли [39] убедительно показал, что эти методы являются прекрасным инструментом для феногенетических и морфогенетических исследований.

Напомним, что еще К. Уоддингтон, задолго до компьютерного бума, анализируя процесс развития, писал: "Система, содержащая много компонент, может быть представлена как точка в многомерном пространстве, причем координаты точки в каждом измерении представляют собой значение отдельной компоненты. Пространство этого рода известно как фазовое пространство. При изменении композиции системы точка будет двигаться вдоль определенной траектории. В канализированной системе, которую мы рассматриваем (речь идет о морфогенезе особи - А.В.), траектории, стартующие из какой-либо точки внутри определенного (А. В. - гипер)объема, будут сходиться к единственной конечной точке, которая представляет собой соответствующее устойчивое состояние" [53, р. 27]. Таким образом, изменение формы/структуры в ходе морфогенеза Уоддингтон представляет как траекторию точки в многомерном пространстве, заканчивающуюся в определенной его области, которая рассматривается как устойчивое состояние. С этими рассуждениями хорошо согласуется концепция доменов-аттракторов об эпигенетическом ограничении непрерывной изменчивости, предложенная Л. Олберчем [37]. На рис. 6 представлено некое условное морфологическое пространство, характеризуемое двумя символическими морфометрическими переменными. Точки внутри оконтуренных участков - "доменов" представляют собой проекции координат особей в морфологическом пространстве. Внутри доменов изменчивость носит непрерывный, стохастический характер. За пределами границ доменов реализация фенотипов невозможна (вспомните "запреты" и "разрешения" С. В. Мейена). Границы доменов или устойчивых морфологических

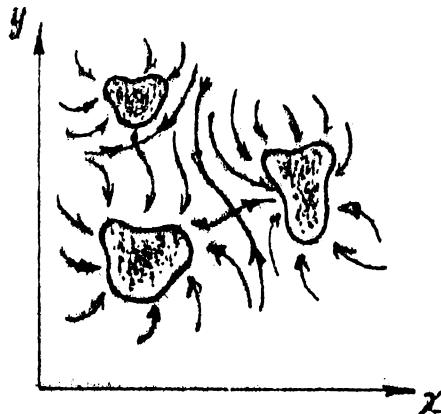


Рис. 6. Домены-аттракторы, ограничивающие непрерывную изменчивость (по [38]) (см. пояснения в тексте)

существий обусловлены эпигенетическими порогами. Стрелки, напоминающие силовые линии поля, указывают возможные пути перехода из одного домена-аттрактора в другой, т. е. из одного устойчивого фенотипического состояния в другое при сильных флуктуациях за счет ударов внешней и внутренней среды в ходе развития. Наличие таких пороговых ограничений непрерывной изменчивости многократно обнаруживалось в ходе экспериментальных работ по направленному отбору, когда очень быстро, в течение немногих поколений достигалось так называемое "селективное плато" и дальнейший направленный отбор уже был неэффективен. Ограничения непрерывной изменчивости наблюдаются и при шоковых воздействиях в определенные чувствительные периоды развития, когда реализуются разнообразные морфозы. Например, появление или полное исчезновение радиальной жилки крыла у дровофилы при температурном шоке в ранний и поздний периоды развития на стадии куколки [12].

В существовании подобных доменов легко убедиться. Нами (совместно с И. А. Васильевой, Н. М. Любашевским, В. И. Стариценко) проведен дискриминантный анализ линейных мышей по размерам и форме нижней челюсти (рис. 7). На рисунке видно, что полигоны изменчивости разных линий мышей: BALB/c, CBA, C57BL/6J полностью разобщены в пространстве первых двух канонических переменных и не перекрываются. Промежуточное положение

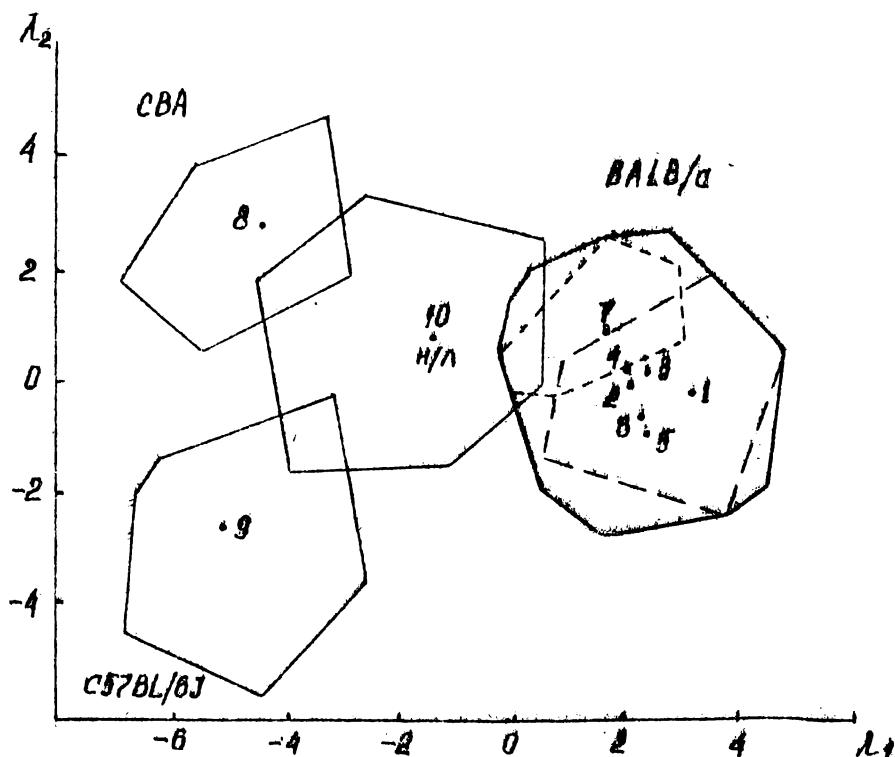


Рис. 7. Результаты дискриминантного анализа формы и размеров нижней челюсти линейных мышей. 1-7 - различные экспериментальные группы, включая контроль (1), в линии BALB/c; 8 - CBA; 9 - C57BL/6J; 10 - группа нелинейных рэндомбредных мышей из "Рапполово"

ванимает гетерогенная группа нелинейных мышей стадного разведения из "Рапполово". Различные воздействия на беременных самок в линии BALB/c: длительное охлаждение, инъекций гормонов и ингибиторов роста, как уже говорилось выше, не приводят к тому, что потомки выходят за пределы изменчивости линии - за пределы домена по Олберчу [8]. Сравнение линий было проведено и по комплексу фенов 25 неметрических признаков скелета (рис. 8), которые характеризуют эпигенетическую "дивергенцию" линейных мышей. Фенетические дистанции (МД) между линиями оказались велики (0,674 - 0,912). Этот уровень различий характерен при сравнении разных подвидов у многих мышевидных грызу-

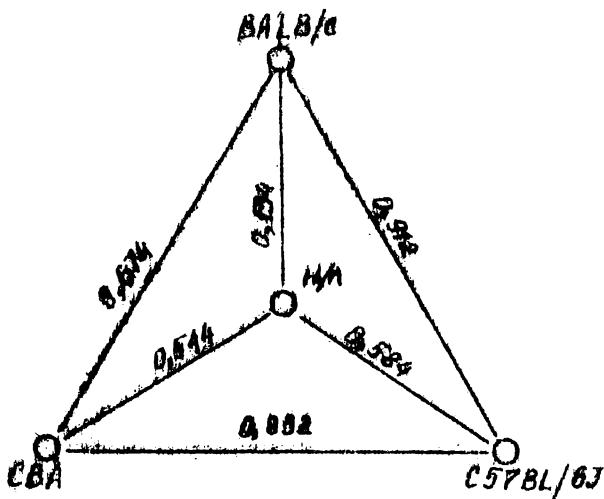


Рис. 8. Фенетические дистанции между линиями BALB/c, CBA, C57BL/6J и нелинейными мышами стадного разведения из "Раллодово"

нов (см., например, табл. 8). Группа нелинейных мышей, как и в предыдущем случае, занимает промежуточное положение, несколько приближаясь к линии BALB/c. Таким образом, заведомо апигенетические различия и различия, выявленные в ходе многомерного морфометрического анализа, хорошо согласуются между собой.

В другой серии экспериментов, где воздействие на развитие потомков осуществлялось через нарушение материнской диеты, в ходе дискриминантного анализа экспериментальных групп по тем же признакам выделялись два устойчивых фенотипических состояния (рис. 9). На рисунке показаны трехмерные проекции центроидов выборок. Эллипсоиды включают 95 % особей каждой выборки. Первая группа выборок состоит из контроля и двух групп мышей, матерям которых делали инъекций физиологического раствора и слаботоксичной снеговой воды. Вторая совокупность выборок объединяет разные варианты применения разбалансированной стандартной материнской диеты: с дефицитом кальция, его избытком, избытком белка и кальция, в виде чистого овса в зернах. Хорошо видны два устойчивых фенотипических состояния, между которыми наблюдается хиатус. Важно подчеркнуть, что любое наруше-

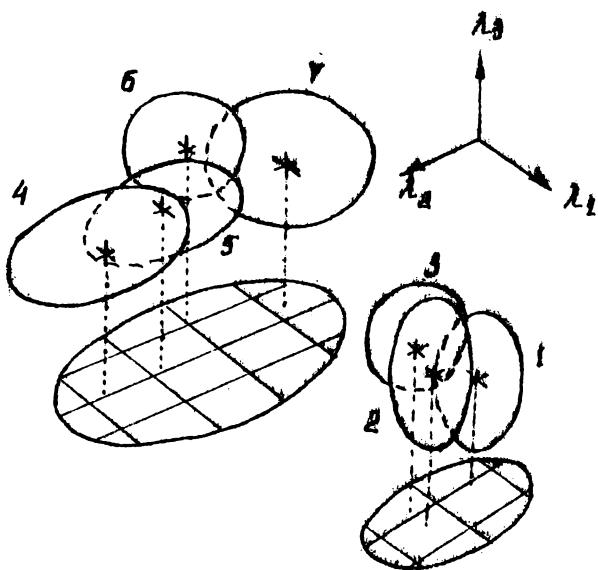


Рис. 9. Результаты дискриминантного анализа экспериментальных групп мышей линии BALB/c по форме и размерам нижней челюсти (трехмерные проекции центроидов). Группы без нарушения материнской диеты: 1 - контроль; 2 - физ. раствор; 3 - слаботоксичная снеговая вода. Группы с разбалансированной материнской диете: 4 - "избыток Ca"; 5 - "дефицит Ca"; 6 - "избыток белка+Ca"; 7 - овес в вертлюгах. Эллипсоиды включают 95 % объема каждой выборки. Лямбда 1-3: ориентация дискриминантных осей

ние и разбалансировка материнской диеты неспецифически переключают развитие, таким образом, что фенотипы реализуются в пределах определенного фенотипического состояния или соответствующего домена по Олберчу. Эпигенетическая природа ограничений, приводящих к формированию фенотипических доменов/морфозов, не вызывает в данном случае сомнения.

В последние годы все шире в популяционных исследованиях начинает использоваться так называемый "генетический мандибулярный тест" М. Фестинга [43], основанный на дискриминантном анализе формы и размеров нижней челюсти и других плоских костей, которые измеряются в системе жестких координат. Этот ме-

тод позволяет определять по форме нижней челюсти линейную принадлежность даже отдельно взятых особей и изначально широко использовался генетиками при линейной диагностике мышей. Приведенные нами материалы по линейным мышам также исследовались методом М. Фестинга. Позднее Торп с соавторами [52] показали успешность его применения для выявления генетической дифференциации природных популяций мышей. Авторам удалось по специальному обучающим группам мышей, отличающихся Робертсоновскими перестройками хромосом, "кариотипировать" с помощью дискриминантного анализа формы и размеров мандибул коллекционные музейные выборки мышей из Северной Италии. Всё сказанное указывает на важность применения этого метода для косвенной оценки внутривидового генетического разнообразия, основанной на апигенетических пороговых механизмах устойчивости фенооблика природных популяций.

В этой связи мы провели апробацию метода на природных популяциях некоторых видов грызунов. Рассмотрим один такой пример сравнения ряда форм настоящих леммингов Палеарктики, которое мы провели совместно с М. И. Чепраковым. Была разработана модификация способа снятия промеров нижней челюсти, предложенного М. Фестингом (рис. 10). Промеры производились путем теневой морфометрии с помощью проекционного аппарата для чтения микрофильмов при увеличении х6,5. Для этого теневое изображение нижней челюсти, ориентированной определенным образом, проецировалось на миллиметровую бумагу с нанесенными на нее осьми координат. Аналогично измеряли нижние челюсти и других видов, в том числе, линейных мышей. По выборкам из зоопарков сравнивались четыре близких вида рода *Lemmus*, включая спорные в таксономическом отношении формы амурского и желтобрюхого. Их видовой статус подтверждается гибридологическими, кариологическими и морфометрическими исследованиями А. В. Покровского, И. А. Кувнцовой, В. Н. Вольшакова, Э. А. Гилевой, М. И. Чепракова. Важно отметить, что впервые разных видов развивались в сходных условиях зоопарка Института экологии растений и животных и средовые различия были сведены к минимуму. Дополнительно, в качестве "внешней группы", сравнивались две географически удаленные и длительно изолированные ландшафтно-экологическими преградами популяции лесного лемминга (*Myopus schisticolor*): южная (Башкирия, г. Иремель) и северная (Тюменская обл., госзаповедник "Малая Сосьва"). Дискриминантный

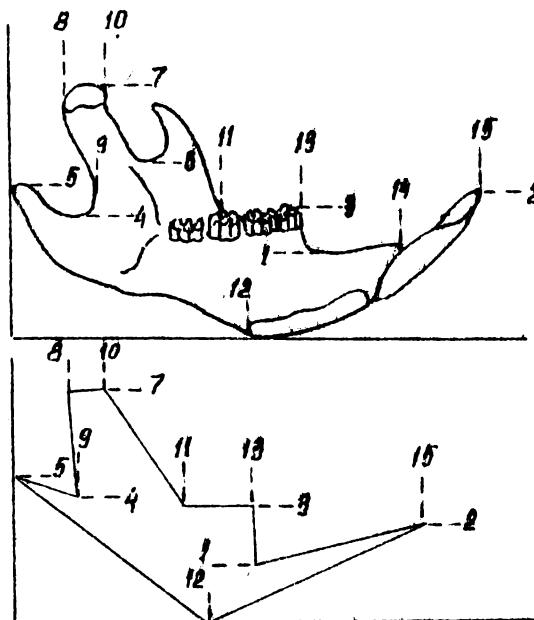


Рис. 10. Схема промеров нижней челюсти леммингов по методу М. Фестинга (модификация измерений разработана нами). 1-15 - номера промеров. Ниже показана геометрическая модель нижней челюсти

анализ по форме и размерам нижней челюсти трехмесячных леммингов позволяет соотнести масштабы внутривидовых различий с межвидовыми и межродовыми (рис. 11). На рисунке видно, что наиболее близки две изолированные популяции лесного лемминга, а наиболее мелкий из настоящих леммингов, амурский удален от трех других видов этого рода, среди которых относительно близки сибирский и желтобрюхий. Хорошо видно, что эллипсоиды, включающие 68 % объема выборки, практически не перекрываются у разных форм, позволяя надежно различать их друг от друга.

Наряду с многомерным морфометрическим анализом четырех видов настоящих леммингов мы провели фенетический анализ по комплексу неметрических признаков черепа. В первом случае, в ходе дискриминантного анализа вычислялась матрица попарных обобщенных расстояний Махalanобиса между центроидами, а во

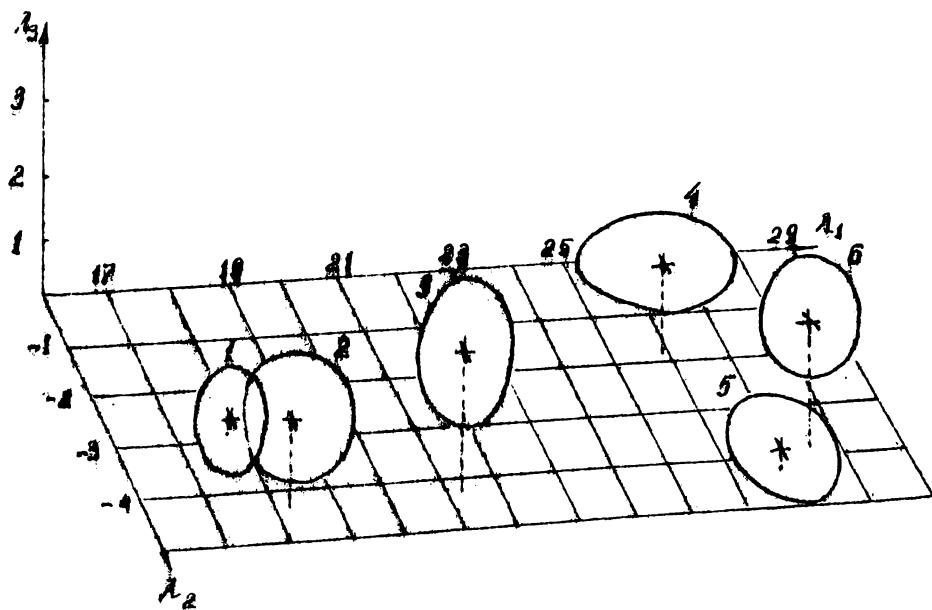


Рис. 11. Результаты дискриминантного анализа формы и размеров нижней челюсти леммингов *Myopus* и *Lemmus* (пояснения в тексте). Выборки: 1-2 - соответственно северная и южная популяции лесного лемминга; 3 - амурский, 4 - норвежский, 5 - сибирский, 6 - желтобрюхий настоящие лемминги. Эллипсоиды обра- зованы среднеквадратическими отклонениями от центроидов выборок

втором - матрица фенетических межвыборочных дистанций (ММД). Кластерный анализ этих матриц проводился методом невзвешенного среднеарифметического связывания (рис. 12). На рисунке видно, что структура отношений сходства-различия между видами настоящих леммингов, выявленная по матрицам, полученным двумя разными методами (фенетическим и многомерным морфометриче- ским), хорошо согласуется. В обоих случаях относительно близки желтобрюхий и сибирский лемминги, а амурский - наиболее удален от всех остальных.

Виварные выборки животных точно датированного возраста позволяют провести параллельное сравнение морфологических ха- рактеристик в ходе развития. В этой связи был проведен фак- торный анализа возрастных групп всех четырех видов леммингов

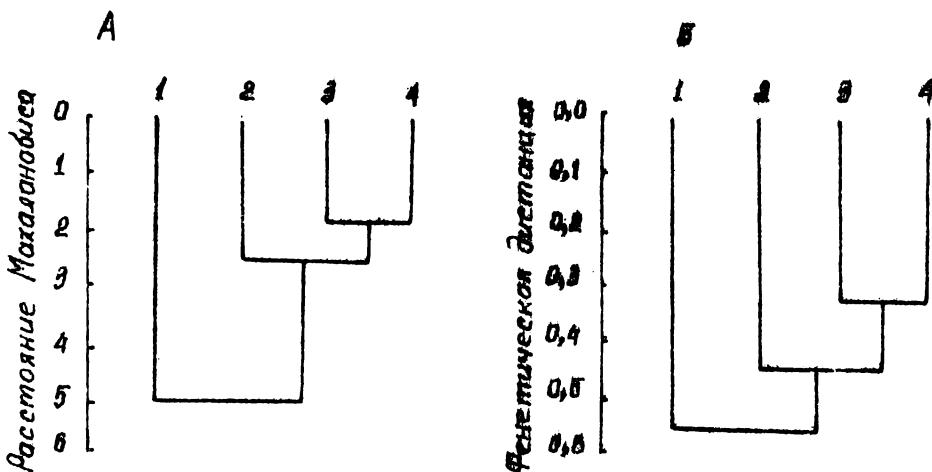


Рис. 12. Результаты кластерного анализа (UPGMA) обобщенных расстояний Махаланобиса (А) и фенетических дистанций (В) между выборками четырех видов настоящих леммингов Палеарктики. Выборки: 1 - амурского, 2 - норвежского, 3 - сибирского, 4 - желтогорючого леммингов

на разных этапах онтогенеза по комплексу из 13 краиальных и экстернальных промеров. Возрастной диапазон у каждого вида составляет от 1,5 до 13 мес. Проекции средних векторов каждой группы в пространстве двух выделившихся факторов образуют последовательности точек для каждого вида (рис. 13). Соединение этих точек дает проекцию онтогенетической траектории в факторном пространстве. Действительно, это можно считать практической реализацией цитированных выше представлений Уоддингтона о том, что процесс морфогенеза можно рассматривать как траекторию точки в фаевом (многомерном) пространстве.

Анализ факторных нагрузок переменных позволяет интерпретировать первый фактор как размерную компоненту изменчивости, отражающую общий рост животных. Второй фактор характеризует изменение общих пропорций черепа. Хорошо видно, что "онтогенетические траектории" всех четырех форм полностью отражают картину их взаимной дивергенции, которая была выявлена ранее на других признаках и другими методами. Несколько своеобразно по сравнению с остальными видами протекает морфогенез амур-

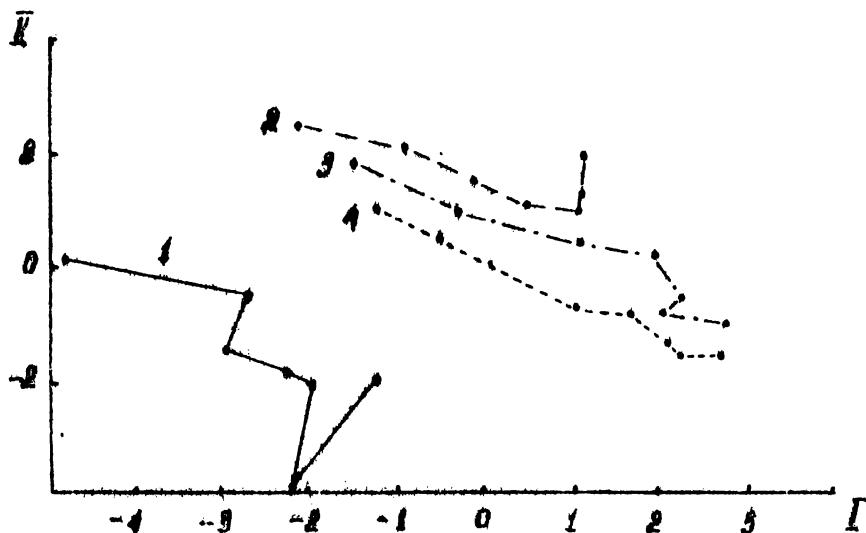


Рис. 13. Результаты факторного анализа краиальных и экстернальных признаков четырех видов настоящих леммингов на разных этапах онтогенеза. Обозначения выборок те же, что на рис. 12 (см. пояснения в тексте)

ского лемmingа. Наиболее близки по онтогенетическим траекториям, а следовательно, и в эпигенетическом отношении, сибирский и желтобрюхий лемминги.

Другой вариант сравнения онтогенетических траекторий этих видов проведен вись методом фестинга по форме и размерам нижней челюсти при сравнении двух возрастных групп леммингов: 3- и 9-месячного возраста (рис. 14). Хорошо понятно, что говорить о траекториях, используя только две реперные точки, можно лишь весьма упрощая картину. На рисунке видно, что взаимное расположение и направление "эпигенетических траекторий" (стрелок на графике), характеризующих изменение паттерна нижней челюсти на разных этапах морфогенеза, и в этом случае достаточно хорошо соответствует полученным ранее картинам дивергенции настоящих леммингов. Наиболее своеобразно протекает формирование дефинитивной структуры мандибул у амурского лемmingа. Близки между собой векторы возрастных изменений формы нижней челюсти у желтобрюхого и сибирского леммингов, а нор-

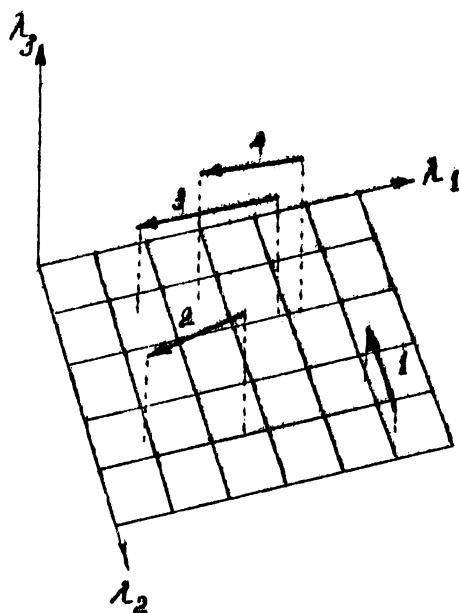


Рис. 14. Результаты дискриминантного анализа формы и размеров нижней челюсти настоящих леммингов на разных этапах онтогенеза. Обозначения выборок те же, что и на рис. 12 (см. пояснения в тексте)

вежский лемминг, приближаясь к последним двум видам, имеет заметно иную ориентацию "онтогенетической траектории".

Таким образом, приведенные материалы показывают, что эпигенетическое толкование выявленных многомерными методами различий между разными таксономическими группами, имеет под собой веские основания. Понимание эпигенетических основ морфологической и морфогенетической дивергенции форм, на мой взгляд, намечает новые преспективы дальнейшего развития эволюционной и популяционной морфологии, фонетики и таксономии, а также указывает реальный путь совершенствования методов оценки биологического разнообразия на разных уровнях биологической организации.

Особое значение при изучении биологического разнообразия на популяционном уровне имеет сочетание фенетического и многомерного морфометрического методов анализа. Следует заметить, что, как правило, результаты, получаемые этими методами

хорошо соглашаются друг с другом. Одним из многих таких примеров является сражение, проведенное нами совместно с В. Н. Большаковым на островных и материковых популяциях красной полевки. Изучали изменчивость неметрических и метрических краиниологических признаков красных полевок о. Беринга, о. Сахалина, п-ова Камчатки и северного побережья Канады с целью проверки предполагаемого происхождения командорской популяций полевок от зверьков-основателей, завезенных на о. Беринга с п-ова Камчатки. Известно, что красная полевка населяет о. Беринга уже более 100 лет. Наши исследования показали, что популяция красной полевки приобрела за время вековой изоляции на острове особые черты фенооблика и экологической структуры. На рис. 15 приведены результаты кластерного анализа четырех упомянутых выборок по дистанциям между ними, полученных тремя разными методами. Использованы обобщенные расстояния Махаланобиса, вычисленные в ходе многомерного морфометрического анализа, фенетические дистанции по комплексу неметрических признаков и показатели сходства Л. А. Животовского [14]. Видно, что структура всех трех кластеров почти идентична. Наиболее близки между собой командорская и камчатская популяции. Уровень фенетических различий между ними относительно невелик и соответствует уровню "хороших популяций" (см. табл. 3), что вполне согласуется с гипотезой о камчатском происхождении командорских полевок. Сахалинская популяция отличается от предыдущих на уровне "сильно дифференцированных популяций - подвидов", а канадская удалена от них как "дифференцированный подвид".

Сходные результаты, полученные многомерными и фенетическими методами, позволяют трактовать морфологическое расхождение форм как отражение, в первую очередь, их эпигенетической дивергенции. Кроме того, можно заключить, что не существует непреодолимой пропасти между равным использованием и количественных и качественных (дискретных) признаков при изучении эпигенетических явлений. И те и другие признаки имеют в своей основе количественную природу варьирования, на которую и в том и в другом случае накладываются эпигенетические пороговые ограничения, приводящие к альтернативным переключениям развития. Все это позволяет включить методы многомерного морфометрического анализа в арсенал фенетических методов и в равной мере использовать их при оценке биологического разнообразия.

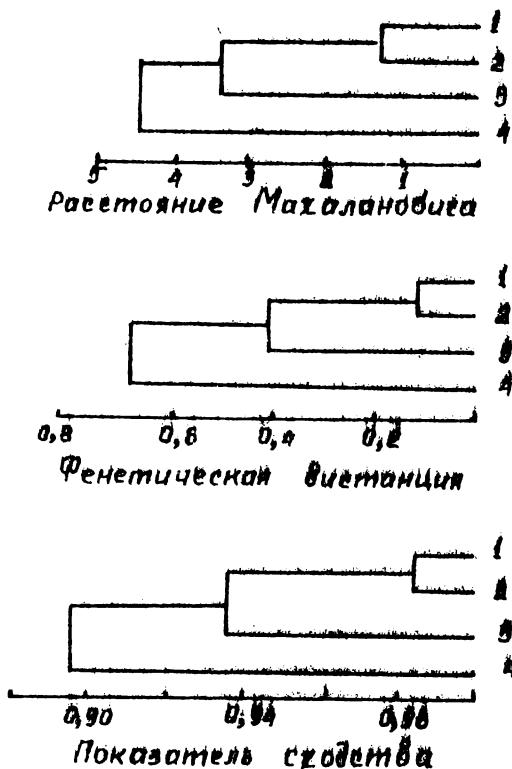


Рис. 15. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матриц сходства-различия, полученных тремя разными методами, между выборками красной полевки из четырех популяций. Выборки: 1 - о. Беринга, 2 - п-ов Камчатка, 3 - о. Сахалин, 4 - Северная Канада (Аклавик)

#### Список литературы

1. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. - М.: Наука, 1974. - 358 с.
2. Балеевских В. Г., Васильев А. Г. Эпигенетическая система формирования криптической окраски у обыкновенного окуня: фенетический анализ изолированных популяций на Урале // Фенетика природ. популяций. - М., 1990. - С. 12-14. - (Мат. IV Всесоюз. сов.).

3. Велоусов Л. В. Биологический морфогенез. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. - 239 с.
4. Вольшаков В. Н., Васильев А. Г., Мэндаков М. Н. Изолированная популяция желтого суслика *Citellus fulvus* на острове Барсакельмес (генетический и морфометрический аспекты сравнения островной и материковой популяций) // Экология. - 1985. - N 2. - С. 43- 52.
5. Вольшаков В. Н., Васильева И. А., Малеева М. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. - М.: Наука, 1980. - 140 с.
6. Васильев А. Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биологии. - 1984. - 45, N 2. - С. 184-178.
7. Васильев А. Г. Влияние генетической изменчивости: неметрические пороговые признаки, фены и их композиций // Фенетика природ. популяций. - М.: Наука, 1988. - С. 158-169.
8. Васильев А. Г., Васильева И. А., Любашевский Н. М., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей // Генетика. - 1986. - 22, N 2. - С. 1191-1198.
9. Васильев А. Г., Васильева И. А., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение проблемы соотношения генетического и фенотипического разнообразия популяций на примере линейных мышей // Фенетич. разнообразие в популяциях млекопитающих. - Киев, 1992. - С. 3-12. - (Препринт Ин-та зоологии АН Украины; 90.2).
10. Васильева И. А., Васильев А. Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полёвки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяц. экология и морфология млекопитающих. - Свердловск, 1984. - С. 37-52.
11. Васильева И. А., Васильев А. Г. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полевок группы *Alticola macrotis* // Фенетич. разнообразие в популяциях млекопитающих. - Киев, 1992. - С. 12-24. - (Препринт Ин-та зоологии АН Украины; 90.2).
12. Васильева Л. А., Ратнер В. А., Забанов С. А. Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дровофилы. Сообщение I. Свойства исследуемых субпопуляций // Генети-

- ка. - 1987. - 23, N 1. - С. 71-80.
13. Вершинин В. Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты // Экология. - 1989. - N 3. - С. 58-66.
14. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. - М.: Наука, 1982. - С. 38-44.
15. Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). - М.: Наука, 1987. - 219 с.
16. Кирличников В. С. Генетические основы селекции рыб. - Л.: Наука, 1979. - 391 с.
17. Кожара А. В. Оценка состояния популяций промысловых карповых рыб с помощью показателей стабильности морфогенеза: Автореф. дисс... канд. биол. наук / АН СССР. Ин-т биол. разведения. - М., 1987. - 18 с.
18. Конюхов Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих // Биология развития и управление наследственностью. - М.: Наука, 1986. - С. 256-287.
19. Конюхов Б. В., Кончев С. Г. Экспрессия доминантных и рецессивных генов в онтогенезе млекопитающих // Журн. общ. биологии. - 1981. - 42, N 3. - С. 326-334.
20. Лисин С. Р., Васильев А. Г. Дифференциация населения полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) на урбанизированной территории // Экология. - 1986. - N 6. - С. 87-93.
21. Магомедмираев М. М. Введение в количественную морфогенетику. - М.: Наука, 1990. - 232 с.
22. Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Проблемы теории эволюции. - М.: ВИНИТИ, 1976. - С. 66-117. - (Итоги науки и техники. Зоология позвоночных, Т. 7).
23. Мина М. В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. - М.: Наука, 1986. - 207 с.
24. Митрофанов В. Г. Физиологические основы эволюции доминантности // Пробл. эксперимент. биологии. - М.: Наука, 1977. - С. 21-31.
25. Николис Г., Пригожин И. Планение сложного. Введение. - М.: Мир, 1990. - 344 с.
26. Соболевский Е. И. Популяционная морфология ластоногих. Изменчивость и пространственная структура вида. - М.: Наука, 1988. - 216 с.
27. Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуал. вопр. соврем. генетики. - М.: Изд-

- во Моск. ун-та, 1986. - С. 114-130.
28. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. - М.: Наука, 1973. - 278 с.
29. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. - М.: Мир, 1964. - 268 с.
30. Шварц О. О. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора) // Журн. общ. биологии. - 1968. - **49**, N 1. - С. 18-24.
31. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. - 1984. - **16**, N 2. - С. 115-136.
32. Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс. (Еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюц. теория. - Л.: Наука, 1984. - С. 196-216.
33. Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Соврем. палеонтология. Методы, направления, проблемы, практик. приложение : Справ. пособие. - М.: Недра, 1988. - 2. - С. 142-169.
34. Яблоков А. В. Две старые эволюционные проблемы соотношения онто- и филогенеза и принципы естественного отбора // Философия и теория эволюции. - М.: Наука, 1974. - С. 121-158.
35. Яблоков А. В. Популяционная биология. - М.: Выш. шк., 1987. - 800 с.
36. Яблоков А. В., Ларица Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. - М.: Выш. шк., 1985. - 159 с.
37. Albrech P. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. - 1980. - **20**. - Р. 653-667.
38. Albrech P. A developmental analysis of an evolutionary trend: A digital reduction in amphibian // Evolution. - 1988. - **42**. - Р. 8-23.
39. Atchley W. R., Plummer A. A., Riska B. Genetics of mandible form in the mouse // Genetics. - 1985. - **111**, N 3. - Р. 655-677.
40. Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetics. Camb. - 1963. - **4**. - Р. 195-220.
41. Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse // Evolution. - 1964. - **18**, N 3. - Р. 468-483.
42. Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. - 1963. - **140**, N 4. -

P. 577-615.

43. Festing M.F.W. A multivariate analysis of subline divergence in the shape of mandible in C57BL/Gr mice // Genet. Res. Camb. - 1973. - 21. - P. 121-132.
44. Gruneberg H. The pathology of development. - Oxford : Blackwell, 1963. - 309 p.
45. Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits. - J. Mammal. - 1980. - 61, N 3. - P. 436-448.
46. Hennig W. Phylogenetic systematics. - Urbana : Univ. Illinois Press, 1966. - 266 p.
47. Otto C. Size and skeletal variation in male Bank vole along an altitudinal gradient in Western Norway. - Acta theriol. - 1978. - 23, Fasc. 19-30. - P. 391-399.
48. Sikorski M.D. Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas // Acta theriol. - 1982. - 27, N 13. - P. 189-190.
49. Sjovold T. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo. - 1973. - 24. - P. 204-233.
50. Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. - San Francisco : Freeman and Co., 1973. - 678 p.
51. Soule M. Phenetics of natural populations. II: Asymmetry and evolution in a lizard // Amer. Natur. - 1967. - 101, N 918. - P. 141-160.
52. Thorpe R.S., Corti M., Capanna E. Morphometric divergence of Robertsonian populations/species of *Mus*: A multivariate analysis of size and shape. - Experientia. - 1982. - 38. - P. 920- 923.
53. Waddington C.H. The strategy of genes. A discussion of some aspects of theoretical biology. - London : George Allen & Unwin Ltd., 1957. - 260 p.

По материалам Межреспубликанского совещания  
"Структурно-функциональное и видовое разнообразие  
млекопитающих в экосистемах",  
проведенного в Киеве (4-7 февраля 1992 г.)  
на базе Института зоологии АН Украины,  
опубликованы следующие препринты института:

**вс. 1. А. Г. Васильев. Эпигенетическая изменчивость и общие  
проблемы изучения генетического разнообразия млекопитающих.  
Цена выпуска 4 руб.**

**вс. 2. Фенотипическое разнообразие в популяциях млекопитающих.  
Цена выпуска 3 руб.**

Васильев А. Г., Васильева И. А., Стариченко В. И. Экспериментальное изучение проблемы соотношения генетического и фенотипического разнообразия популяций на примере линейных мышей

Васильев А. Г., Валиева Е. А., Малафеев Ю. М. Изучение фенотипического разнообразия популяций ондатры в связи с её акклиматизацией на севере Западной Сибири

Васильева И. А., Васильев А. Г. Фенетический анализ популяционного разнообразия и дивергенции полевок группы *Alticola macrotis*

**вс. 3. Видовой разнообразие млекопитающих в трансформированных  
экосистемах. Цена выпуска 3 руб.**

Полушкина Н. А., Холява Н. А. Млекопитающие техногенных  
ландшафтов западного региона Украины

Бобылев Ю. П., Доценко Л. В. Участие мышевидных грызунов  
в существии искусственных биоценозов на шахтных отвалах

Истомин А. В. Влияние нарушений на видовое разнообразие  
мышевидных грызунов в южной тайге

**вс. 4. Некоторые проблемы изучения разнообразия млекопитающих.  
Цена выпуска 3 руб.**

Межмерин В. А. Равнообразие в свете новейших экологических  
концепций

Кувнечова И. К. Гибридизация географически удаленных  
форм млекопитающих как метод изучения видового разнообразия

Истомин А. В. Фенотипическое разнообразие и микроавтоматическое состояние популяций в различных системах речерватов

Лобков В. А. Интропопуляционное разнообразие населения крапчатого суслика с Северо-Западном Причерноморье

**92. 5. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В НЕКОТОРЫХ ВКЛЮЧЕНИЯХ УКРАИНЫ** Цена выпуска 3 руб.

Наглов В. А. Структура сообществ мелких млекопитающих сукотильных широколиственных лесов востока Украины

Выскуленко А. П., Гирин В. К. Влияние осушительной мелиорации на количественный и видовой состав мелких млекопитающих

Селюнина В. В. Видовое разнообразие, распределение по участкам, динамика численности млекопитающих Черноморского заповедника

**92. 6. И. Г. Емельянов. РОЛЬ РАЗНООБРАЗИЯ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ**

Цена выпуска 4 руб.

**Заказать препринты можно по адресу:**

252601, Киев-1 ГСП, Ленина, 15,  
Институт зоологии АН Украины,  
Золотухиной Светлане Ивановне

Научное издание

О. Г. Васильев

ЕПІГЕНЕТИЧНА МІНДЛІВСТЬ ТА ЗАГАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ ВИВЧЕННЯ  
ФЕНОГЕНЕТИЧНОЇ РІЗНОМАНІТНОСТІ ССАВЦІВ

(рос. мова)

Научный редактор О. А. Михалевич

Редактор И. А. Бардина

---

Подп. в печ. 30.01.92. Формат 60x84/16. Бумага тип.  
Офс. печать. Усл. печ. л. 2,79 . Усл. кр.-отт. 2,79 . Уч.-изд. л. 2,2  
Тираж 200 экз. Заказ 91 Цена 4 руб.

---

Подготовлено к печати в Институте зоологии АН Украины.  
Отпечатано в Институте математики АН Украины.  
252601, Киев-4, ГСП, ул. Репина, 3