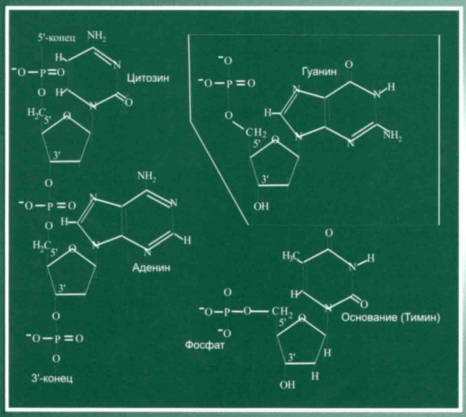
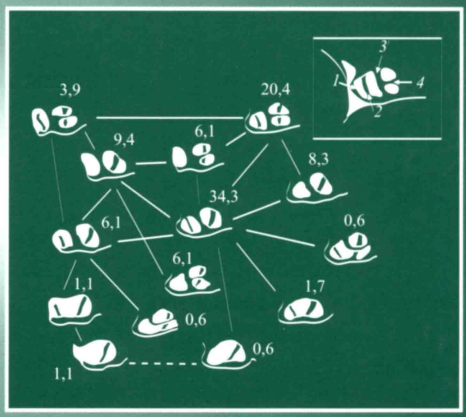




А.Г. Васильев

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФЕНЕТИКИ: НА ПУТИ К ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

А. Г. Васильев

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФЕНЕТИКИ: НА ПУТИ К ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ

Издательство «Академкнига»
Екатеринбург
2005

УДК 574.3 : 575.2 : 591.492
ББК 28.693.36

Васильев А. Г.

В 19 Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. — 640 с.

ISBN 5-93472-096-1

В монографии обобщены теоретические представления в области создания эпигенетических основ современной фенетики, полученных в результате многолетних исследований автора и сотрудников его лаборатории. Вводятся представления о популяционном онтогенезе и популяционной эпигенетике. Обосновывается оригинальная концепция эпигенетического ландшафта популяции и порождаемой им эпигенетической изменчивости. Рассмотрены многочисленные фактические данные по изменчивости фенов неметрических пороговых признаков и индивидуальных фенетических композиций у разных групп беспозвоночных и позвоночных животных, а также ряда модельных видов растений. Дано бинарное определение мерона, пересмотрено представление об архетипе и обоснована необходимость создания популяционной мерономии.

Книга представляет интерес для профессиональных эволюционистов, морфологов, фенетиков, генетиков, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов, а также широкого круга читателей, которым не безразличны проблемы эволюционной и популяционной биологии развития и морфологии.

Табл. 76, Рис. 114, Библиограф. 840 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук *И. М. Хохуткин*

Рецензенты:
профессор, доктор биологических наук *Ю. И. Новоженов*
профессор, доктор биологических наук *Г. И. Таршис*

Материалы монографии подготовлены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 04-04-48532, 04-04-96100 р2004урал), целевой программы Президиума УрО РАН "Поддержка междисциплинарных проектов, выполняемых в содружестве с учеными СО и ДВО РАН" и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ по гранту РИ-112/001/249.

ISBN 5-93472-096-1
© А.Г. Васильев, 2005

ПРЕДИСЛОВИЕ: ОБРАЩЕНИЕ АВТОРА К ЧИТАТЕЛЮ

Уважаемый коллега! Книга, которую Вы держите в руках, представляет собой попытку авторского разъяснения содержания современной фенетики, которое существенно отличается от первоначальных представлений в этой области. Однако цель книги не в том, чтобы развенчивать фенетику, начало которой в нашей стране положено замечательными пионерными работами Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.В. Яблокова, Н.В. Глотова и Н.И. Лариной, появившимися в начале 70-х годов XX в. Напротив, автор постарался максимально бережно использовать все полезные достижения, накопленные за последние 30 лет сторонниками этого направления популяционной биологии. Бурное развитие современной молекулярной генетики в конце века, потрясающие открытия в области современной иммунологии и накопленный мировой и отечественной наукой новый фактический материал в эмбриологии и эволюционной биологии развития заставляют коренным образом пересматривать основы существовавшей в XX в. синтетической теории эволюции (СТЭ). Этот процесс уже лавинообразно начался в западной и отечественной науке. Естественно, что новые открытия неизбежно должны были серьезно затронуть и основы фенетики, исходно базировавшейся на СТЭ. В этой связи подчеркну еще раз, что целью книги было не разрушение, а укрепление фундаментальных позиций современной фенетики в свете открытий последнего времени, включая и молекулярно-генетическую попытку реабилитации ламаркизма (Jablonka, Lamb, 1998; Стил и др., 2002; Животовский, 2003; Яблонка, Лэмб, 2003). Книга является не обзором, а, скорее, авторским размышлением и по-

пыткой на доступном материале понять место и роль фенетики в изменившейся научной «картине мира» на рубеже XXI в.

За время тридцатилетних исследований в области фенетики я отчетливо понял, что не важно, кто первым приходит к какой-либо идее и напишет об этом раньше, важно, чтобы твои идеи не ушли с тобой, а достались другим. Хорошо известен эволюционный принцип гетеробатмии А.Л. Тахтаджяна — разной скорости эволюции разных систем и признаков организма, который, как мне представляется, формально может быть распространен и на носителей научного знания — ученых. Мировоззрение разных ученых строится постепенно и независимо пополняется из различных областей, причем в разной степени зависит от последовательности, широты и глубины индивидуальных интересов человека. Это приводит к неравномерному формированию составляющих компонент мировоззрения и разной «продвинутости» исследователей в той или иной области знания. Пусть ваши представления окажутся невольным заблуждением, но они все равно могут кому-либо пригодиться в дальнейшем (Жерихин, 2003). Множество сил ученые затрачивают на то, чтобы дискутировать друг с другом, не стремясь попытаться понять и использовать аргументы коллег-оппонентов из-за «гетеробатмии» процесса научного познания. Сегодня нельзя построить большую теорию в одиночку, нужно изменить технологию научного строительства и наряду с собственными идеями стремиться максимально бережно использовать представления других коллег и предшественников. Очевидно, что ученые прошлого, как бы их ни критиковали несогласные с ними и преуспевшие в этом современники, были в большинстве своем очень умными людьми, а их зачастую полузабытые (благодаря усилиям нетерпимых «коллег») мысли — сокровищница, которой нельзя, да и опасно, пренебрегать.

Усиливающаяся специализация знания, в том числе и биологического, требует наладить обязательный процесс междисциплинарной интеграции. Особенно важно сегодня находить общие аналогии и выстраивать познавательные мостики между разными науками, как это планировал осуществлять А.А. Богданов с помощью тектологии — всеобщей теории организации (Малиновский, 2000). Для познавательного прогресса необходима организационная интегрирующая связь между молекулярной генетикой, эмбриологией, клеточной биологией, морфологией, популяционной и эволюционной экологией, включая палеонтологию и филоценогенетику (Жерихин, 2003). Это, конечно, тривиальные утверждения, но желание строить не разъединяющую, а объединяющую теоретическую основу приходит не сразу и должно созреть.

Оказалось, что фенетика имеет сложную, иерархически соподчиненную структуру, как и проблема индивидуального развития. Многие теоретические представления, изложенные в книге, не традиционны, поэтому сразу согласиться с автором нелегко. Эта книга является в известном смысле отражением

моего мировоззрения. Она построена как всякое здание: одна часть, опираясь на другую, обеспечивает его целостность на общем фундаменте. Если возникло резкое несогласие или раздражение от непонимания или неприятия авторской позиции, не спешите с возмущением захлопнуть книгу. Потерпите, пожалуйста, постарайтесь использовать главный принцип познания С.В. Мейена — «принцип сочувствия». Возможно, дальнейшие примеры и теоретические построения убедят Вас в правильности контуров здания фенетики, и оно не рассыплется после прочтения книги как карточный домик.

Полагаю, что пора извлекать все полезное из достижений самых разных наук. Что-то из фактов и теорий время оставит, а что-то отбросит, чтобы вновь использовать, когда в этом появится необходимость. Даже если после прочтения книги мои аргументы не покажутся убедительными, время не будет потрачено зря, поскольку у Вас, дорогой читатель, возникнет идея, как можно разрушить мое здание и на обломках построить новое. Попробуйте тогда разрушить выстроенное мной здание фенетики. Думаю, что это меня вполне устроит, хотя ломать — не строить. Мне, однако, ни разу с 1975 г. не удавалось его полностью разрушить, но перестраивалось и пристраивалось многое. После этого подумайте и внесите поправку в свои представления о современной фенетике. Подумайте и о новом популяционном направлении — популяционной мерономии, о котором я пишу в книге. Скорее всего, всем вместе нам удастся найти верный путь.

С уважением,
Алексей Васильев

«Лучшее подтверждение правильности модели в невозможности ее опровергнуть»

К.С. Холинг

ВВЕДЕНИЕ

В последние несколько лет поразительные открытия в областях биологии развития, иммунологии и молекулярной генетики привели к тому, что зашатались устои синтетической теории эволюции (СТЭ), которая вплоть до конца XX в. считалась компромиссным развитием классической дарвиновской теории в союзе с популяционной генетикой и являлась в умах современников украшением и гордостью биологии. Большинство молодых биологов в начале 70-х годов прошлого века считали книги Джулиана Хаксли («The Modern synthesis of Evolution»), Эрнста Майра («Зоологический вид и эволюция»), Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.Н. Воронцова и А.В. Яблокова («Краткий очерк теории эволюции») своеобразными биологическими «библиями» СТЭ. Однако порожденная классической генетикой и построенная на центральной догме ДНК->ДНК->РНК->Белок молекулярная биология в конце XX и начале XXI в. неожиданно для всех оказалась в стане противников неодарвинизма и СТЭ (Jablonka, Lamb, 1989, 1998). Молекулярные биологи и генетики, если и не отказались от центральной догмы, то иначе трактуют ее структурные блоки и переходы между ними (Инге-Вечтомов, 2000, 2003, 2004). Более того, многие молекулярные генетики начали атаку на СТЭ под флагом «молекулярного ламаркизма», как метко определил это направление Ю.В. Чайковский.

И опять, как и в начале XX в., мы стоим на пороге создания новой общей теории эволюции. Обрушение значительной части «здания» СТЭ в наши дни вновь открыло научный горизонт биологии, который был плотно закрыт более половины века для иных эволюционных теорий, кроме неодарвинизма.

Следует согласиться с тем, что давление господствующей парадигмы и существующих догм на умы биологов всегда и во все времена было велико (Чайковский, 1990), и такой автоконформизм был почти непреодолимым барьером для новых теорий. В России это имело специфические формы внешнего давления. Достаточно вспомнить, как К.А. Тимирязев и М.А. Мензбир буквально насаждали дарвинизм в университетах России, а затем Т.Д. Лысенко и И.И. Презент трагически внедряли «творческий дарвинизм» (Бабков, 2000). Сегодня возникла уникальная ситуация, наблюдавшаяся в биологии как науке еще в начале XX в., когда почти на равных конкурировали дарвинизм, ламаркизм, номогенез, мутационная теория Де Фриза, жоффруизм (идея эволюции за счет изменения зародышей), витализм Г. Дриша и множество иных теоретических вариаций эволюционной идеи. Более того, при внимательном рассмотрении существовавших и существующих эволюционных теорий, в свете все тех же последних потрясающих открытий молекулярной биологии, а также достижений нелинейной неравновесной термодинамики и теории систем очень многое в них оказывается современным и весьма полезным для новых эволюционных построений. Однако, как показывает печальный исторический опыт, сторонники того или иного эволюционного направления часто совершенно непримиримы к оппонентам и стремятся любыми способами доказать свою правоту. Особенно хорошо известны длящиеся почти в течение всего XX в. непримиримые споры неодарвинистов, неоламаркистов и номогенетиков.

С.В. Мейен, пытаясь проложить путь номогенетическим представлениям, предложил «принцип сочувствия», который в упрощенном изложении состоит в стремлении понять оппонента, осознать все его аргументы, попытаться встать на его позицию и сопоставить со своей собственной линией, и лишь только после этого высказывать ему свои возражения, если они справедливы. Однако в дискуссии сторонников трех ведущих теорий эволюции по-прежнему используются приемы, которые далеки от соблюдения «принципа сочувствия». Даже глубоко уважаемый и почитаемый мной теоретик Ю.В. Чайковский — яркий представитель и сторонник идеи номогенеза, блестящий ученик С.В. Мейена, наиболее корректно препарирующий теоретические изъяны своих оппонентов дарвинистов и сочувственно относящийся к классическому ламаркизму, по-видимому, склонен, без всякого «сочувствия» и аргументации, отбросить из теории линию жоффруизма. При этом под современным жоффруизмом (линией Жоффруа де Сент-Илера) он усматривает современную эпигенетику. Мало того, что эпигенетика так же может быть отнесена к жоффруизму, как и к ламаркизму, номогенезу и дарвинизму, вместе взятым, но при этом отметается такое важное обстоятельство, что именно эпигенетическая теория эволюции (Шишкин, 1984 а, б, 1987, 1988) и современная эпигенетика (Гилберт и др., 1997; Zuckerkandl, 2002) лежат в русле молекулярно-генети-

ческих достижений, которые привели к кризису неодарвинизма и позволили, наконец, вывести ламаркизм и номогенез из тени критического неприятия современниками-неодарвинистами.

В настоящее время становится все более понятно, что в каждой из теорий эволюции имеются верные блоки, которые никем не оспариваются и могут быть взаимно дополнены и использованы этими направлениями. Мне представляется, что вполне возможно найти компромиссное и одновременно инвариантное решение и осуществить рациональное объединение всех базовых теорий эволюции в одну композиционную эволюционную теорию. Поэтому единственный здравый путь выхода из кризиса СТЭ состоит не в непримиримой борьбе этих теорий, а именно в создании общей теории эволюции — ОТЭ или GET (general evolution theory) на основе модифицированной эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина, включающей элементы теорий неодарвинизма, неоламаркизма, номогенеза и др. Это не означает, что эпигенетическая теория «подомнет» под себя все остальные, поскольку эпигенетические процессы фундаментальны, объективны и обязаны служить базисом любой теории эволюции.

Должен сказать, что я был заранее готов к восприятию положений эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина (1984 а, б, 1988) и даже пытался сформулировать некоторые близкие представления (Васильев, 1982, 1984 а, б, 1988, 1990). Незадолго до этого я прочитал статью П. Олберча (Alberch, 1980), где излагались взгляды, удивительно близкие моим собственным. Некоторые из этих аргументов были высказаны затем и М.А. Шишкиным, причем независимо от П. Олберча. Многие примеры, приведенные М.А. Шишкиным, давно уже лежали и в моей «научной копилке». Все это окончательно убедило меня в том, что если три разных человека независимо пришли почти к одному и тому же, то истина должна лежать где-то не так далеко.

Поскольку мои взгляды не исчерпывались работами этих авторов, а их теоретические исследования существенно дополняли мои, то я попытался сформулировать объединенный вариант представлений, который мне показалось правильным назвать «популяционной эпигенетикой». Однако в 90-х годах XX в. мне не удалось все это воплотить в компактном издании, что оказалось в целом не так уж плохо, поскольку только сейчас появились открытия в молекулярной биологии, которые позволили говорить о молекулярно-генетическом фундаменте эпигенетики и собственно популяционной эпигенетики.

Первые попытки опубликовать популяционно-эпигенетические представления были предприняты мной в Материалах III Всесоюзного совещания по фенетике популяций еще в 1985 г. и в 1988 г. в сборнике «Фенетика природных популяций» в статье под названием «Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции» (Васильев, 1988). Следующая попытка публикации этих взглядов была осуществлена благодаря коллегам

из киевского Института зоологии в 1992 г., которые любезно издали мой небольшой препринт под названием «Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих» (Васильев, 1992). Однако эти публикации были малотиражными, труднодоступными и прочитали их, вероятно, немногие. Например, в замечательной книге и статье Д.Л. Гродницкого (2001 а, б), посвященным эпигенетической теории М.А. Шишкина, неоднократно подчеркивалось, что на эту теорию не было никакой реакции: она как бы повисла в воздухе. Мою реакцию на работы М.А. Шишкина автор просто не заметил. Однако это совершенно неудивительно, поскольку и на мои скромные попытки привлечь внимание к этой теории реакции почти не было.

Должен признаться, что, начиная с 1975 г., я целенаправленно собирал факты и проверял многие собственные и чужие гипотезы в области популяционной эпигенетики. Сначала это были взгляды К.Х. Уоддингтона (1947, 1964), а затем теории М.А. Шишкина (1984 а, б, 1987, 1988) и П. Олберча (Alberch, 1980, 1982, 1985). Большое впечатление на меня произвели работы Б.Л. Астаурова (1974), посвященные феногенетике дрозофилы и закономерностям изменчивости билатеральных структур. Серьезное влияние на мое мировоззрение оказали и работы С.В. Мейена (1975, 1988). Оказалось, что многие номогенетические представления естественно и непротиворечиво укладываются в русло эпигенетических представлений. Постепенно «картина мира» дополнилась осознанием роли нелинейных неравновесных процессов в морфогенезе и эволюции, что было почерпнуто из работ Э. Бауэра (1935), И.Р. Пригожина (1980) и Л.В. Белоусова (1987). Однако все эти годы, я редко высказывал и публиковал свои соображения, поскольку они кардинально расходились с доминирующими позициями СТЭ и, по-видимому, не могли быть ни опубликованы, ни услышаны коллегами. Более того, я сам был настолько «зарегулирован» СТЭ, что вначале весьма сомневался в собственной правоте и накапливал факты и аргументы как в пользу, так и против своих идей. Сегодня, однако, ситуация кардинально изменилась: эпигенетика и эпигенетические процессы получили надежное обоснование в молекулярно-генетических исследованиях. Подробнее эти аспекты рассматриваются в главе 2.

В последние годы стремительно формируется новое направление исследований, базирующихся на объединении представлений биологии развития, морфологии, молекулярной биологии и эволюционной биологии, которое шутливо было названо Брайаном Халлом «Evo-Devo» от «Evolution and Development» — «Эволюция и Развитие» (Hall, 2000). Сегодня это мощное и перспективное направление исследований. Основателями эволюционной биологии развития, которая в последние годы проходит в русле «Evo-Devo», были, по-видимому, С.Ф. Гилберт (S.F. Gilbert), Б.К. Халл (B.K. Hall) и Б. Гудвин (B. Goodwin), несмотря на несходство их научных интересов и установок. В этих исследованиях

на передний план выходит сознательно игнорировавшаяся в начале становления генетики область — биология развития, рассматривающая морфогенез на разных его этапах и уровнях организации. Необходимость обращения от проблем передачи наследственной информации к проблемам реализации наследственной информации в ходе индивидуального развития задолго до этого подчеркивал академик Б.Л. Астауров (1965, 1967, 1972, 1974), который всегда проблемы развития, морфологии и генетики видел в неразрывной связи и с нетерпением ожидал наступления такого синтеза.. Он писал:»...несмотря на очевидность того, что наследственность и развитие лишь разные аспекты в познании одной и той же биологической конкретности, ибо наследственность реализуется через развитие и генотип непрерывно связан с фенотипом, мысль тщетно пыталась объединить эти разные стороны предмета единой концепцией» (Астауров, 1967, с. 181)». И далее: «Я твердо уверен, что именно решение проблем осуществления наследственной информации в процессах индивидуального развития, проблем генетики развития, стало сейчас направлением главного удара не только генетики, но и всей современной биологии.» (Астуров, 1972, с. 547). Возникновение синтетического научного направления «Evo-Devo» на рубеже веков можно считать символичным и ожидать, что именно на его основе способна возникнуть ОТЭ — общая теория эволюции. В этом отношении популяционная эпигенетика и фенетика, о которых пойдет речь в книге, тесно примыкают к линии «Evo-Devo» и опираются на представления Б.Л. Астаурова об особой форме изменчивости, которая обусловлена не генотипом, не внешней средой, а стохастическими процессами механики развития.

Возникновение идеи. С чего все началось? В 1975 г. мне посчастливилось в Институте экологии растений и животных послушать доклад московского энтомолога и эволюциониста Г.Х. Шапошникова, посвященный экспериментальному формообразованию у тлей, на одном из последних научных семинаров, которым лично руководил академик С.С. Шварц. Этот пример я обнаружил позднее в одной из первых публикаций М.А. Шишкина, посвященных эпигенетической теории эволюции. Использовал в своей книге этот пример и недавний популяризатор эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина — Д.Л. Гродницкий (2001 б). Сегодня этот пример является классическим. Коротко напомню суть опытов и их результаты.

Большинство видов тлей являются клонально-панмиктическими животными, у которых в течение сезона чередуются клональные партеногенетические вегетативные поколения, а в конце сезона обычно формируется панмиктическая генеративная фаза и осуществляется половое размножение. Г.Х. Шапошников поместил «изогенное» клональное потомство от самки, принадлежащей одной расе тлей, на листья растения-хозяина, на котором обитает другая раса этого вида. Параллельно была произведена точно такая же пересадка представителей другой

расы со своего растения на листья другого растения-хозяина, на котором обитали представители первой расы. Другими словами, был осуществлен взаимный перенос исходных рас в чужую среду обитания. В первых поколениях наблюдали высокую смертность, а к концу сезона смертность экспериментальных тлей уже была сопоставима с контрольными группами, которые обитали на собственных растениях-хозяевах. Оказалось, что обе экспериментальные группы тлей параллельно морфологически изменились в направлении приобретения фенотипа той расы, которая исходно населяла данное растение. Они фактически поменялись фенотипами, и эти измененные фенотипы сохранялись на следующий год, развиваясь из отложенных яиц. За один сезон таким путем было осуществлено экспериментальное формообразование, которое сопоставимо с появлением новых подвидов (некоторые оптимистически настроенные авторы, включая С.В. Мейена и Д.Л. Гродницкого, полагали, что речь идет об экспериментальном видообразовании).

Эксперименты с тлями весьма удивили Станислава Семеновича Шварца, который в обсуждении подчеркнул, что результаты опытов Г.Х. Шапошникова явно противоречат синтетической теории эволюции, затем он задумался и после небольшой паузы вдруг заключил: «Возможно, мы находимся на новом витке неоламаркизма». Сам академик, как мне было известно, обычно придерживался в своих рассуждениях традиционных взглядов в рамках неодарвинизма, писал о гомеостатических колебаниях генетической структуры популяции, в которых важнейшим фактором считал естественный отбор. Поэтому слова Шварца прозвучали для меня весьма неожиданно и заставили серьезно задуматься.

Первое мое решение было таково: каждая особь, попавшая в агрессивную среду, имеет тот же набор потенциальных программ развития. Уподобление фенотипов одной расы фенотипам другой и наоборот, причем в течение одного сезона, — это закономерное массовое явление и может быть неоднократно повторено. Поэтому обнаруженное явление носит программированный характер, и оба пути развития (две характерные траектории морфогенеза по К.Уоддингтону) должны заранее присутствовать у обеих рас как программы, но не в активированном, а в заблокированном виде. Отбор имеет место, но отбор, скорее, не генотипов (это клональное партеногенетическое потомство одной самки), а отбор реализованных траекторий развития, или морфозов по И.И. Шмальгаузену. Поскольку набор токсичных для животных алкалоидов у разных растений-хозяев различен, то требуется одновременно переключить и тканевые биохимические процессы, чтобы компенсировать их вредное эколого-физиологическое влияние. В норме, т.е. на исходных растениях-хозяевах, этот потенциально возможный биохимический путь связывания нетипичных алкалоидов эпигенетически заблокирован. Вопрос заключался в том, как происходит этот процесс разблокирования скрытой информации и параллельно блокируется прежний путь? Важно, что животные, способные активно проти-

востоять биохимическому удару со стороны нового растения-хозяина, т.е. «модификанты», мог/т просуществовать и оставить потомство с возможностями, приобретенными от родителя. Те особи, т.е. пути развития, которые тиражируются с большей численностью, — более адаптированы к новой среде.

Массовые направленные мутации, вероятно, тоже возможны по аналогии с открытым относительно недавно японским ученым Тонегавой явлением гипермутагенеза при формировании иммунных ответов у эукариот. Однако рассмотренный процесс перестройки у тлей так быстро осуществляется (в физиологическом масштабе времени), что выглядит, скорее, как модификационное явление. Апомиксис предполагает в целом возможность быстрых молекулярно-генетических перестроек, что может отчасти объяснить скорости преобразований. Известно также, что у тлей был обнаружен эндомейоз, но он не объясняет стремительное направленное изменение морфологии тлей на новом растении и возможность направленного разблокирования (или создания заново) биохимических антитоксических возможностей. Эффективность, массовость, высокая скорость, направленность и предсказуемость наблюдаемых у тлей процессов заставляют предполагать закономерный регуляторный характер трансформаций фенотипа, т.е. их эпигенетическую природу.

Отсюда следовал простой принцип: *все особи в популяции должны иметь общий набор программ или основных траекторий развития, которые имеют совершенно разные вероятности осуществления.* Одни пути развития реализуются очень часто и могут считаться нормальными, другие — очень редко и фактически являются аберрантными путями онтогенеза. При смене растения-хозяина у тлей произошли постепенное усиление путей развития, бывших аберрантными, до нормальных и перевод бывшей нормы в разряд аберраций. Естественно, определенный путь развития — морфогенеза — приводит к определенному фенотипу. Распространение и усиление нового пути индивидуального развития, сопряженного с биохимической возможностью защищаться от поражающего действия среды на новом растении-хозяине, привело к смене морфогенеза и, следовательно, фенотипа. Поскольку тли этих «рас» на их растениях-хозяевах существуют многие тысячи лет, они отработали поливариантную систему развития и могут тот или иной путь попеременно реализовывать. Морфологические различия при этом оказываются так велики, что послужили основанием для предположения о «рукотворном» экспериментальном видообразовании у тлей. На самом деле видообразования в течение одного или двух сезонов не происходит, а постепенно тиражируется и усиливается необходимый для данной среды крайне редкий или даже латентный путь развития. Отдельные тли являются не генотипами-кирпичиками, каждый из которых детерминирует свою конкретную индивидуальную программу развития, а напротив, каждая особь имеет общий для популяции потенциальный спектр подпрограмм развития с заданной гено-

типом поливариантностью морфогенеза. Так или примерно так мне увиделось в те далекие годы объяснение этого феномена у тлей с позиций эпигенетической концепции К. Уоддингтона.

Традиционное объяснение этих явлений генетиками 70-х годов XX в. смотрелось бы иначе. У тлей изначально действительно сходные и почти идентичные генотипы, поэтому за счет эндомейоза эти партеногенетические особи имеют необходимый резерв наследственной изменчивости для отбора. Однако, с одной стороны, кажется крайне маловероятным такой высокий уровень мутационного процесса за счет эндомейоза, а с другой, совершенно невероятно, чтобы измененные фенотипы точно морфологически соответствовали представителям аборигенных рас, которые исходно обитали на растении-хозяине. Эта обратимость и скорость преобразований явно выходят за рамки объяснений, допустимых СТЭ. Феномен в рамках СТЭ считается необъяснимым и малопонятным, поэтому обсуждать его просто не имеет смысла, так же как и эволюционные преобразования, например, агамных форм (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1977).

Современные генетики рассуждали бы иначе. Вероятно, мутационные процессы у тлей существенно усиливаются транспозицией мобильных диспергированных генетических элементов (МДГЭ или МГЭ), приблизительно так, как это происходит у дрозофил в ответ на тяжелый тепловой шок (Васильева, Ратнер, Забанов и др., 1995; Васильева, Юнакович, Ратнер и др., 1995). Возможно, что эпигенетические перестройки генома в физиологическом режиме времени могли активировать заблокированные единицы транскрипции, включить определенные генетические сети и привести к параметризации морфогенетических процессов, приводящих к определенному фенотипу. Другими словами, у части особей стресс, вызванный попаданием в новую среду, вызывал адекватную перестройку генома за счет мобильных элементов генома в физиологическом режиме времени, что и было подхвачено отбором. Такое гипотетическое объяснение в общих чертах меня уже устраивает, как более правдоподобное. Однако, это объяснение напоминает «пресловутый» феномен «приобретенного наследования» признаков, т.е. есть явно лежит в русле ламаркизма и вряд ли было бы принято сторонниками СТЭ в те годы.

Л.А. Васильева, открывшая связь транспозиций МДГЭ, вызванных тяжелым тепловым шоком в чувствительный период развития дрозофилы, с морфогенетической экспресией мутации *radius incompletus* — прерванной второй радиальной жилки на крыле, далеко не сразу решилась доложить об этом научному сообществу. На II Всесоюзном совещании по эволюции в 1990 г. она сообщила во время своего доклада о том, что только после многократных экспериментов и при неоднократном визуальном подтверждении характерного изменения расстановки транспозонов по сайтам хромосом у личинок сублиний, под-

вергнутых тепловому шоку, написала об этом феномене «приобретенного наследования», используя, однако, традиционные для генетики термины.

Рассмотренный выше пример быстрого направленного формообразования у тлей, таким образом, может быть объяснен лишь с учетом эпигенетической регуляции процессов морфогенеза. С позиций классической СТЭ это явление, по-видимому, необъяснимо. Размышляя над словами С.С. Шварца, я понял, что все особи в популяции должны иметь общий сходный спектр вероятных аберрантных путей развития. Индивидуальные молекулярно-генетические особенности их не исключают, поскольку эпигенотип устойчив к различного рода помехам со стороны внешней и внутренней среды (Уоддингтон, 1964, 1970). Однако, обсудить эту мысль с академиком С.С. Шварцем мне уже не удалось, поэтому я стал собирать литературу и факты за и против моей гипотезы. Перечитал работы К.Х. Уоддингтона и предположил, что в популяции почти для всех ее особей существует единый эпигенетический ландшафт. Затем обнаружил примеры закономерной направленной изменчивости проявления билатеральных структурных элементов черепа у полевок разных сезонных генераций: весенних, летних и осенних. Сначала я не понял природу этих ежегодно повторяющихся явлений киральности (направленной асимметрии) билатеральных структур в популяции, но постепенно, изучая изменчивость проявления неметрических признаков у животных и растений получил большой набор фактов, который не только не опровергал мою гипотезу, но, скорее, утвердил в том, что мои холистические (композиционистские) представления похожи на истину значительно больше, чем только редукционистские аргументы. Все это привело меня к представлениям о популяционном онтогенезе, эпигенетическом ландшафте популяции и порождаемой им эпигенетической изменчивости (Васильев, 1985, 1988, 2004), а в конечном итоге о необходимости формирования популяционной эпигенетики как основы фенетики и популяционной мерономии. Все эти аспекты подробно отражены в этой книге.

О чем написано в книге? Это попытка осветить историю становления современной фенетики, рассмотреть молекулярные аспекты эпигенетических и морфогенетических явлений, описать сущность методологии фенетического анализа (редукционная фаза) и архетипического синтеза (композиционная фаза), нацеленного на характеристику внутрипопуляционного и внутривидового биоразнообразия. Все эти подходы основаны на групповом (популяционном) изучении антимерной внутрииндивидуальной или эпигенетической изменчивости неметрических пороговых признаков, фенов и их композиций. Продемонстрирована возможность многомерной визуализации «эпигенетического ландшафта популяции» по комплексу фенов не только как теоретической модели, но и как инструмента, позволяющего выявить в популяциях разных видов животных и

растений альтернативные пути развития, характеризующие эпигенетическую природу популяционного и внутривидового биоразнообразия.

Особое внимание в книге будет уделено проблеме становления популяционной мерономии, в основе которой лежат проявления эпигенетической изменчивости. Будет дано бинарное определение мерона — термина, который предложил С.В. Мейен, но которому он не успел дать строгого определения. В свете развиваемых представлений предлагается пересмотреть представления об архетипе и его сущности с позиций популяционной эпигенетики и мерономии. Предстоит также рассмотреть описанные Н.П. Кренке явление феногенетической изменчивости, и его закон, или «правило родственных отклонений», как его определил С.В. Мейен, но уже опираясь на эпигенетическую концепцию. На основании этих представлений будет сделана попытка дать определение феномену «изменчивости» и соотнести его с внутрипопуляционным биотопическим и биотипическим разнообразием с позиций эволюционной экологии С.С. Шварца.

На страницах книги вкратце будут рассмотрены основы проведения фенетического анализа биоразнообразия природных популяций на внутрипопуляционном и внутривидовом уровнях иерархии и факторов, влияющих на его становление и проявление. Поскольку некоторые из этих примеров были подробно описаны в коллективной монографии «Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход)» (Васильев и др., 2000), здесь они детально не будут рассматриваться. В этой связи будут приведены некоторые примеры, характеризующие эффективность влияния изоляции расстоянием на дифференциацию популяций, хроно-географические аспекты процессов диверсификации популяций грызунов, а также устойчивость фенооблика исходных аборигенных популяций на основе экспериментальной лабораторной проверки.

В то же время в книге будут рассмотрены новые примеры, характеризующие соотношение уровня внутривидовой дифференциации млекопитающих в экологическом ряду видов, ранжированных по степени вагильности и миграционной способности, а также внутрипопуляционное биоразнообразие при фенетическом сравнении структурно-функциональных групп (мигрирующих и оседлых особей, сезонных генераций, населения контрастных биотопов, особей, избираемых при отлове хищными птицами). Будут описаны случаи выявления эпигенетической структурированности популяции по полиморфизму окраски, толерантности к гельминтозам и другие примеры. Предполагается обсудить темпы фенетической диверсификации популяций с учетом возможного влияния эколого-генетических факторов: инсуляризации поселений, изоляции расстоянием, гибридизации, транспозиции мобильных элементов гено-

ма при шоковых экологических воздействиях, акклиматизации, урбанизации и техногенного загрязнения окружающей среды. Кратко будут изложены некоторые теоретические и прикладные аспекты популяционного феногенетического мониторинга экологического состояния популяций в естественных и антропогенных условиях на примере изучения зон с повышенным содержанием радионуклидов на Урале.

Таким образом, основная цель книги состоит в попытке расширить границы фенетики, объединив в нее все области современной феногенетики, популяционной морфологии, нумерической фенетики, фенетики популяций, используя эпигенетические представления при объяснении дискретности и флуктуирующей асимметрии проявления признаков и их состояний — фенов. Важно было показать и методические преимущества фенетики в решении целого ряда актуальных популяционных и эволюционных проблем, а также наметить пути становления новых научных дисциплин: популяционной эпигенетики и популяционной мерономии.

Благодарности. Считаю своим прямым долгом выразить глубокую признательность директору ИЭРиЖ УрО РАН академику В.Н. Большакову за постоянную поддержку моих научных устремлений и исследований, а также сотрудникам моей лаборатории за совместные работы, полезные дискуссии и моральную поддержку. Особую благодарность выражаю моей жене и другу к.б.н. И.А. Васильевой, без доброжелательной поддержки и критических замечаний которой эта книга была бы совсем иной. Благодарю д.б.н. М.А. Шишкина за недолгий, но очень глубокий и крайне полезный для меня разбор основных моментов созданной им эпигенетической теории эволюции и ее обсуждение. Я благодарен чл.-корр. РАН, проф. А.В. Яблокову и чл.-корр. РАН, проф. В.М. Захарову за постоянный интерес и внимание к фенетическим иследованиям, которые проводятся в моей лаборатории, а также за доброжелательную критику и полезные советы. Благодарю за конструктивное обсуждение и проявленное внимание к моей работе чл.-корр. РАН., проф. С.А. Мамаева, чл.-корр. РАН, проф. Н.Г. Смирнова, д.б.н., проф. А.С. Северцова, д.б.н., проф. Н.В. Глотова, д.б.н., проф. Э.А. Гилеву, д.б.н., проф. Н.Д. Озернюка, д.б.н., проф. Ю.И. Новоженова, д.б.н., проф. Г.И. Таршис, д.б.н., проф. О.А. Жигальского, д.б.н., проф. Г.В. Шляхтина, д.б.н., проф. Н.М. Любашевского, д.б.н., проф. И.В. Молчанову, к.б.н. В.И. Стариченко, к.б.н. О.В. Тарасова, к.б.н. М.В. Чибиряка, к.б.н. Е.Ю. Захарову, к.б.н. Е.А. Валяеву, к.б.н. А.С. Баранова, к.б.н. А.В. Валецкого, Ю.К. Галактионова, д.б.н. В.М. Ефимова, д.б.н. Ф.И. Фалеева, д.б.н. И.Я. Павлинова, д.б.н., проф. Н.С. Ростову, д.б.н., проф. Ю.С. Равкина, д.б.н., проф. Ф.В. Кряжимского, д.б.н., проф. В.С. Безеля, д.б.н. В.Д. Богданова, д.б.н. Е.Л. Воробейчика, д.б.н. С.А. Санникова, д.б.н. И.В. Петрову, д.б.н. М.Г. Нифонтову, д.б.н. В.Л. Вершинина, д.б.н. В.Г. Монахова, д.б.н. Г.В. Оленева, д.б.н. Я.Л. Вольпер-

та, д.б.н. Е.Г. Шадрину, д.б.н. В.Е. Сергеева, д.б.н., проф. Д.Б. Гелашвили, д.б.н. И.А. Богачеву, д.т.н. М.Я. Чеботину, д.б.н. Л.С. Некрасову, д.б.н. В.Н. Позолотину, д.б.н. А.В. Трапезникова, д.б.н. И.М. Хохуткина, д.б.н. В.Г. Ищенко, к.б.н. Н.В. Николаеву, к.б.н. П.И. Юшкова, к.б.н. К.И. Бердюгина, к.б.н. Н.Г. Евдокимова, к.б.н. Н.С. Корытина, к.б.н. Ю.Л. Вигорова, к.б.н. В.Н. Ольшванга, к.б.н. М.Г. Головатина, к.б.н. С.В. Шутова и многих других коллег, чьи полезные советы, критические мысли и просто дружеская поддержка помогали мне жить и работать.

Считаю своим долгом высказать самые искренние слова благодарности в адрес рано ушедших от нас академика С.С. Шварца, д.б.н. Л.Ф. Семерикова, д.б.н., проф. Н.И. Лариной, д.б.н. О.А. Лукьянова, к.б.н. А.В. Покровского, к.б.н. В.В. Короны, вклад которых в формирование моего научного мировоззрения считаю неоценимым.

Я благодарен моим добровольным помощникам — студентам Уральского, Воронежского, Саратовского, Карагандинского университетов и всем моим аспирантам, чей труд во многом содействовал подготовке материалов для этой книги. За любезно предоставленные коллекционные материалы для исследований благодарю австрийских коллег доктора Франца Сухентрунка (Dr. F. Suchentrunk), доктора Фридерику Шпиценбергер (Dr. F. Spitzenberger) и Национальный музей Естественной истории Австрии (Naturhistorisches Museum, Wien, Osterreich), а также доктора Анну Банах (Dr. A. Banach) из Варшавского университета (Варшава, Польша).

Благодарю Зоологический музей ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН, а также сотрудников ИЦиГ СО РАН д.б.н., проф. Л.Н. Трут, д.б.н. Л.В. Осадчук, д.б.н. А.В. Осадчука и д.б.н. Л.А. Васильеву за доброжелательную поддержку и ряд очень важных коллекционных материалов, любезно предоставленных мне для совместных исследований.

Многие материалы, положенные в основу книги, были получены автором в исследованиях при поддержке РФФИ в рамках проектов 04–04–48352, 04–04–96100 р2004урал, а также при выполнении целевой программы Президиума УрО РАН «Поддержка междисциплинарных проектов, выполняемых в содружестве с учеными СО и ДВО РАН» и ФЦНТП развития системы ведущих научных школ по гранту РИ-112/001/249.

Глава 1

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНЕТИКИ

Авторское видение современной фенетики опирается на опыт почти тридцатилетних собственных исследований. В этом разделе я постараюсь ограничиться лишь теми основными вехами формирования фенетики, которые для меня сегодня почти очевидны и будут востребованы в дальнейших разделах книги. Здесь будет изложена история возникновения отдельных составных частей фенетики. Должен заметить, что все они, с моей точки зрения, представляют собой единое направление, но исторически возникли почти независимо и в настоящее время традиционно разобщены, а в отдельных случаях даже противопоставляются друг другу. Надеюсь, что по мере прочтения книги у читателя должна сложиться составная картина фенетики как единого научного направления, возникшего на стыке интересов морфологии, популяционной биологии развития, эволюционной экологии, эпигенетики и феногенетики приблизительно так же, как складывается из отдельных мозаичных кусочков картинка «puzzle».

1.1. Предыстория фенетики и ее популяционно-генетические истоки

Основное содержание работы фенетика составляет сравнительное морфологическое исследование, основанное в первую очередь на поиске гомологичных структур. Вероятно, следовало бы начать изложение истории зарождения идей фенетики с типологических представлений великого Аристотеля или сразу перешагнуть к работам Жоффруа Сент-Илера и Оуэна о природе морфологических

гомологий, а затем приняться за обсуждение исследований Линнея о диагностических признаках живых объектов или до некоторой степени противоположных им взглядов основателя морфологии растений — Гете — о законах трансформации. Безусловно, эти представления до сих пор остаются актуальными и отчасти будут обсуждаться в книге. Полагаю, однако, что в таком случае это было бы историей развития не самой фенетики, а собственно морфологии.

Рассматривая историю фенетики, исследователи обычно обращаются к истокам менделизма, и знаменитые дискретные варианты окраски и строения горошин, описанные Грегором Менделем, вполне справедливо выступают в качестве классических фенов (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). Тем не менее во второй половине XIX в., когда Мендель проводил свои, ставшие впоследствии классическими, экспериментальные исследования, ни генетики, ни фенетики формально еще не существовало.

Воспользуемся некоторыми сведениями, приведенными в книге А.В. Яблокова и Н.И. Лариной "Введение в фенетику популяций" (1985). Фенетика, как потенциальная область исследований, могла наметиться лишь после того, как датский генетик Вильгельм Иоганнсен в книге "Элементы точного учения о наследственности " в 1909 г. ввел в употребление две пары терминов: "фен" и "ген", "фенотип" и "генотип". Он предложил и термин "аллель", обозначающий разные состояния одного и того же гена, которые вызывают фенотипические различия. Вероятно, именно с этого момента формально можно говорить о появлении предпосылок возникновения фенетики и ее истоках. Я согласен с точкой зрения А.В. Яблокова и Н.И. Лариной в том, что термин "фен" был предложен В. Иоганнсеном с некоторым ироническим подтекстом. Думаю, что он рассматривался как симметричное понятие для термина "ген", аналогичное паре взаимодополняющих понятий "фенотип" — "генотип". В. Иоганнсен считал, что фен — это некий обусловленный генотипом признак и подчеркивал при этом, что не нужно, однако, понимать фен в том смысле, что фенотип состоит из фенов, как генотип из генов (Яблоков, Ларина, 1985). В своей более поздней работе 1926 г. он определяет генотип как "конституцию обоих гамет, посредством соединения которых образуется организм" (Johannsen, 1926, S. 166; цит. по Кренке, 1933–1935), а фенотип — это "выражение всех проявляющихся свойств особи" (Там же, S. 162).

Термины ген и генотип происходят от греческого слова — возникать, а фен, как и фенотип, вероятно, имеют в основе греческое — выявляю, обнаруживаю (Кренке, 1933–1935). Примечательно, что в энциклопедическом словаре дано краткое определение фена как дискретного, генетически обусловленного признака (СЭС, 1980). Поскольку все признаки в той или иной степени генетически обусловлены (Шмальгаузен, 1966, 1969; Шишкин, 1988), то внешней отличительной чертой фена является его дискретность.

Вероятно, то свойство или состояние признака (понятие "аллель", кстати, подразумевало эти состояния), которое может то появляться, то исчезать у потомков, удачно отражает термин "фен". Изначальное недостаточно серьезное толкование понятия "фен" привело к тому, что этот термин другими авторами лишь подразумевался или входил как составная часть в иные генетические термины (например, полифения, феногенетика). В практике генетики для цели обозначения обусловленного генотипом признака больше прижился термин "аллель" или "аллеломорф (термин предложен В. Бэтсоном), а также собственно фенотип, хотя последний термин, в строгом смысле слова, не является достаточно корректным. Позднее мы вновь вернемся к работам Иоганнсена и обсудим эти аспекты, а теперь обсудим проблему взаимоотношения фенетики и популяционной генетики, которую считают причастной к возникновению английской и российской версий фенетики (Berry, 1963; Berry, Searle, 1963; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1973) и о которых речь пойдет ниже.

Популяционная генетика, по-видимому, берет свое начало от классической работы С.С. Четверикова (1926) "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики", которая была опубликована в одном из первых номеров "Журнала экспериментальной биологии". В ней С.С. Четвериков впервые привел экспериментальные доказательства насыщенности мутациями природных внешне фенотипически однородных популяций дрозофил. Эта работа заложила основы экспериментальной популяционной генетики и стала своеобразным образцом и стратегией проведения последующих популяционно-генетических исследований (Бабков, 1985). Однако западные ученые ссылаются в основном на две краткие работы (тезисы доклада) С.С. Четверикова (Tschetwerikoff, 1927, 1928) на немецком языке, написанные по материалам его статьи 1926 г.

Сергей Сергеевич Четвериков был необычным ярким человеком и выдающимся российским ученым, благодаря усилиям которого возникла и стала известной в мире московская школа эволюционной генетики, к которой, как известно, принадлежали Борис Львович Астауров, Елизавета Ивановна Балкашина, Николай Константинович Беляев, Сергей Михайлович Гершензон, Валентин Сергеевич Кирпичников, Александр Александрович Малиновский, Александр Николаевич Промптов, Петр Фомич Рокицкий, Дмитрий Дмитриевич Ромашов, Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский, Елена Александровна Тимофеева-Ресовская (Фидлер), Сергей Романович Царапкин, бывшие участниками созданного им уникального научного семинара (СООР), (Четвериков, 1982; Бабков, 1985). К этому активно работавшему сообществу московских генетиков принадлежали также и многие другие крупнейшие зоологи, ботаники и генетики: Юрий Александрович Филипченко, Николай Кон-

стантинович Кольцов, Николай Иванович Вавилов, Александр Сергеевич Серебровский, Георгий Дмитриевич Карпеченко, Николай Петрович Дубинин.

С.С. Четвериков вовсе не разделял все редукционистские представления Т.Х. Моргана, но взял за основу его модельные объекты — дрозофил (*Drosophila funebris*, *D. melanogaster*, *D. obscura* и др.). За сравнительно небольшое время с 1923 по 1929 г. С.С. Четвериковым, его учениками и последователями были развернуты обширные работы с использованием природного материала, в результате которых экспериментально были выявилены только на первых этапах исследований более 30 мутаций. Специальными скрещиваниями Четвериков установил, что каждая самка в среднем была гетерозиготна по пяти-шести "хорошим генам" с выраженным морфологическим эффектом (из тех, что были обнаружены), причем все мутации были рецессивными локализованы, кроме одной, в аутосомах. Внешне эти мутации выглядели разнообразно и затрагивали все части тела дрозофилы. По словам С.С. Четверикова: "их значение чрезвычайно неодинаково, простираясь от незначительных уклонений в жилковании или в числе щетинок до нарушений фундаментальных законов структуры организма" (1983, с. 224). Были выявлены классические мутации: aristopedia — на западе принято название aristapedia (появление дистальной части конечности с коготками и другими гомологичными структурами на конце антенны, которая является примером гомеозиса), abdomen rotundum (левостороннее смещение брюшка вдоль продольной оси тела), polychaeta (увеличение числа щетинок на груди и на щитке) и др. Только в конце XX века стало известно, что такие крупные гомеозисные нарушения, как aristopedia, на которые большое внимание обращал Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940), часто связаны с функционированием гомеобоксных "Hox-генов" (Gerhing, 1985).

Исследования четвериковцев показали, что некоторые геновариации (так они предпочитали называть мутации) встречаются крайне редко, а другие "заражают" до 50% самок. Выявлены и географические различия между удаленными популяциями по выраженности отдельных структур, например установлено, что "среди геленджикского населения (дрозофил. — А.В.) средний тип некоторых признаков (например, число грудных макрохет) несколько отличен от берлинских, что уже указывает на определенную географическую, расовую изменчивость, обусловленную географической изолированностью этих двух популяций и разным процессом геновариационной изменчивости в каждой из них" (Четвериков, 1926, с. 53).

С.С. Четвериков, будучи профессиональным энтомологом, при изучении геновариаций у разных видов дрозофил заметил явление, которое ранее в 1920 г. обнаружил и описал Н.И. Вавилов при изучении параллельных рядов изменчивости нормальных признаков у культурных растений как закон "гомологических рядов в наследственной изменчивости" (Вавилов, 1920; цит. по Вавилов,

1965), а позднее, в 1935 г., Н.П. Кренке развил в ботанике как закон "родственных отклонений" (Кренке, 1933–1935). По мнению Четверикова, "...особенно интересно и важно отметить тот факт, что некоторые из ..."биологически безразличных" геновариаций, случайно возникающих среди нормального населения какого-либо вида, иногда соответствуют "нормальным" признакам соседних видов или даже родов и семейств." (Четвериков, 1926; цит. по Четвериков 1983, с. 177). Далее он приводит конкретные примеры: "Так, характерное у *Dr. ampelophila* для gv. "black" (gv. — геновариация. — А.В.) потемнение окраски тела является нормальным признаком для вида *Dr. funebris*, отсутствие поперечной жилки (gv. "crossveinless") служит характериным отличительным признаком для близкого к Drosophila семейства Astelidae, загнутые на концах вниз крылья, встречающиеся у ряда геновариаций ("depressed", "curved"), являются в то же время отличительным родовым признаком рода Stegana (сем. Drosophilidae) и т.д." (Там же, с. 177). В заключение Четвериков подчеркивает, что наличие такого рода проявлений изменчивости доказывает существование общих геновариационных механизмов и путей возникновения этих отклонений у разных видов: "Едва ли кому придет в голову видеть в этих характерных для указанных видов и родов "нормальных" признаках уродства, а потому нет основания считать их за уродства и в том случае, когда они проявляются внезапно, как геновариации, у видов, нормально их не имеющих. Напротив, подобные факты способны только укрепить в нас убеждение, что признаки, подобные вышеуказанным, могли возникнуть в соответствующих семействах, родах и видах совершенно тем же путем, каким они в настоящее время, на наших глазах, возникают у исследуемых нами видов, т.е. геновариационно" (Там же, с. 177). В дальнейшем при становлении российской и английской ветвей фенетики, которые опирались на популяционную генетику, эти соображения С.С. Четверикова, однако, не были учтены, и основное внимание исследователей было нацелено на рассмотрение внутривидовых популяционных проявлений дискретных вариаций и возобладала идея использования изучения полиморфизма при сравнении природных популяций, предложенная А.С. Серебровским (1927, 1970) и Ф.Г. Добржанским (Dobzhansky, 1937, 1951, 1970) для их косвенного генетического сравнения.

Работами Д.Д. Ромашова и Е.И. Балкашиной (учеников Четверикова) было обнаружено множество случаев мутаций, которые "неправильно" наследовались, отклоняясь от типичных менделевских отношений, причем часто они давали при скрещиваниях непостоянные числовые отношения (Ромашов, Балкашина, 1929). Это резко отличалось от тех результатов, которые были представлены в отчетах о работах школы Т.Х. Моргана: там приводились лишь редкие случаи такого отклонения от простых менделевских соотношений (Morgan et al., 1925 и др.; цит. по Бабков, 1985). Ромашов и Балкашина заметили, что большинство

таких "неправильно" наследующихся мутаций, которые им стали известны, в работах моргановской школы просто не были приведены, т.е. "очевидно, детальное изучение каждого "отступления" не входило в задачи лаборатории Моргана и поэтому такие изменения обычно не сохранялись" (Ромашов, Балкашина, 1929, с. 145; цит. по Бабков, 1985, с. 41). Принципиальным различием четвериковской и моргановской школ оказался именно этот момент. По словам В.В. Бабкова: "в ходе выяснения причин нерегулярностей в наследовании четвериковцы разработали основные принципы фенотипического осуществления генов; здесь проявились их широкие экологические интересы и системный подход....Напротив, члены дрозофильной группы Моргана вообще исключили из рассмотрения этот материал как не подходящий для решения их основной задачи — разработки механистической линейной модели хромосомы. Это указывает на их редукционистскую методологию..., которая дала им возможность сконцентрировать внимание на проблеме наследственной передачи, не принимая в расчет проблемы наследственного осуществления" (Бабков, 1985, с. 41). В следующем разделе мы коснемся этой проблемы еще раз и попытаемся показать, что в основе стремления Т.Х. Моргана и некоторых его последователей уйти от проблем биологии развития и феногенетических исследований лежали достаточно серьезные причины, а не только желание сосредоточиться на законах передачи наследственной информации.

Завершая этот вводный раздел, следует подчеркнуть, что российская четвериковская школа популяционной генетики заметно отличалась от западной ветви популяционной генетики Моргана, Добржанского, Стертеванта, Фишера, Райта, Холдейна, поскольку стремилась использовать в своих представлениях феногенетические аспекты и модель полей действия генов, почти полностью игнорируемые западной ветвью генетики, опиралась на идею существования генотипической среды и массовости геновариаций в природных популяциях, а также традиционно связывала свои концепции с экологическими и эволюционно-историческими представлениями. Поскольку популяционная генетика в традициях четвериковской школы совмещала лабораторные эксперименты с изучением природных популяций и работала с дискретными геновариациями, неудивительно, что у Н.В. Тимофеева-Ресовского, автора терминов "пенетрантность" и "экспрессивность", в ходе дискуссии с коллегами-учениками: зоологом А.В. Яблоковым и генетиком Н.В. Глотовым, возникла мысль о возможности косвенной генетической характеристики популяций при использовании элементарных, дискретных, далее не подразделимых на большом материале вариаций признаков — фенов. Это многообещающее направление они решили назвать "фенетика популяций".

Далее мы детально рассмотрим историю становления российской фенетики популяций и ее английской версии, но прежде должны определить, так

ли безупречна была научная платформа фенетики — популяционная генетика в объяснении эволюционного процесса и может ли только популяционная генетика без привлечения биологии развития, морфологии, феногенетики и молекулярной биологии претендовать на абсолютное лидерство в изучении и объяснении эволюции, которым она владела на протяжении второй половины XX в.? В последние годы на западе появилось множество критических работ, написанных генетиками, биологами развития, эволюционистами и молекулярными биологами, которые убеждают читателя в том, что роль популяционной генетики в монопольном объяснении эволюции была переоценена современниками (см. Гилберт и др, 1997). Постараемся в этом разобраться, пытаясь быть максимально объективными.

1.2. Переоценка роли популяционной генетики в объяснении эволюции

Прежде чем говорить о том, как исторически в процессе становления синтетической теории эволюции была переоценена роль популяционной генетики при объяснении эволюционных явлений, следует коротко сказать о тех ученых, которые существенно повлияли на формирование такой ситуации. Главными персоналиями в этом научном «перегибе» были, по-видимому, Томас Хант Морган и его прямой ученик Феодосий Григорьевич Добржанский (Гилберт и др., 1997).

Томас Хант Морган (1866–1945). Огромную положительную роль в развитии генетики как науки сыграли экспериментальные исследования Томаса Ханта Моргана на классическом объекте — *Drozophila melanogaster*. На выбор этого объекта его натолкнули работы, выполненные в лаборатории Кастла в 1902 г., где дрозофилы использовались в совершенно ином назначении. В 1911 г. Т.Х. Морган впервые выступил с теорией сцепления генов в хромосомах. Он по праву считается основным творцом хромосомной теории наследственности, хотя первые доказательства роли хромосом в процессах наследственной передачи и осуществления признаков, а также параллельности этим процессам менделевских закономерностей при наследовании хромосом в ходе образования половых клеток и оплодотворении, вероятно, дали цитоэмбриологические работы Бовери и Сэттона (Астауров, 1965). Эти работы, однако, часто умалчиваются в пересказе истории генетики. Вскоре гипотеза «Бовери-Сэттона» подтвердилась многочисленными фактами, и абстрактный гибридологический анализ из области формально-математических расчетов, таким образом, был поставлен на твердую фактологическую основу (Астауров, 1965). Хромосомная теория сразу нацелила исследователей на то, где следует искать молекулярную природу генетических явлений, породив цитогенетику и ориентировав молекулярную генетику. Как хорошо известно, Морган и его учени-

ки первыми разработали основы экспериментального генетического картирования хромосом, используя явление кроссинговера, и внесли огромный вклад в создание школы экспериментальной генетики во всем мире.

Следует напомнить, что Томас Хант Морган был изначально известен как эмбриолог и очень много сделал для становления механики развития и будущей биологии развития. Он, в частности, видоизменил известные опыты Вильгельма Ру и Оскара Гертвига с выращиванием лягушек из отдельных бластомеров, дававшие противоречивые результаты: в опытах Ру из отдельных бластомеров получались полуэмбрионы, а в опытах Гертвига — целые, но несколько деформированные эмбрионы.

Морган поставил опыты строже. Зная, что нижняя часть яйца лягушки всегда тяжелее верхней, на стадии появления двух бластомеров он их разделил. Один бластомер помещал в водную среду в свободном положении, а второй переворачивал и ставил «на голову». В итоге в серии опытов свободно плававшие бластомеры сформировали полуэмбрионы (левые или правые в зависимости от того какой бластомер был взят), как это было и в опытах Ру, а перевернутые бластомеры давали целые, но очень мелкие особи, как наблюдалось в основном в экспериментах Гертвига. Таким образом, Морган одним из первых доказал, что перераспределение содержимого бластомеров может приводить к переключению хода индивидуального развития. Известны и другие изящные экспериментальные работы Моргана по изучению регенерационных способностей дождевого червя и планарий.

Таким образом, Морган был талантливым зоологом-экспериментатором, эмбриологом и генетиком в одном лице. В 1923 г. он был избран иностранным чл.-корр. Российской АН, а в 1932 г. — иностранным почетным членом АН СССР. В 1927–1931 гг. он был Президентом Национальной академии наук США. Однако в середине 20-х годов Морган решительно выступил против эмбриологии, считая ее устаревшей, и твердо стал отстаивать генетику и ее экспериментальные методы, считая, что только они способны прояснить проблему эволюции. Это послужило одной из ведущих причин расхождения эмбриологии и генетики (Гилберт и др., 1997).

Феодосий Григорьевич Добржанский (1900–1975). Наш бывший соотечественник Ф.Г. Добржанский родился в г. Немирове на Украине. Его отец был преподавателем математики. С детства Ф.Г. Добржанский весьма серьезно интересовался биологией, и в частности энтомологией, описав в возрасте 17 лет новый для науки вид кокцинеллид (Захаров, 2003). В 1921 г. он успешно окончил Киевский университет и три года работал на кафедре зоологии Киевского политехнического института, откуда в 1924 г. по приглашению Ю.А. Филипченко переехал в Петроград ассистентом на кафедру генетики и экспериментальной зоологии Петроградского университета, где преподавал три года, в течение которых

возглавил две большие экспедиции (1926 и 1927 гг.) по изучению генетических ресурсов животноводства в Восточном Казахстане (Захаров, 2003).

В 1927 г. Ф.Г. Добржанский получил Рокфеллеровскую стипендию и выехал на стажировку в США в лабораторию Т.Х. Моргана (Захаров, 2003), где в знаменитой «мушиной комнате» присутствовал при рождении экспериментальной генетики рядом с такими замечательными генетиками, как Бриджес, Брукс, Стертевант, Меллер (Гилберт и др., 1997). Еще работая в Киеве, а затем в Петрограде, он начал заниматься изучением дрозофил, что ему весьма пригодилось в лаборатории Моргана, поскольку дрозофилы были главным объектом зарождающейся экспериментальной генетики. Стажер из России приступил к изучению цитогенетики дрозофил и плейотропных эффектов генов. В 1930 г. после окончания срока стажировки Ф.Г. Добржанский решил не возвращаться в СССР и продолжил работу в Калифорнийском технологическом институте в Пасадене.

Именно Ф.Г. Добржанский в 1951 г. пришел к следующим выводам: «Эволюция — это изменение генетического состава популяций. Изучение механизмов эволюции лежит в области популяционной генетики» (Dobzhansky, 1951, p. 326). Эти взгляды резко изменили отношение биологов разных стран к популяционной генетике. Они породили мощную волну увлечения полиморфизмом как особым «инструментом» для изучения эволюционного процесса. Английская и российская ветви фенетики, о которых упоминалось выше, во многом были рождены на этой волне повышенного интереса к дискретным проявлениям изменчивости, и в частности полиморфизма. Поэтому можно считать, что роль Ф.Г. Добржанского (Theodosius Dobzhansky) в развитии и появлении фенетики весьма велика. До последних дней Феодосий Григорьевич тепло отзывался о работах российских генетиков и популяционистов и высоко их ценил. В 1967 г. он опубликовал мемориальную биографическую статью в журнале «Genetics», посвященную памяти основателя популяционной генетики — С.С. Четверикова (Dobzhansky, 1967). Велика его роль, по-видимому, и в том, что может быть названо переоценкой роли популяционной генетики в объяснении эволюции.

Эпоха «современного синтеза» и подавление генетикой эмбриологии. Скотт Ф. Гилберт с коллегами (1997) детально описали историю популяционно-генетического «переворота», который произошел в области эволюционной теории после нашумевшего обращения Т.Х. Моргана под названием «Восход генетики» («The rise of genetics»), появившегося в 1932 г. в «Science». Морган полагал, что генетика, полностью заменив эмбриологию, привнесла строгий порядок и точность в изучение эволюции (Гилберт и др., 1997). В русском переводе, сделанном Г.Д. Карпеченко, одна из книг Моргана, вышедшая в 1936 г., неслучайно была названа «Экспериментальные основы эволюции». Так ее назвал сам автор, хотя в оригинальном английском издании книга была по просьбе американского изда-

тельства названа иначе: «Научные основы эволюции». Морган полагал, что в отличие от точных и объективных методов генетики для старых исторических методов изучения эволюции характерны лишь спекуляции.

Гилберт с соавторами подчеркивают, что в 1937 году Ф.Г. Добржанский — ученик Т.Х. Моргана, развивая эти взгляды, упростил ситуацию до того, что определил эволюцию как изменение частот генов, т.е. «рассматривал эволюцию как эпифеномен генетики». Сейчас это удивительно, но в те годы расцвета редукционистских взглядов на природу, появления квантовой механики, построения теории элементарных частиц и поиска элементарных явлений в природе взгляды Моргана и Добржанского были легко приняты последователями. С известной долей иронии Гилберт с соавт. (1997, с. 326) так пишут об этом: «Изменения частот генов, выявленные при изучении пигментации крыльев бабочки или надкрыльев жука, с этой точки зрения как бы моделировали такие процессы, как происхождение амфибий от рыб» и далее отмечают: «Если эволюция есть просто изменение генетического состава популяции, то тогда она математически доказанный факт. Эволюция — пустяк, но генетика — это серьезно». Так возникла эпоха «современного синтеза» — соединения генетики и дарвиновской эволюционной теории (Huxley, 1942), известной как неодарвинизм, или синтетическая теория эволюции (СТЭ).

Альтернативой «современному синтезу», иронизируют Гилберт с соавторами (1997), был «несовременный синтез» — соединение эволюционной теории с эмбриологией, т.е. представление о том, что «эволюция обусловлена изменением в развитии». Следует заметить, что теория «филэмбриогенезов» А.Н. Северцова вполне может претендовать на эту роль. Согласно А.Н. Северцову (1939), филэмбриогенезом называется эволюционное изменение индивидуального развития. Потенциально это позволяет рассматривать необратимые устойчивые и адаптивные сдвиги морфогенеза, сопряженные как с внутривидовой дифференциацией популяций и географических форм до стадии «хороших подвидов», так и с приспособительной дивергенцией онтогенеза у подвидов до стадии географического видообразования в качестве адаптивных филэмбриогенетических перестроек развития. При изучении дифференцированных популяций и подвидов, а также полувидов и близких видов на этой основе возникает практическая возможность оценить пути становления адаптивных модусов филэмбриогенеза как на природном материале, так и при синхронном лабораторном изучении протекания морфогенеза у сравниваемых форм.

«Современный синтез» в виде генетики заместил эмбриологию, которая постепенно отошла от работ эволюционной проблематики. Индивидуальное развитие и любые эмбриологические события было предложено рассматривать как разную экспрессию генов. Необычайно сильны эти редукционистские, упрощающие процесс развития идеи и в наши дни.

С появлением синтетической теории эволюции возникло еще одно упрощение. Макроэволюцию, т.е. эволюцию высших таксонов, сводили к микроэволюции — внутривидовым генетическим изменениям (Майр, 1968, 1974). Это не выходило за рамки логики СТЭ, согласно которой элементарные эволюционное явление — существенное изменение частоты генов. Фактически происхождение высших таксонов в таком понимании сводится к «закономерностям популяционной генетики» (Гилберт и др., 1997).

Причины такого успеха популяционной генетики и ее экспансии в область эволюционных исследований, по мнению Гилберта и его соавторов (1997), обусловлены следующими обстоятельствами. Во-первых, приложение популяционной генетики к решению эволюционных задач на уровне микроэволюционных исследований дает практический результат в полевых условиях, что привлекательно. Во-вторых, результаты такого приложения могли быть достаточно строго математически выражены и проверены, т.е. выглядели точной наукой. В третьих, существовали особые социальные предпосылки предпочтения генетики, которые отличались в западной науке и в СССР.

Популяционно-генетические исследования были близки по духу физикам, а Добржанский и его коллеги изучали в том числе и генетические эффекты радиации. Поэтому такие исследования с готовностью финансировались Комиссией по атомной энергии США, где доминировали физики. Классические эволюционные исследования, напротив, поддерживались с трудом, поскольку в обществе США всегда существовало неприятие эволюционных представлений и были сильны сторонники креационизма. В СССР, напротив, идеология материализма стремилась поддержать дарвинизм и эволюционную теорию, поэтому генетика могла успешно развиваться только в соединении с дарвинизмом, поскольку в чистом виде она, как и «кибернетика», представлялась «буржуазной наукой».

Усиление популяционно-генетических эволюционных представлений, по мнению Гилберта с соавторами, привело к серьезным утратам: во-первых, сведение макроэволюции к микроэволюции, т.е. утрата представлений о самостоятельности макроэволюции; во-вторых, утрата существа понятия морфологической гомологии. Гомология воспринималась теперь только как дарвиновское отражение общности происхождения, а не как построение живых объектов по одному рациональному плану в русле представлений Жоффруа Сент-Илера и Ричарда Оуэна. Гомологии с позиции генетики отражают действие эволюции, не раскрывая ее механизма. Морфологическая гомология и построение филогении на основе эмбриональных структур теперь казались старомодными и были отодвинуты на задний план (Гилберт и др., 1997). Были и другие потери: в частности, концепция морфогенетических полей зародыша, которая возникла в 1910 г. благодаря работам Бовери, впоследствии была

тихо оставлена мировой наукой, несмотря на поддержку целого ряда эмбриологов (Гурвича, Вейса, Шпемана, Уоддингтона, Нидхэма, де Бира и др.). Ренессанс теории морфогенетических полей наблюдается лишь в наши дни, поэтому более подробно мы рассмотрим эти представления в главе 2, лишь коротко коснувшись проблемы в данном разделе.

Исторический анализ, проведенный Гилбертом с соавт. (1997), показал, что в 30-е годы наблюдался сильнейший всплеск работ эмбриологов, нацеленных на открытие законов формообразования. Концепция морфогенетических полей имела несколько вариантов решения: от поля по Вейсу (Weiss), предполагавшего активное взаимодействие частей и напоминавшего экосистему, до градиентного поля по де Биру. После 50-х годов XX в. в работах почти исчезло обсуждение концепции морфогенетических полей, хотя нет данных, что идея неверна и поле не существует. По мнению указанных авторов было несколько причин исчезновения этой концепции: слабая биохимическая технология исследований того времени, резкое снижение финансирования эмбриологических работ в главном мировом научном центре эмбриологии — Германии, вступившей во вторую мировую войну, но главной причиной они считают появление генетики и переопределение ею сущности эмбриологии как науки. По Т. Моргану, эмбриология теперь определялась как наука, изучающая всего- навсего изменения экспрессии генов. По этой причине, поскольку морфогенез был иерархически подчинен более широкой категории экспрессии генов, морфогенетическое поле оказалось теоретически не нужным (Гилберт и др., 1997).

Дальше в науке происходили поистине драматические события. По материалам, представленным Гилбертом с соавт. (1997), началась прямая оппозиция генетических и эмбриологических исследований. Морган, который был ранее эмбриологом и сам много писал о градиентных полях в морфогенезе, начал препятствовать публикациям главного сторонника идеи морфогенетического поля — Чайльда и его учеников, называя эти работы старомодными и не относящимся к настоящей науке. Однако, по мнению Митмена и Фаусто-Стерлинга (Mittman, Fausto-Sterling, 1992; цит. по Гилберт и др., 1997), Морган отвергал идею поля потому, что в те годы «морфогенетическое поле было альтернативой гену как единице онтогенеза». Ген и поле, которых никто не видел, а определяли лишь экспериментально, имели равные шансы на объяснение наследования признаков и поэтому находились в прямой оппозиции.

Следует заметить, что четвериковская московская школа генетики в это же самое время, напротив, активно интересовалась проблемой поля действия гена, разработкой которой занялся по совету Н.К. Кольцова один из ее представителей — П.Ф. Рокицкий. В одной из своих работ Н.К. Кольцов писал: «Я избегаю обозначений «организационные поля» (Шпеман), так как в это понятие может быть вложен виталистический смысл, между

тем как термин «силовые поля» употребляется в чисто физическом смысле, как, например, «магнитные поля». С другой стороны, теория градиентов Чайлда есть аналитическая теория, между тем как развиваемая здесь теория силового поля подчеркивает целостный характер развития яйца как «единого целого». Чайлдовские градиенты являются лишь элементами, из которых слагается «силовое поле», и последнее есть нечто большее, чем ряд отдельных слагаемых» (Кольцов,1936, с. 559; цит. по Бабков, 1985, с.73). П.Ф. Рокицкий еще в 1927 г. выявил зональное плейотропное действие некоторых генов, которые он называл «сигнальными», на примере расположения и проявления стерно-плевральных щетинок дрозофилы. Оказалось, что ген *delta*, связанный с расширением жилок на концах крыла, плейотропно действовал и на число щетинок. На расположение и число этих структур на щитке влияли и другие гены (*hairy*, *scute*). Коллеги Рокицкого также обнаружили зональность плейотропного влияния гена на мутации *aristopedia* (Балкашина, 1928; цит. по Бабков, 1985) и *polymorpha* (Промптов, 1929; цит. по Бабков, 1985). В основе представлений П.Ф. Рокицкого о поле действия гена лежит мысль, согласно которой зона морфологического эффекта гена представляет собой некое целое, имеющее специфическую структуру: «Каждое поле обладает своей характерной, присущей ему структурой, выражающейся в том, что разные точки поля подвергаются разной степени воздействия (Рокицкий, 1929, с. 197; цит. по Бабков, 1985, с. 78). Он прокоррелировал проявление разных точек поля и обнаружил, что, несмотря на внешнюю целостность поля, его элементы ведут себя независимо друг от друга. Полученные им результаты противоречили представлениям, ранее высказывавшимся школой Моргана о том, что для каждого признака имеется специфичный ген. Вероятно, это и привело С.С. Четверикова к созданию представлений о генотипической среде (Бабков, 1985). Тем не менее сторонники школы Моргана почти полностью проигнорировали эти представления четвериковцев о поле действия гена.

Имеет смысл полностью привести пространную цитату из работы Моргана «Восход генетики», которую поместили в своей статье Гилберт с соавторами. Морган писал: «Если бы другая отрасль зоологии, так активно развивавшаяся в конце прошлого века, могла реализовать свои амбиции, то сегодня, возможно, и удалось бы перекинуть мост между геном и признаком, но, несмотря на громкое название *Entwicklungsmechanik* (механика развития), ничего действительно количественного или механического не появилось. Философские банальности преподносятся вместо экспериментально установленных фактов. Таким образом, экспериментальная эмбриология, бежавшая за ложными богами, оказалась в тупике метафизических тонкостей» (Morgan, 1932; цит по Гилберт и др., 1997). По словам Гилберта, Морган при этом не

привел ни одного свидетельства против полей или градиентов, полагая их «мистическими, холическими пережитками прошлого, которые в век новой генной редукционистской биологии нельзя воспринимать всерьез».

Реакция эмбриологов, которые считали генетику «не более интеллектуальной, чем ... игра в карты», намекая на хромосомное картирование генов, тоже была адекватной выступлениям генетиков (см. Гилберт и др., 1997). Эмбриолог Гаррисон (Harrison, 1937 цит. по Гилберт и др., 1997) высказал ряд сомнений: как могут генетики утверждать, что гены контролируют развитие, когда не могут объяснить даже того, как одни и те же гены в каждой клетке создают разные типы клеток?; гены определяют число щетинок на спине мухи, но генетики не способны объяснить, почему у мухи раньше образуется спина? Многие эмбриологи в это время просто не упоминали о генах в своих работах. Так продолжалось до конца 1930-х годов, до тех пор, пока в ряде работ не были продемонстрированы генетически контролируемые программы эмбриогенеза. После этого генетические исследования упрочили свои позиции и о морфогенетических полях просто перестали упоминать.

Важно подчеркнуть, что московская школа генетиков в СССР, создание которой связано с именем С.С. Четверикова, никогда не отличалась радикальным неприятием идей эмбриологии, как это характерно для американской школы. Напротив, российские генетики постоянно стремились включить развитие в круг своих интересов и проводить феногенетические исследования. Неслучайно, что один из наиболее ярких представителей этой школы — академик Борис Львович Астауров не только сам активно занимался решением проблем, связанных с биологией развития и феногенетикой, но очень много сил потратил на популяризацию этих направлений и привлечение к ним генетиков и биологов. Он верил, что XXI в. будет ознаменован грандиозными открытиями в области биологии развития и молекулярной генетики и их воссоединением (Астауров, 1974) и, как мы уже могли видеть в самом начале нового века, не ошибся в своем прогнозе.

На рубеже середины XX в. уже больше никто не вспоминал о морфогенетических полях. К концу XX в. эмбриология и морфология постепенно начали возвращать утерянные позиции, но вынуждены были совмещать свои концепции с упрощенной прагматичной схемой, предложенной Ф. Добржанским в 1951 г., утверждавшей, что эволюция сводится лишь к изменению генетического состава популяций, а изучение эволюционных механизмов есть исключительно прерогатива популяционной генетики. Как уже отмечалось, эта идея была близка физикалистскому мышлению середины XX в., основанному на редукционистских подходах и стремлении находить элементарные структуры, явления и процессы. Поскольку элементарные частицы были у всех на слуху, а успехи квантовой механики и ядерной физики были «очевидны», та-

кие представления на удивление легко воспринимались современниками. Неудивительно, что в основу зарождавшейся в это время российской версии фенетики были положены самые передовые представления того времени, основанные на ортодоксальных концепциях популяционной генетики и тесно связанной с ней синтетической теории эволюции (СТЭ).

Поскольку, наряду с российской версией фенетики в мире существовали и существуют другие одноименные биологические направления, следует вернуться к вопросу о том: где, когда и как она возникла и чему посвящена?

1.3. Возникновение одной из трех ветвей фенетики в «нумерической таксономии»

Ответ на вопрос о времени и месте появления фенетики далеко не прост, поскольку только в отечественной биологической науке представлены два совершенно не связанных друг с другом направления под одним и тем же названием «фенетика». В мировой науке таких направлений, которые по праву могут быть отнесены к фенетике, как мне представляется, было, по крайней мере, три. Условно определим эти направления как «нумерическая», «английская» и «российская» линии фенетики. Начнем с нумерической фенетики — второго направления, если учитывать время его появления. Оно так и называлось — «фенетика» — («phenetics») и представляло собой прикладную область систематики. В настоящее время именно эта область в большинстве таксономических работ сохраняет за собой такое название.

Данное направление фенетики возникло в 60-е годы XX века, и было связано с работами, лежащими в русле так называемой «Numerical Taxonomy» — нумерической или количественной таксономии. Основные идеи, принципы и подходы количественной таксономии были впервые компактно изложены в одноименной книге Р. Сокэла и Т. Снита «Принципы нумерической таксономии» («Principles of Numerical Taxonomy»), изданной в 1963 г. в США, а затем расширенной и переизданной в 1973 г. под другим названием — «Нумерическая таксономия. Принципы и практика нумерической классификации» («Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification») (Sokal, Sneath, 1963; Sneath, Sokal, 1973). В настоящее время эти методы, включая многомерный статистический анализ, являются нормой практически любого современного таксономического исследования. В практике подобных исследований большинства современных систематиков и популяционистов, как уже говорилось, фигурируют термины «фенетика» (phenetics) и фенетический анализ, под которыми обычно подразумевается морфометрическая характеристика того или иного таксона, часто основанная на методах многомерной статистики. Не-

смотря на то, что в наши дни систематика и филогенетика все шире опираются на методы молекулярной биологии, молекулярной генетики и цитогенетики, ведущими методами таксономического анализа по-прежнему остаются морфологические, т.е. изучение фенотипического разнообразия и поиск фенотипических маркеров, наиболее устойчиво характеризующих данный таксон. Более того, в свете развития современной эволюционной биологии развития (Gilbert et al., 1996; Gilbert, 2000; Hall, 2000) есть все основания полагать, что именно морфологическим методам в сочетании с молекулярно-генетическими будет принадлежать ведущая роль в дальнейшем развитии эволюционной биологии и таксономии.

Следует заметить, что в начале своего становления, т.е. в начале 60-х годов, нумерические таксономисты испытывали некоторое давление со стороны ряда исследователей за доминирование в их работах «формально-статистического взгляда» на систематику. Высказывались также сомнения в том, насколько естественны такие системы классификации и отражают ли они реальную картину филогении (см.: Майр, 1971; Паавер, 1976; Шварц, 1969, 1980; Заренков, 1988). Однако уже в 90-е годы с развитием компьютерной технологии исследований, а также в связи с конструктивностью и гибкостью нумерической таксономии, эти подходы в систематике прочно утвердились и теперь считаются рутинными и почти обязательными. Этот весьма важный аспект математизации и формализации морфологического описания глубоко проработан в весьма интересной работе Г.Ю. Любарского (1996 а).

Р. Сокэл и Ф. Снит вводят в обиход систематиков операциональные таксономические единицы — ОТЕ (OTU — operational taxonomic unit) — элементарные единицы классификации. Э. Майр (1968, 1974) и многие его последователи вслед за этим вводят «феноны» (phenon), т.е. группы (выборки) однородных по происхождению и сходных в фенотипическом отношении особей, классификация которых позволяет относить их к тем или иным таксонам (taxon). С самого начала своего возникновения количественная фенетика таксономистов преследовала чисто утилитарные цели и обладала характерными отличительными чертами. Майр, будучи эволюционистом, развивающим и предпочитающим доктрину синтетической теории эволюции (СТЭ), рассматривал популяцию и выборку из популяции (ОТЕ) как нижний элементарный уровень биологической иерархии и базис внутривидовой систематики (Майр, 1971, Майр и др., 1956). Нижним уровнем таксономической иерархии рассматривается, как известно, подвид. Однако нумерическая таксономия не привязана к какому-либо иерархическому уровню организации вида, и большинство ее методов успешно могут применяться на любом из них. В качестве единиц классификации (ОТЕ) могут быть взяты и особи, и популяции, и даже высшие таксоны. В этом отношении методы нумерической таксономии явля-

ются просто методами формальной классификации ОТЕ, итогом которой могут быть, например, дендрограммы подобия ОТЕ (фенограммы). Исследователи в настоящее время далеко не всегда строго следуют изначальному формализму нумерических таксономистов, но активно применяют статистические методы классификации в своей практической работе.

1.4. Популяционная морфология и метод морфофизиологических индикаторов

Нумерическая таксономия в приложении к эволюционистике, если так можно назвать науки, ориентированные на изучение процесса биологической эволюции, и популяционной биологии мало отличается от особого направления, которое, по-видимому, сформировалось именно в российской науке. Практически одновременно и параллельно о сущности этого направлении популяционных морфологических и морфофизиологических исследований написали в своих работах С.С. Шварц (1962, 1965, 1969) и А.В. Яблоков (1966, 1968). Позднее А.В. Яблоков весьма удачно назвал это направление популяционной морфологией, которая с его точки зрения входит как составная часть в сферу популяционно-биологических наук (Яблоков, 1982, 1987). В дальнейшем я буду рассматривать нумерическую таксономию как область, в значительной своей части перекрывающуюся с популяционной морфологией, несмотря на очевидную методическую и методологическую специфику этих направлений и, на первый взгляд, совершенно разную нацеленность. Однако если не сужать задачи нумерической таксономии до решения конкретных таксономических проблем, а использовать накопленный ею методический арсенал, что обычно и происходит, то на практике становится весьма трудно провести четкую грань между ней и современной популяционной морфологией. В этом смысле понятие «популяционная морфология», предложенное А.В. Яблоковым, видимо, значительно шире по сравнению с термином «нумерическая таксономия» и может использоваться более гибко, оказываясь применимым к значительно большему кругу задач. В первую очередь популяционно-морфологическим является сравнительное описание изменчивости и разнообразия строения, а также поиск закономерностей эволюционно-морфологических преобразований популяций, внутривидовых форм и близких в систематическом отношении таксонов. В русле популяционной морфологии лежит решение как типичных таксономических и эволюционных задач, так и применение, например, метода морфофизиологических индикаторов для решения проблем эволюционной и популяционной экологии (Шварц и др., 1968).

Следует заметить, что метод морфофизиологических индикаторов, разработанный академиком С.С. Шварцем и его коллегами Л.Н. Добринским и В.С. Смирновым, был создан практически в «докомпьютерную» эпоху. Это наложило на него и историю его использования существенный отпечаток, так как этот метод, являясь по своей сути многомерным, к сожалению, почти всегда, за редкими исключениями (Галактионов и др., 1985; Галактионов, 1996; Хиревич и др., 2001 и др.), использовался без применения методов многомерной статистики. В 60–70-е годы XX в. зоологами бывшего СССР были выполнены сотни исследований с использованием этого метода. В итоге накоплен колоссальный фактический материал о ситуациях гипо- и гиперфункции внутренних органов у разных структурно-функциональных групп в популяциях различных видов позвоночных животных во всех природных зонах, включая горы (Шварц, 1963; Данилов, 1966; Шварц и др., 1968; Шварц, Ищенко, 1971; Большаков, 1972; Ивантер, 1975 и др.).

Многократно была подтверждена эффективность метода при групповом (популяционном) анализе морфофизиологических признаков-индикаторов (абсолютных и относительных (индексов) массы сердца, почки, печени, селезенки, надпочечника, длины тонкого и толстого кишечника, содержания витамина А и др.), а также оценке состояния популяций по степени отклонений значений индексов в сторону увеличения или уменьшения относительных величин, т.е. косвенной характеристики гипер- или гипофункции органов. Вынужден, однако, с сожалением отметить, что многие из проведенных одномерных статистических оценок того времени в свете новых требований современной статистики были выполнены не всегда корректно и представляют собой лишь исторический интерес. В последние годы метод применяется довольно редко (Галактионов, 1996; Хиревич и др., 2001; Оленев, 2002; Васильев и др., 2003). Это неудивительно, поскольку первоначальный этап редукционистского одномерного рассмотрения изменчивости абсолютных и относительных размеров функционально важных органов (сердца, почки, печени, надпочечников, кишечника, слепого отдела и других показателей) успешно завершился, а пик исследований уже прошел. Постепенно, как это часто происходит, сформировались «привыкание» к методу и «утеря ощущения новизны» подхода. Появились также скептики, справедливо указывающие на грубость метода по сравнению с лабораторными физиологическими исследованиями, упрощения и ошибки в физиологической интерпретации гиперфункции тех или иных органов и их сочетаний (см. Башенина, 1978).

Однако не следует путать экспресс-метод полевого исследования с точным физиологическим экспериментальным исследованием в контролируемых лабораторных условиях, поскольку здесь преследуются совершенно разные цели. Физиолог исследует сам процесс морфофизиологической реакции, его природу, а

также конкретные побудительные причины, механизмы и направления этого процесса. Эколог, напротив, оценивает неодинаковость индивидуального ответа животных на тот или иной фактор (или констелляцию факторов) среды обитания, т.е. изменчивость отдельных морфофизиологических признаков. При этом делается попытка ответить не на вопрос «*как это у особи происходит*», а на вопрос «*для чего это нужно популяции*». Вторая задача эколога состоит в том, чтобы по сходству морфофизиологических реакций особей в популяции выявить скрытые внутрипопуляционные структурно-функциональные группы и оценить их роль в адаптивном ответе популяции на фактор/факторы среды (Галактионов и др., 1985; Безель, Оленев, 1989; Васильев, 1996). В этом случае многомерная ординация морфофизиологических показателей позволяет провести такую классификацию по всей совокупности признаков индикаторов (Хиревич и др., 2001). Естественно, что без использования методов популяционной морфологии в этом случае невозможно обойтись. Наконец, третья задача заключается в том, чтобы оценить морфофизиологическое состояние данной популяции и получить возможность сравнить его в разных популяциях вида, подверженных разным воздействиям среды, включая техногенные. В этом случае методы популяционной морфологии вновь служат надежной основой такого исследования и перекликаются с задачами популяционной экологии (Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Добринский, 1981; Большаков и др., 1985; Васильев и др., 1999) и популяционной экотоксикологии (Безель, 1987; Безель и др., 1994).

Мне представляется, что предложенный в 1968 г. С.С. Шварцем и его коллегами Л.Н. Добринским и В.С. Смирновым метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968) существенно опередил свое время. Пожалуй, только сегодня, с усилением мощности компьютеров и совершенствованием арсенала многомерной статистики, появляется реальная возможность многомерного применения этого метода, и очевидно в ближайшем будущем метод морфофизиологических индикаторов с использованием многомерного статистического анализа вновь может стать популярным, приобретет новый смысл и дополнительные возможности для проведения популяционных исследований. Метод является взаимопроникновением популяционной морфологии и популяционной экологии. Практически все для становления многомерного морфофизиологического анализа уже существует, поскольку в мировой науке уже давно циркулирует идея многомерной классификации объектов, имеются многомерные методы статистики (метод главных компонент, факторный и дискриминантный анализ и многомерное неметрическое шкалирование, множественная регрессия, кластерный анализ, и мн. др.) и многочисленные пакеты прикладных статистических программ. Наряду с этим важно подчеркнуть, что сам метод морфофизиологических индикаторов существует больше 30 лет и, по крайней мере, уже тремя поколениями отечественных

зоологов в полевых условиях надежно отработана система снятия необходимых показателей. Таким образом, широкое применение метода в популяционно-экологических исследованиях в 60-х годах прошлого века оказалось хорошей практической апробацией возможностей популяционной морфологии (Яблоков, 1982), основной частью которой этот метод и является.

1.5. Кладистика и фенетика

Другой важной особенностью, которая мощно повлияла на мировоззрение многих последующих поколений систематиков, было использование многомерных методов статистического анализа при решении задач классификации и ординации объектов. Возникла проблема взвешивания признаков и многомерной ординации объектов. Это, по-видимому, во многом подготовило мировоззренческую почву для популяризации и распространения методов и взглядов современной кладистики, возникшей благодаря работам Вилли Хеннига и его последователей (Hennig,1966; Farris, 1972; Шаталкин, 1988; Павлинов, 1989, 1990), а также совершенствования и бурного развития новых статистических методов в этой области. В качестве примера можно упомянуть специализированные пакеты прикладных программ PHYLIP Дж. Фельзенштейна (Felsenstein, 1989) и PAUP Д.Л. Своффорда (Swofford, 2002), которые нацелены исключительно на кладистический анализ с использованием методов наибольшей экономии (parsimony) и/или максимального правдоподобия (maximum likelihood). Идея метода наибольшей экономии (парсимонии) навеяна, как полагают, методологией Вильяма Оккама, сформулированной еще в XIV в., а также восходящей к идее «экономии» Аристотеля.

Кладистика с момента своего появления стремится строго отмежеваться от таксономической фенетики в ее «нумерическом» толковании сходства фенонов и родства таксонов, однако на вооружение взяла многомерность классификации по многим признакам, а также идею взвешивания признаков, хотя и совершенно в ином отношении. Если фенетика характеризовала «горизонтальное» разнообразие таксонов исходя из сходства/подобия (обычно подразумеваемого в смысле родства), то кладистику интересовало «вертикальное» или филетическое расхождение форм (см.: Nelson, Platnick, 1981; Шаталкин, 1988, 1995; Павлинов, 1988, 1989, 1990; Глубоковский, 1995; Goloboff, Pol, 2002).

Конструктивной идеей В. Хеннига о подразделении (поляризации) признаков на «апоморфные» — производные и «плезиоморфные» — предковые, т.е. маркеры филогенеза, воспользовались многие его последователи. Сложность заключалась в определении, какой признак производный, а какой предковый. В основе кладистического подхода, как известно, лежит принцип синапоморфизма, т.е. правила ветвления филетического дерева по производным или «апоморфным»

признакам. Поэтому для принятия решения о природе признака необходимо было ввести «принцип относительности» в виде внешней группы, относительно которой можно было бы отделить истинные апоморфии от плезиоморфий. Кладистика широко используется систематиками, внутренне непротиворечива, развивает свою собственную методологию наибольшей экономии филогенетических деревьев (most parsimonious trees), т.е. поиска самых коротких дендрограмм (деревьев) или кладограмм. По этой причине в дальнейшем важность признака и его состояния или модальности (Павлинов, 1988, 1989; Шаталкин, 1988, 1996; Johnson et. al., 2001) будет для кладистики постоянно возрастать. Важны и принципы выбора внешней группы, относительно которой идет построение кладограмм (Farris, 1982; Kluge, 2001), а также принципы оптимизации выбора признаков. Чрезвычайно важно правильно осуществлять процедуру гомологизации признаков и их состояний, выявляя гомопластическое сходство (сходство, возникшее параллельно и независимо на одинаковой основе), которое отрицательно влияет на точность методов, принятых в кладистике.

Для того чтобы фенограммы фенетиков внешне отличались от кладограмм кладистов, последние в ранних работах чаще всего изображались как деревья с острыми углами отхождения ветвей от точки (узла) ветвления (node). Фенограммы фенетиков обычно изображаются в виде дерева с прямоугольным ветвлением, как это принято в кластерном анализе. Позднее, с развитием методов вычисления длин ветвей, острый угол стал не очень удобен, и некоторые кладисты перешли к изображению деревьев с узким, но прямоугольным основанием ветвления, а также с острым основанием в узле, но с параллельными линиями, подобно фенограмме (еврограмма), и даже в виде раскручивающейся спирали (см. программу Phylip или PAUP). Известны также неукорененные кладограммы, которые одновременно показывают отношения сходства в виде взаимной ориентации ветвей дерева под определенными углами с учетом их длин, что возможно получить, например, в графическом модуле DRAWTREE программы PHYLIP 3.6 b (Felsenstein, 2004).

Наиболее широко известны программы PHYLIP (PHYLogeny Inference Package), разработанные Дж. Фельсенштейном (Felsenstein, 2004) и программный комплекс PAUP 4.0 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), созданный Дэвидом Своффордом (Swofford, 2002). Наряду с этим метод наибольшей парсимонии с большим числом различных алгоритмических решений реализован в большом числе более частных программ, например PAST 1.34 (Hammer et al., 2005).

Другой достаточно мощный подход основан на использовании метода наибольшего правдоподобия (Maximum Likelihood) для количественных характеристик признаков, впервые предложенного Р. Фишером в 1922 году. Применение данного метода к решению задач кладистики позволяет при использовании модели Броуновского хаотического движения итеративно накапливать вероятность при-

нятия оптимальных решений, позволяя постепенно выбрать наиболее правдоподобные структуры кладограмм. Однако этот метод предполагает, что признаки эволюируют с равными скоростями и некоррелируют друг с другом, что не предполагает брать в расчет использование корреляций признаков друг с другом. В последние годы между сторонниками метода наибольшей парсимонии и метода наибольшего правдоподобия возникают постоянные дискуссии о преимуществах того или иного подхода (Pol, Siddall, 2001; De Queiroz, Poe, 2001; Swofford et al., 2001; Песенко, 2005). Благодаря усилению вычислительных возможностей компьютерной техники программы, базирующиеся на методе наибольшего правдоподобия, используются все более широко.

Для количественной оценки правильности выбора структуры дерева используется процедура «бутстрепа», основанная на серии повторных расчетов на одной и той же матрице признаков со случайным их взвешиванием. Метод бутстреп-анализа был введен Брэдли Эфроном в 1979 г. и впервые применен для филогенетических оценок в кладистике Дж. Фельсенштейном (Felsenstein, 1985). В данном случае он заключается в повторяющемся цикле создания нового набора (выборки) случайно переставленных *N* признаков, причем с таким их размещением, что общее их число остается постоянным, но отдельные признаки удаляются, а другие взамен удваиваются. В итоге такой случайной повторной перетасовки проявляется статистически типичная изменчивость, которую можно получить, если взять серию других не виртуальных, а реальных выборок. Метод предполагает, что признаки эволюируют независимо. В итоге вычисляется «бутстреп-значение», которое означает процент повторов, в которых данная группа поддерживается в данном узле дерева.

Для характеристики степени выраженности гомоплазий в каждом данном варианте расчетов вычисляется так называемый индекс консистенции признаков — CI (consistency index), который определяется как отношение m/s, где m — минимально возможное число изменений (шагов) при построении данного дерева, а s — реальное число шагов для создания этого дерева. Обычно используется суммарная групповая характеристика — Ens.CI (ensemble consistency index). Значения индекса CI варьируют от 0 до 1. При нулевом значении индекса гомоплазия максимально выражена, а при индексе, равном единице, напротив, она не проявляется. Для оценки устойчивости поддержания ветвей дерева и количественной оценки синапоморфии на дерево используют индекс поддержания RI = (g-s)/(g-m) на признак (Farris, 1989), где g — максимальное число шагов для признака при построении данного дерева, а s и m — те же величины, что и при подсчете индекса консистенции CI. Индекс RI тоже колеблется от 0 до 1. При значении, равном единице, уровень синапоморфии выражен максимально.

В последнее десятилетие методы кладистики все шире применяются при молекулярно-генетических оценках филетических отношений на основе нуклео-

тидных и иных молекулярных последовательностей и заметно потеснили фенетиков (Татаринов, 1987). Можно согласиться с Л.П. Татариновым, что причина этого, скорее, в том, что кладистика кажется внешне более строгой и точной наукой. Видимо, именно это обстоятельство импонирует многим западным ученым, настроенным более утилитарно, консервативно и прагматично, однако и нет оснований считать тот и другой подходы взаимно исключающими. Некоторые систематики вполне успешно балансируют на границе фенетической и кладистической таксономии, что дает им преимущества и того и другого направления. Так, например, М.Н. Глубоковский (1995) весьма изящно использует кладистику для построения вертикальных отношений и строит кладистическую филогению, на которую накладывает отношения, полученные с помощью фенетической систематики. Полученная в результате реконструкция филогении лососевых рыб представляется более обоснованной, чем при одностороннем подходе.

Данный аспект для нас весьма важен, так как демонстрирует не противоположность, а тесную связь нумерической фенетики и отпочковавшейся от нее кладистики. В этом плане примечательна недавняя работа Дж.Р. Стоуна (Stone, 2002), посвященная разработке метода картирования кладограмм в морфопространствах, где успешно синтезируются подходы кладистики и фенетики. Я считаю, что в широком толковании кладистика и фенетика являются взаимодополняющими частями нумерической таксономии, и поскольку они основаны на методах классификации и допускают статистический анализ выборок (групп объектов), то могут при изучении конкретных популяций рассматриваться в свою очередь как аспект популяционной морфологии — морфологии групп особей (множеств). Более того, если для кладистики обязателен иерархический дивергентный характер построения филетических деревьев, основанный на идее единого общего предка и монофилетической парадигме (Расницын, 2002), то для нумерической фенетики в равной мере допустим и принцип параллелизма происхождения таксонов, и возможность монофилии (Татаринов, 1982, 1987). Важно также заметить, что оба подхода базируются исключительно на логике линнеевского сравнительного метода и практически не используют гётевскую идею трансформации морфологических структур (см. Корона, Васильев, 2000; Корона, 2002).

1.6. Геометрическая морфометрия, функциональная и теоретическая морфология

В последние годы в мировой «популяционной морфологии» все большее применение находят методы геометрической морфометрии (Bookstein, 1991, 1996; Rohlf, 1990, 1993, 1998, 1999; MacLeod, 2002; Павлинов, 2000; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al, 2004). Преимущество и бурное раз-

витие этого направления в последние годы обусловлены тем, что геометрическая морфометрия обеспечивает возможность избавиться от влияния общих размеров объектов и сравнивать только их форму и закономерности изменчивости. Данный подход основан на многомерном сравнительном анализе изменчивости формы заранее оцифрованных изображений биологических объектов. Для этой цели выбирается некий первый объект, который становится эталоном. С помощью экранного дигитайзера задаются координаты определенных меток (landmarks), характеризующих структурные особенности объекта. Метки расставляются в определенных точках, которые должны быть гомологичными для разных особей. Затем все объекты выравниваются по размерам с исходным объектом и подвергаются многомерной процедуре жесткого вращения так, чтобы все гомологичные точки каждой особи в выборке совместились с точками исходной (многомерный Прокрустов анализ). При этом степень деформации объектов (она условно называется энергией деформации) относительно исходного объекта суммируется по каждой точке и может служить мерой сходства с ним. Чем больше «приходится деформировать» объекты, чтобы они совпали с исходным изображением по всем точкам-меткам, тем больше они отличаются от него по своей форме.

Координаты объектов проецируются на поверхность некой сферы, называемой Кэндалловым пространством (название введено в честь основателя этой метрики — Кэндалла). Эти проекции не могут быть реально визуализированы в евклидовой метрике, поэтому для визуализации часто используют проекции точек на тангенциальную (касательную к сфере) плоскость, что несколько искажает общую картину, но позволяет ее практически изобразить. Формирующиеся при этом переменные, называются «относительными деформациями» (relative warps). Они позволяют визуализировать координаты изучаемых объектов. С полученными матрицами многомерных координат относительных деформаций можно работать как с матрицами обычных измерений объектов по многим признакам, включая проведение дискриминантного или регрессионного анализа (Павлинов, 2000). Приблизительно таким образом, в очень упрощенном виде, можно представить методы геометрической морфометрии.

На первый взгляд геометрическая морфометрия является тем подходом, который позволяет описывать законы трансформации и должен работать на практическое осуществление гетевской идеи поиска законов трансформации морфологической структуры (Корона, 2002). Однако, к сожалению, существуют важные ограничения этого подхода, которые связаны с тем, что точный анализ трансформаций возможен лишь в пределах определенного морфотипа, т.е. одной и той же структуры. Любое изменение структуры, например добавление или удаление любого ее элемента, приводит к неопределенности размещения соответствующих меток (landmarks), маркирующих данный элемент. Поэтому геометрическая мор-

фометрия успешно «работает» только как способ изучения и описания закономерностей деформаций, которые можно обнаружить для одной определенной структуры. Например, если вы хотите сравнить по форме чайную чашку и блюдце, то это не выполнимо из-за того, что один элемент структуры — ручка чашки, у блюдца отсутствует. При этом вполне можно сравнить форму чайной и кофейной чашек. Сравнение разных морфотипов рисунка жевательной поверхности щечных зубов полевок, которые различаются числом входящих и выступающих углов, оказывается крайне затруднено из-за различий в структуре сравниваемых объектов. В то же время при описании изменчивости одних и тех же морфотипов у разных видов таких сложностей не возникнет (Войта, 2005). Таким образом, искомые структурные трансформации геометрическая морфометрия описывает с большим трудом и крайне неточно, хотя и может быть использована для этих целей как первое грубое приближение.

Значительно более содержательные результаты в этой области могут быть получены в рамках функциональной и теоретической морфологии, которые, однако, выходят за рамки популяционной морфологии, хотя и используют методы компьютерной обработки данных. Однако эти исследования могут быть формально отнесены к нумерической таксономии, поскольку в конечном счете они нацелены на теоретическое прослеживание макроэволюционных и филетических изменений.

Хорошо известны работы Д. Раупа и С. Стэнли (1974) по компьютерному моделированию закономерностей преобразований формы раковин моллюсков. Почти все разнообразие форм раковины у плоскоспиральных аммонитов, как показано этими исследователями, определяется всего двумя параметрами: W — скоростью расширения оборота раковины и D — расстоянием образующей раковину кривой от осевой линии. Эти параметры различны у разных таксонов моллюсков и позволяют построить непрерывные теоретические ряды форм раковин, многие из которых практически идентичны объектам, обнаруженным в палеонтологической летописи.

Следовательно, можно заключить, что большая часть нумерической таксономии и даже кладистики основана на методах популяционного (группового) анализа и статистических методах исследования. В то же время в пределах этих направлений существуют подходы, которые нельзя отнести к популяционной морфологии как по объектам исследования, так и по методам. Однако все эти направления морфологических исследований основаны в первую очередь на изучении результатов морфогенетического процесса, приводящего к формированию тех или иных фенотипов, т.е. на результатах процесса развития и гомологии.

Нельзя полностью игнорировать и не учитывать явление морфогенеза и при поиске гомологий, а также при решении задач таксономии, популяционной морфологии, эволюционной экологии и, наконец, функциональной и тео-

ретической морфологии. Общая дискредитация биологами в 1930-е годы биогенетического закона Мюллера — Геккеля (см. Gould, 1977) именно как закона, который требуется для проведения конкретных исследований, а не общей идеи, восходящей к «закону параллелизма» Меккеля — Серра (Канаев, 1966), привела к тому, что эмбриональное развитие было надолго выведено из поля зрения систематики и филогенетики. При этом, как известно, Эрнст Геккель был «апостолом дарвинизма», а в эволюционных доказательствах Дарвина эмбриология и явления развития всегда играли ведущую роль. В дальнейшем мы вернемся к обсуждению этой проблемы, когда будем рассматривать роль популяционных морфологических исследований при изучении морфогенетических изменений и оценке эволюционной дивергенции.

1.7. Российская фенетика, или фенетика популяций

Российская ветвь фенетики связана с именами Н.В. Тимофеева-Ресовского и А.В. Яблокова (1973), которые предложили использовать мелкие дискретные элементарные вариации отдельных признаков, или фены, в качестве косвенных маркеров генотипического состава популяции, без проведения специальных исследований «характера их наследования». Начиная с пионерных работ Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.В. Яблокова и Н.В. Глотова, под фенетикой в нашей стране понималось особое научное направление, лежащее почти строго в русле популяционной генетики и связанное с распространением генетических подходов и принципов на виды, непосредственное генетическое изучение которых затруднено или невозможно (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Методологией фенетики, как указывали А.В. Яблоков и Н.И. Ларина, было «выявление и изучение дискретных вариаций любых признаков (морфологических, физиологических и др.), маркирующих своим присутствием генетические особенности разных групп особей внутри вида» (Яблоков, Ларина, 1985, с. 5).

По общему определению А.В. Яблокова, «фенетика популяций — это междисциплинарное направление в популяционной биологии, сущностью которого является распространение генетических подходов и принципов на формы, собственно генетическое изучение которых затруднено или невозможно» (Яблоков, Ларина, 1985, с. 6). Как уже говорилось, отличительной чертой этой линии фенетики изначально было стремление использовать в качестве маркеров генотипического состава популяций элементарные дискретные вариации признаков — фены. «Фен» — это ключевое понятие фенетики популяций, поэтому важно привести точное определение, данное ему А.В. Яблоковым: «Фены — это дискретные, альтернативные вариации какого-то признака или свойства, которые на всем имеющемся (обязательно многочисленном) материале далее неделимы без потери качества. Фены отражают генотипическую конституцию особи, а частота их

встречаемости — генетические особенности группы особей» (Яблоков, Ларина, 1985, с. 6). Таким образом предполагалось, что если гены в той или иной степени детерминируют признаки фенотипа, то можно найти мельчайшие дискретные вариации признаков, которые далее качественно уже не подразделяются даже на очень большом материале, приближающемся к генеральной совокупности (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1978, 1980).

В соответствии с замыслом основателей фенетики по своеобразию частот фенов, которые, таким образом, рассматривались в качестве косвенных и прямых маркеров генотипического состава популяций, можно было в общих чертах судить о генетическом своеобразии сравниваемых группировок. Примечательно, что с самого начала угадывались прикладные черты фенетики, связанные с изучением биологического разнообразия, так как считалось, что «целью фенетических исследований является точная инвентаризация изменчивости признаков и свойств в популяциях и внутривидовых таксонах для применения полученных данных в разработках микроэволюционных проблем, вопросов теоретической систематики и проведения биотехнических мероприятий» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с.143).

Неоднократно подчеркивалось, что предметом изучения фенетики популяций является «внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения ... фенов», а методы заключались в выявлении и использовании фенов при изучении природных группировок, опираясь на качественный и количественный анализ «их разнообразия, концентрации и динамики» (Яблоков, Ларина, 1985).

По инициативе Алексея Владимировича Яблокова в 1976 г. в г. Саратове и при активной поддержке зав. кафедрой Саратовского государственного университета, известного российского зоолога — Нины Ивановны Лариной, которая очень много сделала для развития фенетики, состоялось первое Всесоюзное совещание по «фенетике популяций». Именно такое официальное название было дано этому научному направлению для того, чтобы отделить его от уже рассмотренной выше линии фенетики, являющейся разделом нумерической таксономии.

Авторитет А.В. Яблокова как крупного ученого в те годы был уже весьма высок и в СССР, и в мировой науке. Он был автором прекрасной книги «Изменчивость млекопитающих», вышедшей в 1966 г., которая до сих пор является настольной книгой всех, кто обращается к изучению проблем изменчивости животных, а также соавтором, ставших классикой отечественной науки книг «Краткий очерк теории эволюции» (1969) и «Очерк учения о популяции» (1973). Поэтому выдвинутая А.В. Яблоковым идея косвенной экспресс-оценки степени генетических различий между популяциями без проведения специальных скрещиваний была легко подхвачена фенетиками-неофитами. С этого совещания 1976 г., которое проходило в актовом зале Саратовского государственного уни-

верситета российская фенетика и берет свое официальное начало. Примечательно, что здесь же в 1920 г. на III Всероссийском съезде селекционеров выступил с докладом о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости Николай Иванович Вавилов. А.В. Яблоков и Н.И. Ларина (1985) полагали, что этот закон является первой формулировкой теоретической основы фенетики популяций, а следовательно, уже в 1920 г. возник научный базис фенетики популяций. В принципе я согласен с этим выводом, но совершенно по иным соображениям, о которых будет сказано позднее в главе 10.

Важно подчеркнуть, что к зоологам-популяционистам, которые были пионерами фенетических исследований (А.В. Яблоков, Н.И. Ларина, В.Н. Большаков, Ю.И. Новоженов, М.В. Мина, И.М. Хохуткин, В.Е. Береговой, Г.В. Шляхтин, Н.С. Ростова, И.В. Еремина, В.Н. Яковлев, Ф.С. Кохманюк, В.Г. Ищенко, Т.А. Абылкасымова, В.М. Захаров, А.С. Баранов, А.В. Валецкий, В.В. Зюганов, В.А. Лапшов, А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Л.В. Турутина, А.В. Кожара, Н.С. Москвитина, Ю.П. Лихацкий, С.О. Сергиевский, Ю.Г. Изюмов, А.Б. Стрельцов, К.В. Федотова, и мн. др.) примкнули и генетики, работавшие с популяциями животных и растений (В.С. Кирпичников, Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков, Л.А. Животовский, М.М. Магомедмирзаев, В.Н. Стегний и др.), а также палеонтологи (К.Л. Паавер, Н.Г. Смирнов, А.Г. Малеева, Б.А. Калабушкин и др.).

1.8. Особенности российской и английской ветвей фенетики

Авторы российского направления фенетики основывались на большом числе примеров из геногеографии растений и животных, полученных популяционными генетиками на диких популяциях и селекционерами на сортах культурных растений (Вавилов, 1965; Серебровский, 1970, 1973; Avise et al., 1974; Глотов, Семериков, 1978; Драгавцев, Дьяков, 1982). В этой связи ими в качестве примеров использовались и неоднократно цитировались исследования английских генетиков 50–60-х годов школы Г. Грюнеберга. Работы английской школы генетиков я отношу к первой по времени возникновения английской линии фенетики, хотя данное направление исследований никогда так не называлось, однако по существу и направленности очень близко к российской фенетике. Особого названия для этого направления до сих пор не существует, но в ряде работ встречаются такие названия, как изучение «неметрической изменчивости» (non-metrical variation), «эпигенетического полиморфизма» (epigenetic polymorphism), «неметрической дивергенции» (non-metrical divergence) и, наконец, «эпигенетической дивергенции» (epigenetic divergence).

Английские генетики провели на линейных мышах множество специальных исследований дискретных вариаций так называемых неметрических поро-

говых признаков скелета (Grüneberg, 1950, 1951, 1952 a, b, 1955, 1963, 1964; Weber, 1950; Green, Russel, 1951; Truslove, 1952, 1961; Searle, 1954 a,b,c; Deol, 1955, 1958; Deol et al.,1957; Grewal, 1962). Первые работы этого цикла датируются, по-видимому, 1950 г. Г. Грюнеберг описал на дискретных вариациях неметрических признаков скелета грызунов явление так называемой «квазинепрерывной изменчивости». Он установил (Grüneberg, 1950, 1951, 1952), что все эти признаки имеют скрытую количественную природу варьирования, но проявляются не у всех особей, а лишь у тех, у которых размер закладки признака превышает пороговую величину. Проявившись в фенотипе, они варьруют как обычные количественные признаки. Обобщая этот цикл исследований, Грюнеберг предположил (Grüneberg, 1963), что мелкие дискретные вариации в строении скелета (minor variants) могут косвенно маркировать генетическую специфику популяций млекопитающих, так как их частоты коррелируют с крупными мутациями в разных линиях. Поэтому, сравнивая частоты встречаемости неметрических признаков, становится возможным косвенно оценить величину генетических различий между природными популяциями. Очевидно, что в таком варианте российская и английская линии фенетики оказываются почти тождественными. Если не брать в расчет теоретической подоплеки обоих направлений, то они, с моей точки зрения, представляют собой и феноменологически, и по интерпретации результатов практически одно и то же.

Огромный вклад в популяризацию английской версии «фенетики» в мировых исследованиях внесли работы английского зоолога Р. Берри и его коллег (Berry, 1963, 1964, 1968, 1969 а, б, 1973; 1986; Berry, Searle, 1963; Berry, Jakobson, 1975; Berry et al., 1978 и др.). Они исследовали природные популяции различных видов млекопитающих с использованием неметрических признаков скелета. Р. Берри и А. Сиэл (Berry, Searle, 1963), обобщив полученные на десятке видов млекопитающих результаты, предложили называть дискретное проявление неметрических признаков скелета «эпигенетическим полиморфизмом», отчетливо понимая эпигенетическую природу этой дискретности и опираясь на представления К. Уоддингтона об эпигенетическом ландшафте и эпигенотипе (см. Уоддингтон, 1964, 1970). Позже мы вновь вернемся к представлениям Уоддингтона и обсуждению его терминологии. Важно, что впервые об эпигенетической природе проявления неметрических признаков в фенотипе было сказано именно в работе Р. Берри и А. Сиэла (Berry, Searle, 1963). Примечательно, что В. Вебер (Weber, 1950), по-видимому, первым опубликовал работу по генетическому изучению скелета мыши на диких популяциях, но она не обратила на себя большого внимания. Совершенный Р. Берри переход к исследованиям природных популяций домовых мышей с использованием набора неметрических признаков скелета, обнаруженных и изученных ранее на линейных мышах школой Грюнеберга, стимулировал немалый после-

дующий интерес зоологов и генетиков к этой методике косвенного генетического сравнения природных популяций млекопитающих.

В 70-х и 80-х годах XX в. с распространением метода электрофореза белков и развитием других методов молекулярной генетики это направление на некоторое время потеряло свою привлекательность (см. обзор Bauchau, 1988). Однако после длительного периода снижения интереса к английской версии «фенетики» (в СССР на эти годы, напротив, приходится время становления российской фенетики) в конце 80-х и начале 90-х годов прошлого века число исследований неметрических признаков скелета млекопитающих вновь возросло (Otto, 1978; Finnegan, 1978; Hartman, 1980; Andersen, Wiig, 1982; Cheverud, Buikstra, 1982; Sikorski, 1982; Васильев, 1982; Markowski, Sikorski, 1987; Zima, 1989; Suchentrunk, 1993; Markowski, 1995; Vasilyev, Vasilyeva, 1995; De Sousa et. al., 2002; и др.). Последователи английского направления «фенетики» появились в разных странах мира: Австралии, США, Германии, Австрии, Италии, Польше, России, Чехии, Хорватии, Болгарии. В это время начали собираться и европейские рабочие совещания генетиков и зоологов, где, наряду с электрофоретическими и иными молекулярно-генетическими сравнениями природных популяций млекопитающих, обсуждалась и изменчивость неметрических признаков скелета.

Большое сходство английской концепции и представлений российской фенетики популяций подчеркивали А.В. Яблоков и Н.И. Ларина (1985). Однако, несмотря на их значительную общность, английский вариант фенетики отличается от российского. Его своеобразие состоит в том, что он рассматривается как один из прикладных методов генетики, причем разработанный главным образом для неметрических пороговых признаков скелета млекопитающих, включая человека. Попыток европейских или американских ученых сделать то же самое с учетом изменчивости пороговых неметрических признаков, но на других группах животных или растений, мне известно немного (см. обзор Bauchau, 1988). Недавно А.В. Яблоков совместно с В. Эвансом предприняли попытку внедрения идей и некоторых методик российской фенетики в западную науку в виде монографии, изданной на английском языке (Evans, Yablokov, 2004). Однако имеются многочисленные популяционно-генетические исследования географической изменчивости отдельных дискретных признаков, выполненные с использованием биохимических, цитогенетических и окрасочных признаков-маркеров. В последнее десятилетие появляются также многочисленные работы по молекулярно-генетической филогеографии самых разных видов животных (Avise et al., 1987; Avise, 1998; Polly, 2001; Fedorov, Stenseth, 2002; Абрамсон, 2003; Fedorov et al., 2003 и др.) и растений (Parducci, Szmidt, 1999; Hardig et. al., 2000; Semerikov, Lascoux, 2003; Semerikov et. al., 2003 и др.), в которых решаются многие из тех прикладных задач, которые

были провозглашены Н.В. Тимофеевым-Ресовским и А.В. Яблоковым (1973) для фенетики и феногеографии.

Второй характерный признак — отчетливое понимание эпигенетической природы наблюдаемых различий в проявлении частот неметрических признаков и связь с эпигенетической концепцией Уоддингтона. Наконец, третья особенность заключается в представлении о пороговой и скрытой количественной (квазинепрерывной) природе дискретных проявлений неметрических признаков в фенотипе. В главах 3 и 5 мы вновь вернемся к этим понятиям и терминам и подробно их прокомментируем. В практическом отношении эти исследования основаны на том же принципе косвенной генетической интерпретации дискретных морфологических различий, но обусловленных эпигенетической регуляцией в ходе развития.

Российская ветвь фенетики отличается широтой охвата биологических объектов: от растений и грибов до животных разных групп. Это, безусловно, правильное решение, но, к сожалению, недостаточно разработаны критерии отбора признаков и их проявлений, что приводит к некоторой бессистемности и эклектичности в ряде сравнений. Иногда отчетливо популяционно-генетические сравнения рассматриваются как фенетические, и наоборот. Существующий принцип поиска дискретности или альтернативности как косвенной метки генетической обусловленности проявления вариаций данного признака, скорее всего, правилен только как способ выявления фенов, но не как объяснение их природы. Есть все основания полагать, что дискретное проявление фенов структурных признаков связано с дискретностью реализации альтернативных программ развития, имеет скрытую количественную природу и обусловлено расстановкой эпигенетических порогов (подробнее об этом будет сказано в главе 3). Кроме того, следует заметить, что такие признаки встречаются значительно чаще. Поэтому правильнее для таких структурных морфологических признаков использовать английский вариант понимания эпигенетической пороговой природы дискретных проявлений изменчивости неметрических признаков, но распространять эти принципы и на другие группы живых существ наряду с млекопитающими, как это делает российская ветвь фенетики.

Важно подчеркнуть еще одно обстоятельство. Наряду со структурными морфологическими признаками существует довольно много дискретных вариаций признаков окраски, которые отражают различия в молекулярной природе пигментов и, вероятно, в большей мере обусловлены прямыми молекулярно-генетическими факторами, а не эпигенетическими. Известно, в частности, что одни и те же пигменты у разных организмов и видов могут быть получены разными биохимическими путями, т.е. и в этом случае существует регуляторная эпигенетическая компонента. Тем не менее эти признаки и их полиморфизм, скорее всего, не относятся к категории «эпигенетического полимор-

физма». В то же время наши работы и исследования многих коллег показали, что это не касается проявления дискретной изменчивости структуры пигментных рисунков, которая обычно имеет пороговый характер и эпигенетическую природу (Васильев, 1988; Захарова, 2002; Васильев, Лобанова, 2002; Лобанова, 2002; Лобанова, Захарова, 2003).

Молекулярно-генетическую природу имеют, в частности, дискретные различия по чувствительности серой крысы к яду-варфарину в Великобритании (Берри, 1977). Проявление чувствительности к яду в разных популяциях крысы имело разную природу, но зависело от действия, по крайней мере, трех генов. Такой же дискретный полиморфизм наблюдается у человека по проявлению серповидно-клеточной анемии и целому ряду врожденных болезней, которые, как известно, тоже имеют молекулярно-генетическую природу. Подобные признаки встречаются значительно реже, чем структурные, и обычно используются в русле популяционной генетики. Таким образом, в пределы компетенции российской версии фенетики в настоящее время входят два класса признаков: с одной стороны, дискретные вариации морфологических структур, относящиеся к категории «эпигенетический полиморфизм» и имеющие эпигенетическую пороговую природу проявления (их дискретность обусловлена дискретностью морфогенетических путей), и с другой — дискретные вариации окрасочных и других признаков, дискретность которых может иметь молекулярно-генетическую природу детерминации на клеточном уровне.

Поскольку российская фенетика изначально претендовала на проведение косвенного генетического сравнения популяций, то включение в сферу ее интересов обеих категорий признаков было вполне оправдано. Однако использовать их необходимо отдельно, с учетом природы их изменчивости, и обе категории признаков не должны фигурировать в одних и тех же расчетах на равных. В английской версии фенетики используют только структурные признаки, дискретное проявление которых носит пороговый характер. В дальнейшем будет показано, что это больше оправдано для целей фенетики, чем использование признаков, заведомо имеющих непосредственную молекулярно-генетическую детерминацию и относящихся к сфере интересов популяционной и молекулярной генетики.

Специфичен и набор количественных критериев и методов, используемых российской и английской версиями фенетики. Для английского направления типично использование средней меры дивергенции (*MMD* — mean measure of divergence), разработанной математиком Смитом (C.A.B. Smith). Эта мера вычисляется как суммарная квадратированная разность преобразованных частот встречаемости признаков пары сравниваемых выборок, приходящаяся на признак, и выраженная в радианах.

$$MMD = \frac{1}{r}\sum_{i=1}^{r}\left[\left(\Theta_{i1}-\Theta_{i2}\right)^2-\left(\frac{1}{N_{i1}}+\frac{1}{N_{i2}}\right)\right],$$

где: $\Theta = \arcsin(1-2p)$ — преобразованные частоты встречаемости фенов, $p = k/n$, — частота встречаемости конкретного фена, r — число изученных признаков, N_{i1} и N_{i2} — число изученных сторон для билатеральных признаков и особей для медиальных признаков. Мера вычисляется с учетом поправок на число изученных объектов: чем больше выборки, тем меньше соответствующая поправка. Формула впервые была использована Р. Берри (Berry, 1963) при сравнении выборок домовой мыши разных лет и сезонов из природной популяции на островке Скокхольм с популяцией ближайшего побережья Великобритании. В дальнейшем его ученик Т. Съевольд несколько модифицировал формулу, включив поправку на коррелированность проявления билатеральных признаков на разных сторонах тела, и применил метод для сравнения популяций обыкновенной лисицы в Норвегии (Sjøvold, 1977).

В последние годы при межпопуляционных сравнениях использовали формулу К. Смита (Grewal, 1962; Berry, 1963) в модификации Т. Съевольда (Sjøvold, 1977):

$$MMD = \frac{1}{r}\sum_{i=1}^{r}\left[\left(\Theta_{i1}-\Theta_{i2}\right)^2-\left(\frac{1}{N_{i1}^2(N_{i1}+2n_{i1}\varphi_{i1})}+\frac{1}{N_{i2}^2(N_{i2}+2n_{i2}\varphi_{i2})}\right)\right],$$

где: $\Theta = \arcsin(1-2p)$ — так же преобразованные частоты встречаемости фенов; $p = k/n$ — частота встречаемости фена в общем виде, но для стабилизации частот Съевольд вводит преобразование Анскомба: $p = (k+3/8)/(n+3/4)$; N — число изученных сторон, n — число изученных особей; φ — коэффициент ассоциации, который рассчитывается по четырехпольной таблице (2 x 2).

Известна также попытка внедрения модификации формулы Смита, которую предложил американский исследователь С. Хартман (Hartman, 1980).

$$MMD = {}^{1}\!/_{r}\sum_{i=1}^{r}\left\{\left(\Theta_{i1}-\Theta_{i2}\right)^2-\left[1/(n_{i1}+0{,}5)+1/(n_{i2}+0{,}5)\right]\right\},$$

где $\Theta = 0{,}5\arcsin[1-2k/(n+1)]+0{,}5\arcsin[1-2(k+1)/(n+1)]$ — преобразованные частоты встречаемости фенов, r — число признаков, k — частота фена, n_{i1}, n_{i2} — число изученных сторон (метамеров). В этой модификации введена поправка на вероятность случайного необнаружения признака и поэтому не используются нулевые значения частот встречаемости. Однако в большинстве европейских работ применяется либо формула из первоначальной работы Берри, либо ее модификация, предложенная Съевольдом. При этом в обоих слу-

чаях рассчитываются усреденные среднеквадратичные отклонения *MSD* (mean standard deviation) по формуле, предложенной Съевольдом (Sjшvold, 1977):

$$MSD = \sqrt{\left[\sum_{i=1}^{r}\left(\frac{1}{N_{i1}^2(N_{i1}+2n_{i1}\varphi_{i1})+0{,}5}+\frac{1}{N_{i2}^2(N_{i2}+2n_{i2}\varphi_{i2})+0{,}5}\right)\right]\frac{2}{r^2}}$$

Различия статистически значимы на уровне $p < 0{,}05$ при $MMD > 2MSD$. При фенетических сравнениях часто применяют – показатель уникальности выборок (*MU* – measure of uniqueness), предложенный Р. Берри (Berry, 1963; Sjøvold, 1973; Hartman, 1980). Мера уникальности обычно оценивается как сумма дистанций *MMD* данной выборки со всеми остальными. Мы используем и несколько иную оценку уникальности–усредненную дистанцию данной выборки со всеми остальными (*MMU* – mean measure of uniqueness), которая может использоваться при сопоставлении результатов работ с разным числом выборок.

При получении оценок *MMD* часто наблюдаются отклонения от евклидовой метрики из-за смещений, заложенных в самих формулах. Для того чтобы уравнять оценки *MMD*, полученные при разных объемах выборок, в формуле имеется поправка, представляющая собой вычитание суммы обратных объемов выборок из квадратированной разности преобразованных частот встречаемости фенов для конкретного признака. Поскольку объемы выборок могут сильно варьировать, величина этой поправки может заметно влиять на получаемые оценки *MMD*. В целях преодоления этих отклонений от евклидовой метрики и возможности визуализации отношений сравниваемых выборок на плоскости обычно используют многомерное неметрическое шкалирование матрицы получаемых межгрупповых фенетических дистанций.

Для российского крыла фенетики характерно традиционное использование формул Л.А. Животовского (1979, 1980, 1982, 1991), который предложил показатель сходства популяций, критерий идентичности и показатель внутрипопуляционного разнообразия по полиморфным признакам. В ранних работах российских фенетиков широко применяется лишь критерий хи-квадрат, оценивающий значимость межпопуляционных различий.

За последние двадцать лет с появлением и внедрением компьютеров технология статистического анализа у последователей английской и российской ветвей фенетики заметно усложнилась и во многом приблизилась к уровню нумерической таксономии, включая многомерные методы ординации и классификации (Васильева и др., 2003; Васильев и др., 2003).

Изучая изменчивость млекопитающих, А.В. Яблоков был, конечно, хорошо знаком с исследованиями Р. Берри и его коллег — английских генетиков. Неслучайно в названии одной из самых первых, выполненных в России работ по фенетике, послужившей толчком для появления целой лавины фенетичес-

ких исследований, на первое место поставлено ключевое понятие «эпигенетический полиморфизм» (Крылов, Яблоков, 1972). Поэтому именно с данной пионерной работой А.В. Яблокова и Д.Г. Крылова можно связывать формальное объединение российского крыла фенетических исследований с английскими исследованиями неметрических пороговых признаков, как косвенных маркеров генетических различий между природными популяциями (Berry, Searle, 1963). В том же 1972 г. в антропологическом сборнике, изданном МОИП, вышла статья Ю.Г. Рычкова и А.А. Мовсесян, посвященная генетико-антропологическому анализу распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения. В своей работе авторы использовали методы английского крыла фенетики, опираясь на результаты незадолго до этого появившейся в журнале «Anatomy» работы А. Берри и Р. Берри (Berry, Berry, 1967), посвященной эпигенетической изменчивости черепа человека. Поэтому в СССР работы, выполненные в традициях российского и английского направлений фенетики, появились практически одновременно.

Следует отметить небольшую оплошность допущенную при обработке материала Ю.Г. Рычковым и А.А. Мовсесян. В те годы сложные расчеты проводили на вычислительных машинах БЭСМ–6 или ЕС–1010, причем редкие биологи были способны программировать свои задачи самостоятельно. Вероятно, указанные авторы так же воспользовались помощью программистов-математиков, поскольку ими было изучено много выборок и признаков и вручную выполнить такой объем вычислений было бы крайне затруднительно. Поскольку частоты встречаемости в формуле Смита преобразуются по формуле $\arcsin(1-2p)$, где p — частота встречаемости в долях единицы, а в англоязычной записи арксинус принято обозначать как $\sin^{-1}$, то российские программисты просто ошиблись в интерпретации формулы. Если российскому математику предъявить формулу $y=\sin(x)^{-1}$, то он поймет ее как $1/\sin(x)$. Скорее всего, именно это обстоятельство и привело к тому, что вместо приведенного выше преобразования частот была использована российская математическая нотация, и формула приобрела вид: $1/\sin(1-2p)$. Естественно, что эти величины были крайне малы в числовом выражении и совершенно не соответствовали тому, что следовало получить. Тем не менее ученые, не заметив этого курьеза, уверенно интерпретировали свои результаты, ориентируясь главным образом не на полученную матрицу странных *MMD*-дистанций, а на сами частоты встречаемости, что позволило им вполне успешно справиться с задачей. В разделе 6.4 приведены вычисленные по правильной формуле дистанции, полученные мной на материале этих авторов через 30 лет после выхода их работы. К счастью, их выводы полностью подтвердились.

Таким образом, становится ясно, что и западное, и отечественное направления фенетики феноменологически очень близки: в обоих случаях это популя-

ционный (групповой) уровень исследований, широкое использование различных проявлений индивидуальной фенотипической изменчивости, в том числе анализ дискретных состояний признаков, применение современных методов статистики, включая многомерные подходы, а также нацеленность на изучение диверсификации популяций и анализ эволюционных и экологических проблем.

Как соотносятся между собой 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 мы попытаемся показать, что объединяющей основой обоих направлений фенетики является эпигенетическая теория (Уоддингтон, 1947; Waddington, 1957, 1962; Шмальгаузен, 1946; Schmalgauzen, 1949; Alberch, 1980, 1981, 1982, 1985; Lövtrup, 1982; Шишкин, 1984 а,б, 1987, 1988), объясняющая порождение фенетического разнообразия в широком смысле слова и позволяющая использовать его как инструмент выявления биологического разнообразия на самых разных уровнях организации.

Интересно заметить, что в большинстве работ, выполняемых этими разными школами, обычно почти нет ссылок на исследования представителей другой школы. Фактически представители обоих направлений находятся почти в неведении относительно исследований друг друга. Таким образом, одна из моих задач состояла в том, чтобы проинформировать главным образом российских фенетиков, поскольку это издание выходит на русском языке, о том что делают их коллеги за рубежом.

1.9. Феногенетика и правило Астаурова

История фенетических исследований несомненно связана и с историей феногенетики. Появление феногенетики как области исследований, нацеленной на изучение генетической природы развития признаков, или «физиологии генов», связано с именем немецкого генетика Валентина Геккера (Haecker, 1918, 1925). Это направление исследований особенно энергично развивалось в 20-е годы московской школой популяционной генетики. Много было сделано в этой области Б.Л. Астауровым, Е.И. Балкашиной, Д.Д. Ромашовым, П.Ф. Рокицким, Н.В. Тимофеевым-Ресовским и С.Р. Царапкиным. Выше мы уже частично рассматривали работы П.Ф. Рокицкого в области теории поля действия гена в развитии дрозофилы, исследования Д.Д. Ромашова и Е.И. Балкашиной по изучению направленности фенотипической изменчивости и Н.В. Тимофеева-Ресовского по изучению пенетрантности, экспрессивности, а также симметрии фенотипического выражения признака. Н.В. Тимофеевым-Ресовским

были также заложены представления о роли генетической среды в развитии признаков. Он одним из первых обратил внимание на то, что фенотипическая изменчивость в популяциях существенно меньше генотипической. Другими словами, Николай Владимирович фактически установил, что, во-первых, нет жесткой связи между генотипом и формирующимся на его основе фенотипом, а во-вторых, что существенно меньший размах фенотипической изменчивости обусловлен регуляторными причинами развития (в фенотипе проявляется далеко не все, что может проявиться).

Особое место в изучении феногенетики занимают работы Николая Петровича Кренке, который описал явление «феногенетической изменчивости» у растений (Кренке, 1933–1935), сущность которой мы рассмотрим позднее. Последние исследования тесно связаны с особой формой изменчивости, которую, не давая ей специального наименования, впервые описал в 1925–1929 гг. один из самых ярких представителей четвериковской школы Борис Львович Астауров.

Наиболее важные и глубокие результаты в области феногенетики были получены Б.Л. Астауровым в конце 20-х годов при изучении мутации *tetraptera* у дрозофилы. Он обнаружил, что проявление гомодинамных антимерных признаков — резко увеличенных в размерах галтеров (жужжальцев), создающих впечатление четырехкрылости мух (отсюда и название мутации — tetraptera), осуществляется независимо на разных сторонах тела. По этой причине в качестве единицы изучения подобной изменчивости билатеральных структур предлагалось рассматривать не особь, а половину особи. При таком способе анализа материала Борис Львович открыл, что существует особая *форма изменчивости билатеральных признаков, при которой проявление признака в фенотипе не зависит ни от генотипа, ни от среды, а обусловлено эндогенными стохастическими явлениями развития* (Астауров, 1974). В 1930 г. Б.Л. Астауров вынужден был выехать из Москвы в Среднеазиатский НИИ шелководства и шелковедения (г. Ташкент) и заняться генетикой тутового шелкопряда. Только в начале 90-х годов В.А.Струнников и И.М. Вышинский (1991) вновь вернулись к этой проблеме и назвали эту особую форму изменчивости как *реализационная изменчивость*.

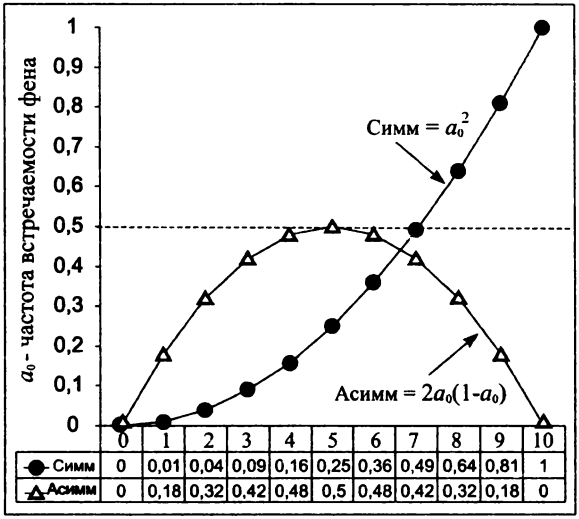
Очевидно, что генетика подразделяется на два неравных направления: одно (самое мощное по числу исследователей и исследований) традиционно изучает закономерности передачи генетической информации от родителей потомкам и тесно связана с селекцией, а другое — как эта переданная потомкам информация реализуется в их фенотипе (Гинзбург, 1984). Б.Л. Астауров всегда тяготел ко второй феногенетической стороне генетических исследований. Тем не менее одной из первых его работ было цитогенетическое исследование присланной из США формы, которую Стертевант определил как *Drosophila obscura*. Поскольку в лаборатории не удалось осуществить скрещивание этой формы с внешне очень похожей *Dr. obscura* из подмосковного

Звенигорода, Б.Л. Астауров вместе с С.Л. Фроловой провели цитогенетическое исследование, явившееся прообразом дальнейшей кариосистематики, и обнаружили существенные кариотипические различия между российской и американской формами, что позволило описать американскую форму как новый вид *Drosophila pseudoobscura* Frol., 1929. В дальнейшем Б.Л. Астауров увлекся проблемой эволюционного возникновения стабильности онтогенеза и явлением генетической нестабильности (Астауров, 1974; Бабков, 1985).

Опыты на *Dr. melanogaster* по изучению мутации tetraptera были начаты Б.Л. Астауровым еще в 1925 году во время генетического практикума под руководством С.С. Четверикова. Он установил, что внешне мутация *tetraptera* (tr) представляла собой сильно разросшийся галтер, который напоминал по строению дополнительное крыло. Максимальная экспрессия признака позволяла различить в дополнительном крылышке три жилки, характерные и для нормального крыла (*radius*, *costae* и неполная *media*). При наличии измененной структуры с обеих сторон тела, как уже отмечалось выше, муха выглядела четырехкрылой. Эта мутация был нестабильной и при разных вариантах скрещивания была обычно выражена неполно. Встречались обычно четыре билатеральных сочетания: симметричное проявление tr слева и справа (+/+), асимметричное проявление (+/- и +/-) и полное отсутствие на обеих сторонах тела (-/-). Б.Л. Астауров установил, что вероятности одностороннего проявления признака на левой и правой сторонах тела обычно одинаковы. Поскольку, как и все генетики-четвериковцы, он отличался высокой математической культурой и владел всеми методами статистики, известными в то время, то для него было очевидным, что при случайном формировании признака на разных сторонах тела вероятность симметричного сочетания (+/+) должна быть равна (при равенстве частот встречаемости признака на разных сторонах тела) квадрату средней односторонней вероятности его проявления.

На рис. 1.1 внизу приведена схема, поясняющая соотношение вероятностей четырех указанных симметричных и асимметричных билатеральных композиций признака. Вероятности b_s и b_d означают проявление асимметричных композиций соответственно левостороннего (нижний индекс *s* от *sinister* — левый) и правостороннего (*d* от *dexter* — правый) выражений фена. Наряду с этим имеются билатеральные композиции с симметричным проявлением — *c* и непроявлением — *e*. Все особи, имеющие признак, помечены символом — *d*. Число особей в выборке принято за *N*, а число сторон — *2N*. Вероятность левостороннего проявления признака будет рассчитываться как $a_s = (b_s + c)/N$, а правостороннего — $a_d = (b_d + c)/N$ то есть симметричные особи дважды включаются в расчет односторонней вероятности проявления признака. Если вероятности проявления признака слева a_s и справа a_d равны и в среднем составляют $a_0 = (a_s + a_d)/2$, то вероятность симметричного проявления будет равна $c = a_0^2$.

В работе 1927 года Астауров рассмотрел типичный пример билатеральной изменчивости мутации tr. В выборке из 200 особей (n) для конкретной линии



	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Симм	0	0,01	0,04	0,09	0,16	0,25	0,36	0,49	0,64	0,81	1
Асимм	0	0,18	0,32	0,42	0,48	0,5	0,48	0,42	0,32	0,18	0

Рис. 1.1. Правило Астаурова "независимой реализации антимеров билатеральных структур в морфогенезе", представленное в виде зависимости вероятности функций асимметричных и симметричных билатеральных композиций фена от вероятности его одностороннего проявления - a_0. В таблице приведены теоретические вероятности проявления симметричных (Симм) и асимметричных (Асимм) билатеральных композиций для разных значений частот встречаемости одностороннего проявления фена (частота оценивается одновременно по левой и правой сторонам тела). Пояснения к схеме и формулам см. в тексте (по Астауров, 1974, с изменениями)

дрозофил частота правостороннего проявления мутации составила $a_d = 47$, левостороннего — $a_s = 45$, а симметричного — $c_{ds} = 28$. Соответственно число мух, у которых признак не проявился, е = 80. На серии подобных примеров он проверил свою гипотезу, которая состояла в том, что признаки случайно и независимо проявляются на разных сторонах тела. В соответствии с описанным выше числовым примером вероятность левостороннего проявления составила $a_s = (c + b_s)/n = 0{,}365$, правостороннего — $a_d = (c + b_d)/n = 0{,}375$, а в среднем одностороннее проявление $a_0 = (2c + b_s + b_d)/2n = 0{,}370$. Соответственно теоретическое число симметричных проявлений признака $c = a_0^2 = 0{,}1369 \cdot 200 = 27{,}38$. Следовательно теоретическая и эмпирическая частоты проявления симметрич-

ных особей по произнаку tr практически совпали. Это означает, что признак реализируется на разных сторонах независимо, а его случайное варьирование на левой и правой сторонах создает билатеральные композиции симметричного проявления. В этой связи Астауров заключает: «...наблюдаемые факты вполне согласуются с предположением о независимом проявлении признака tr на разных сторонах одного и того же организма» (Астуров, 1927; цит. по Астауров, 1974, с. 39). Далее, анализируя природу этого феномена, он рассуждает следующим образом: «...в случае tr не может возникнуть никаких сомнений в том, что генотипическая структура обеих половин одной и той же особи одинакова; в то же время трудно предположить, что различные стороны одной и той же особи вполне независимо друг от друга испытывают влияние каких-то обусловливающих проявление внешних условий.....Таким образом, остается видеть причину различного поведения одного и того же генотипа на разных сторонах особи в каких-то не зависящих друг от друга различиях процессов развития на разных сторонах» (Там же, с. 39). Это указывало на особую изменчивость, не зависящую ни от генотипа, ни от внешней среды, а обсуловленную внутренней механикой и стохастикой развития.

В таком случае для билатерально проявляющегося признака необходимо проводить расчет относительной частоты встречаемости не в виде отношения числа особей, проявивших признак, к общему числу изученных особей в выборке, а в виде отношения числа сторон, на которых он проявился, к общему числу изученных сторон $a_0 = (2c + b_s + b_d)/2N$, т.е. единицей наблюдения при этом будет не особь, а половина (сторона) особи. Астауров пишет в этой связи: «Отсюда следует также, что основной единицей, с которой генотип вступает во взаимодействие, является для случая tr не организм как целое, а лишь половина последнего. Поэтому, если мы хотим найти величины, характеризующие способность определенного генотипа проявляться фенотипически, то основной единицей, по отношению к которой мы должны высчитывать вероятность проявления, должна являться не особь, а половина особи» (Там же, с. 39). Он приводит также конкретные формулы для расчета вероятностей одностороннего проявления признака, общей доли асимметричных проявлений, вероятности непроявления признака. Во всех этих формулах в качестве базовой величины используется вероятность среднего одностороннего проявления признака — a_0, или a. Например, вероятность полного присутствия признака на сторонах вычисляется как $d = a(2-a)$, а полного отсутствия — как $e = 1 - a(2-a)$, вероятность односторонних проявлений как $b = a(1-a)$, а общая вероятность асимметричных проявлений как $2b = 2a(1-a)$. Схема соотношения в выборке билатеральных признаков и теоретические кривые, характеризующие зависимость их проявления от изменения частоты среднего одностороннего проявления признака, приведены на рис. 1.1.

Поскольку все эти закономерности, обусловленные случайной комбинаторикой проявления билатеральных структур на разных сторонах особи, чрезвы-

чайно распространены и типичны для большинства дискретных вариаций билатеральных признаков и их фенов, имеет смысл рассматривать их как «правило независимой реализации билатеральных структур» Астаурова, или, как предлагает В.В. Бабков (1985) как «принцип автономной изменчивости признаков Астаурова» (Бабков, 1985). Тем не менее иногда встречаются исключения из общего правила Астаурова, природа которых была описана им самим, а также случаи направленной асимметрии (киральности), например асимметрия клешней манящего краба или лево- и правозакрученности раковин ряда моллюсков, асимметрия расположения ряда внутренних органов и мн. др. В дальнейшем Н.В. Тимофеев-Ресовский и В.И. Иванов (1966) предложили классификацию разных отклонений от правильной симметрии проявления билатерального признака. Согласно их классификации, следует выделять случаи симметрии, диссимметрии (неполной симметрии), асимметрии, дисантисимметрии (неполной антисимметрии) и антисимметрии .

В мировой и отечественной литературе, начиная с середины прошлого века, широко обсуждается и используется как некая мера стабильности или дестабилизации развития явление «флуктуирующей асимметрии» (Thoday, 1955, 1958; Rasmuson, 1960; Soule', 1967, 1979; Захаров, 1978, 1981 а, б, в, 1982, 1984, 1987; Leary et al., 1983, 1985 а, б; Graham, Felley, 1985; Palmer, Strobeck, 1986; Parsons, 1990; Zakharov et al., 1991; Leamy, 1993; Mitton, 1993; Palmer, 1994; Siegal, Bergman, 2002; Klingenberg, 2003; и мн. др.). При максимальной выраженности флуктуирующей асимметрии, т.е. независимой вариации признака на разных сторонах тела, корреляция проявления билатерального дискретного признака на левой и правой сторонах близка к нулю. Феномен флуктуирующей асимметрии мы рассмотрим подробнее в главе 5. В данном случае важно лишь заметить, что как отсутствие координированности развития признака на разных сторонах это явление впервые было описано Б.Л. Астауровым, и лишь позднее многие исследователи начали использовать его для оценки стабильности развития (Thoday, 1955, 1958; Rasmuson, 1960; Soule', 1967, 1979; Захаров, 1978).

Исследования Б.Л. Астаурова имеют чрезвычайно важное значение для развития фенетических исследований, поскольку он показал, что редукционистское рассмотрение формирования тех или иных признаков, как жестко детерминированных теми или иными генами, не позволяет объяснить феномен открытой им особой формы изменчивости, не сводимой ни к генотипическим, ни к средовым причинам. Для этого требуется допустить, что существует особая «развитийная», или эпигенетическая, природа этой изменчивости (если применять терминологию Уоддингтона). Поскольку большинство фенов, о которых пойдет речь в данной книге, подвержены такой изменчивости, то можно полагать, что работы Б.Л. Астаурова, как и Н.И. Вавилова, могут считаться исторической основой становления современной фенетики.

1.10. Современная фенетика и эпигенетика

За три десятилетия существования фенетики в нашей стране был накоплен огромный эмпирический материал (Яблоков, Ларина, 1985; Яблоков, 1987), однако до сих пор не прекращаются споры о теоретических основах фенетики, о том, что такое фен и какова его природа. С этим, по-видимому, и связан некоторый, иногда значительный скепсис по отношению к фенетике у специалистов смежных отраслей науки. Одни сводят фенетику к рассмотренной выше популяционной морфологии, что на практике выглядит как упрощенное приложение западного нумерико-таксономического понимания термина фенетика к исследованию популяций. Другие считают фенетику неким суррогатом генетики, особым, но не очень полноценным разделом генетики, так как строго генетические исследования морфологических признаков предполагают обязательное проведение специально организованных скрещиваний. Многие критикуют фенетиков за недостаточно строгую интерпретацию полученных результатов. Есть, конечно, справедливая критика, но в главном она мне кажется неверной. Как нельзя описать онтогенез только морфологическими или только генетическими методами, поскольку его глубинное содержание включает в себя, пожалуй, все многообразие явлений, присущих жизни, так и фенетику, в основе которой лежат явления развития, нельзя свести только к популяционной морфологии 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 онтогенез и морфогенез (Яблоков, 1987; Захаров,1987; Магомедмирзаев, 1990; Васильев, 1988, 1996). Идея необходимости такого «популяционного» или «группового» видения онтогенеза отчетливо угадывается в первых работах по феногенетике Н.В. Тимофеева-Ресовского и Б.Л. Астаурова. Однако, пожалуй, впервые эта мысль была четко сформулирована А.В. Яблоковым (1974) и развивалась в работах его учеников и последователей (Захаров, 1978; 1981 а, б, в, 1987; Васильев, 1982; 1988, 1990, 1996; Кожара, 1987). Глубокое обоснование этой идеи приводит в своей монографии М.М. Магомедмирзаев (1990).

В конце XX в. возрос интерес к различным, в том числе эволюционным аспектам эпигенетики (Alberch, 1980; Alberch et al., 1979; Шишкин, 1984 а, б, 1988; Белоусов, 1987; Rieppel, 1990; Saunders, 1990; Васильев и др., 2000; Гродницкий, 2001 а, б; Расницын, 2002). Особенно важны в этом отношении теоретические работы М.А. Шишкина и П. Олберча, которые фактически объединяют и развивают взгляды И.И. Шмальгаузена (1938, 1946, 1969) и К. Уоддингтона (1947, 1970).

То, что именно эпигенетике принадлежит ведущая роль в развитии фенетики (Васильев, 1988, 1990, 1996) — сегодня это уже не голословное утверждение. В последние годы, как уже говорилось, успехи молекулярной биологии позволили установить, что предсказанные Уоддингтоном эпигенетические механизмы реально существуют и активно регулируют процессы функционирования генома и морфогенеза (Гилберт и др., 1997; Zuckerkandl, 2002; Яблонка, Лэмб, 2003; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2004). Показано, что эпигенетические процессы главным образом определяют канцерогенез и другие морфогенетические нарушения. Обзор важнейших достижений этой крайне интересной области современной биологии будет сделан позднее.

По словам специалиста в области генетики развития млекопитающих Б.В. Конюхова (1986, с. 264), «фенотип 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». В этом плане также интересно 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» (Тимофеев-Ресовский, Иванов,1966, с. 116). Уже из этих высказываний становится ясно, что те альтернативные (дискретные) 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 (Оно, 1973; Конюхов,1986; Zuckerkandl, 2002). Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов собственно и называются *эпигенетическими*. Они и обеспечивают весь сложнейший процесс самосборки организма, т.е. «развитие с новообразованием», или *эпигенез*, как его определил еще Каспар Фридрих Вольф в 1764 г. (Вольф, 1950). К этому следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, — это свойства «признаков», а не генов, поскольку транс-аллели кодирующих генов на молекулярном уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977; Конюхов, Нончев, 1981), а функционирование цис-аллелей и некодирующих генов регулируются только эпигенетической системой генома (Сусловъ и др., 2004). Не вызывает сомнения то, что явле-

ния доминантности и рецессивности признаков макрофенотипа обеспечиваются эпигенетическими механизмами. Таким образом, нам представляется, что именно эпигенетические явления и теория эпигенетики и есть та основа, на которой должны строиться современная фенетика и феногенетика.

Поэтому, я полагаю, что **фенетика** — *это популяционная дисциплина, которая на популяционном (групповом) 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*.

Следует подчеркнуть, что А.В. Яблоковым и Н.В. Тимофеевым-Ресовским был сформулирован очень важный аспект фенетики: она позволяет *маркировать* генотипическую структуру популяции. Поскольку после появления последних работ молекулярных биологов стало ясно, что прямой жесткой связи между генами и признаками не существует даже на молекулярном уровне (Zuckerkandl, 2002; Инге-Вечтомов, 2003, 2004, см. также материалы главы 3), то, очевидно, большинство фенов не могут считаться непосредственными маркерами генотипического состава популяции как дискретные вариации фенотипа с моно- или олигогенной детерминацией. Однако фены представляют собой «маркеры» особенностей организации процесса развития — «эпигенеза», т.е. могут служить маркерами эпигенетической системы популяции. Поэтому принцип маркирования наследственно обусловленных (эпигенетических) различий разных популяций на основе сравнения частот фенов, предложенных Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым и Н.В. Глотовым (1973), оказывается вполне современным и правильным.

Современная фенетика, с моей точки зрения, в широком ее понимании включает все указанные в этой главе направления морфологических исследований, опираясь на эпигенетические механизмы развития и становления фенотипа в морфогенезе. Фенетика использует не только групповой многомерный анализ внутрииндивидуальной изменчивости дискретных состояний морфологических структур, т.е. особености структурогенеза, но учитывает размерогенез и формогенез (Корона, Васильев, 2000). Многомерные подходы позволяют получать косвенные оценки эпигенетической дифференциации внутривидовых форм и эпигенетической дивергенции видов и надвидовых таксонов (Васильев, 1996, 2004; Васильева и др., 2005). Более того, имеет смысл говорить о необходимости формирования особой области популяционной биологии, которую можно определить как *популяционную мерономию*. Каковы границы фенетики и популяционной мерономии? Как они соотносятся друг с другом? Нет ли «поблизости» еще каких-либо популяционных наук? На все эти вопросы я постараюсь ответить в книге.

Глава 2

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

В этой главе затронуты лишь наиболее важные для дальнейшего изложения факты и гипотезы. Информация в данной области пополняется ежегодно, стремительно прибывает и может быть размещена лишь в многотомной энциклопедии. Приводимые здесь данные крайне отрывочны и в известном смысле эклектичны, однако они должны послужить необходимым минимальным справочным материалом при рассмотрении достаточно сложных явлений молекулярной эпигенетики или эпигеномики, если так можно назвать область молекулярной биологии, изучающую процессы молекулярной регуляции функционирования генома в процессе клеточной дифференцировки и индивидуального развития (Gilbert, 2003).

После завершения в 2001 г. амбициозного международного проекта «Геном человека», недавно был начат новый, не менее мощный проект — «Проект эпигеном человека» («Human Epigenome Project»), рассчитанный на пять лет. Одна из организаций в Германии, которая будет участвовать в этом проекте, носит весьма примечательное название «Epigenomics» — «Эпигеномика». Возникновение такого проекта неслучайно, так как установлено, что многие болезни, в том числе канцерогенез, связаны в первую очередь с изменением функционирования генома, а не его структуры, т.е. с эпигенетическими процессами. Более того, оказалось, что пока не удается установить четкую связь между генами человека и его здоровьем и требуется знать не только то, сколько и каких генов имеется в геноме, но и то, как эти гены работают в онтогенезе.

Один из ведущих российских специалистов в области молекулярной биологии Б.Ф. Ванюшин (2004), утверждает, в этой связи: «... век двадцатый был веком торжества генетики. Нет сомнений в том, что век нынешний по праву

был веком торжества генетики. Нет сомнений в том, что век нынешний по праву — век эпигенетики». Неслучайно У. Гиббс (2004, с. 64) приходит к аналогичной мысли: «Долгое время ДНК считалась единственным носителем наследственной информации. Но сегодня биологи уверены, что существует другой, более лабильный информационный уровень, связанный с хромосомами. На смену генетике приходит эпигенетика».

Поскольку эпигенетика и эпигенетические процессы в последние годы из области гипотез перешли на твердую почву изучения реальных молекулярных процессов, причем главным образом за счет усилий молекулярных биологов, то это обстоятельство привело и к резкому сужению области эпигенетики до молекулярных процессов. Теперь основными молекулярными эпигенетическими изменениями считают те, которые связаны с изменением экспрессии генов без нарушения нуклеотидной последовательности ДНК. Это вполне справедливо, но эпигенетика данными явлениями не исчерпывается. Обратимая перестройка генома за счет мобильных диспергированных элементов в физиологическом времени развития одной особи также относится к эпигенетическим процессам. Несомненно, что сфера эпигенетики значительно шире явлений метилирования ДНК, о которых ниже пойдет речь. Она включает в себя всю совокупность сложнейших процессов регуляции функционирования генома в процессах клеточной дифференцировки и морфогенеза, включая возможность гибкого выбора пути морфогенеза на всех его этапах, механику развития, нелинейную термодинамику развития, экологические факторы развития, и тесно связана с эволюционным процессом (Уоддингтон, 1970; Robert, 2002; Gilbert, 2003).

Возможные упрощения в изложении материала неизбежны по двум причинам: во-первых, автор — зоолог, интересующийся проблемами молекулярной генетики и эпигенетики, во-вторых, в силу первой причины хорошо осознает, что в книге, адресованной явно не молекулярным генетикам, а, скорее, зоологам, необходимо наводить мосты для популяризации достижений молекулярной биологии среди «немолекулярных» биологов и писать проще. Молекулярные биологи, а также недавние студенты могут просто перелистать этот раздел.

2.1. Структура и экспрессия генов

Поскольку большинство сегодняшних читателей этой книги получили биологическое образование не позднее 1960-х годов, то можно полагать, что всем хорошо известно, как устроена двухцепочечная спиральная молекула ДНК, состоящая из полинуклеотидных последовательностей, составленных комбинациями двух пар комплементарных нуклеотидов. Снаружи каждая цепь ДНК имеет остов из повторяющихся остатков дезоксирибозы, соединенных друг с другом с помощью фосфодиэфирных связей, а изнутри расположены

связанные с ними нуклеотиды: аденин (A), гуанин (G), цитозин (C) и тимин (T). Соединение дезоксирибозы с азотистым основанием представляет собой мономер — дезоксирибонуклеотид, последовательность которых и образует полимер — ДНК (дезоксирибонуклеиновую кислоту).

Цепи ДНК, представляющие собой спиральный дуплекс, удерживаются за счет водородных связей между пуриновыми основаниями одной цепи и пиримидиновыми — с другой: аденин связан с гуанином, цитозин с тимином. При соединении между собой дезоксирибозных остатков каждый фосфат соединяет гидроксильную группу (OH) в определенном положении, а именно, при 3'-углеродном атоме дезоксирибозы одного нуклеотида с OH-группой при 5'-углеродном атоме дезоксирибозы у смежного нуклеотида (рис. 2.1, 2.2). Поэтому 5' и 3' позиции углеродных атомов в дезоксирибозе, имеющей пять атомов углерода, обозначают не только места соединения сахаров фосфодиэфирной связью, но и места разделения нуклеотидных последовательностей. ДНК прокариот чаще представлены кольцевой дуплексной молекулой, которая встречается в митохондриях и хлоропластах, а также в бактериальных плазмидах и вирусах млекопитающих. Встречаются кольцевые одноцепочечные, кольцевые двухцепочечные и линейные двухцепочечные ДНК. У эукариот ДНК — это линейная двухцепочечная спиральная форма.

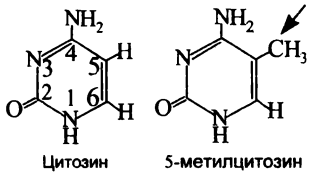


Рис. 2.1. Структурные формулы цитозина и 5'-метилцитозина после его метилирования. Цифры слева - порядок нумерации атомов углерода; стрелка - место присоединения метиловой группы

Для всех уже является аксиомой, что основная часть ДНК упакована в хромосомах. У эукариот хромосомы состоят из хроматина: двухцепочечной ДНК, образующей комплексное соединение с пятью вариантами белков-гистонов: H1, H2A, H2B, H3 и H4. Важно при этом заметить, что гистоны могут быть ацетилированы, фосфорилированы и метилированы, что влияет на степень конденсированности хромосом и доступность генов транскрипционным процессам (Newell-Price et. al., 2000). В дальнейшем эта информация нам пригодится.

Молекула ДНК «намотана» на гистоновые октамеры, соединенные друг с другом. Гистон H1 приблизительно вдвое больше по числу входящих в него аминокислот по сравнению с остальными четырьмя. Хроматин под электронным микроскопом напоминает волокно толщиной 10 нм, на котором видны

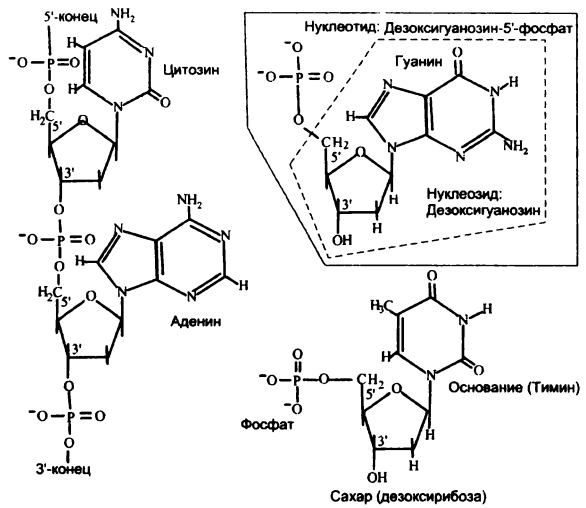


Рис. 2.2. Структурные формулы соединения дезоксирибозных остатков в цепочке нуклеотидов, образующих последовательность ДНК (5' и 3' - концы углеродных атомов дезоксирибозы, обеспечивающие сшивку нуклеотидной цепочки)

регулярно расположенные утолщения, похожие на «бусинки». Последние представляют собой гистоновые октамеры, состоящие из парных молекул четырех разных малых гистонов. Это образование называется нуклеосомный кор, на который наматывается сегмент ДНК протяженностью 145 пар оснований (Сингер, Берг, 1998), причем ДНК, уже являясь спиралью, при наматывании на кор превращается в плотно упакованную сверхспираль (спираль второго рода). Хотя гистон Н1 и не входит в состав нуклеосомного кора, но обеспечивает сшивку и своеобразную прокладку для тех мест суперспирали, где ДНК начинает навиваться, а затем завершает свой виток на нуклеосомном коре — бусинке. Такое уплотнение за счет гистона Н1 приводит к большей конденсации суперспирали, диаметр которой достигает уже не 10 нм, а 30 нм. В метафазной хромосоме степень конденсации еще сильнее возрастает и достигает 5000-кратного уплотнения (Сингер, Берг, 1998). Хроматин обеспечивает высокую степень компактности геномной ядерной ДНК, что важно для возможности размещения в ядре громадных молекул ДНК у эукариот.

Высказывается предположение (Mattick, Gagen, 2001; Трифонов, 2002), что нуклеосомная упаковка ДНК, требуя формирования нуклеосом на расстоянии приблизительно в 200 пар оснований, является одной из основных причин возникновения прерывистой, мозаичной структуры генов. Вероятно, ДНК была

эволюционно сформирована на основе кольцевых генов, типичных для многих прокариот, поэтому ДНК эукариот имеет сегментированный характер (Трифонов, 2002). Э.Н. Трифонов (2002, с. 796) замечает: «... геномы современных организмов построены из структурных единиц стандартного размера — около 360 и 450 пн у эукариот и прокариот соответственно». Эпигенетические процессы регуляции транскрипции генов у эукариот связаны с нуклеосомной «разметкой» ДНК, поскольку от положения нуклеосом зависит доступность тех или иных частей (сайтов) ДНК для регуляторных белков или, напротив, для блокирования доступа к определенным сайтам (Суслов и др., 2004).

Хорошо известно, что наряду с ДНК в клетках присутствуют три типа РНК: рибосомная — рРНК, транспортная — тРНК и матричная — мРНК, которую иногда называют информационной РНК. Однако не очень широко известно, что одновременно с этим существуют малые цитоплазматические РНК — мцРНК и малые ядерные РНК — мяРНК. У эукариот в ядре клеток имеется также гетерогенная ядерная РНК — гяРНК, которая представляет собой смесь транскриптов нескольких ядерных генов (*транскриптам*). По данным, М. Сингера и П. Берг (1998), почти 80% от массы всех РНК составляют рРНК трех-четырех видов, поскольку они непосредственно участвуют в биосинтезе белка. Из оставшейся массы около 15% приходится на тРНК, которых насчитывают более 100 видов. Интересно, что на долю изменчивой матричной РНК приходится менее 5% массы, но видов мРНК известно несколько тысяч. Остальная масса, т.е. менее 2% приходится на малые ядерные и цитоплазматические РНК.

Всем также хорошо известны такие явления, как конвариантная редупликация ДНК, явление рекомбинации между гомологичными участками родительских хромосом при кроссинговере, транскрипция и трансляция информации с помощью РНК, триплетный код и общие черты процесса биосинтеза белков в рибосомах, завершающиеся формированием третичной структуры белка. Долгое время цепочка передачи молекулярно-генетической информации представлялась в анизотропном виде: ДНК->ДНК->РНК->Белок. В целом она характеризовала логику детерминированного программирования со стороны генома белков и остальных черт фенотипа. Эта схема, как я уже отмечал, была названа центральной догмой молекулярной биологии. Затем, были открыты новые пути передачи информации, включая возможность репликации РНК (РНК -> РНК) и осуществления обратной транскрипции ретровирусами, ретротранспозонами и ретрогенами (РНК-> ДНК), т.е. возможности обратного встраивания РНК в ДНК. Сравнительно недавно открыто явление прионизации белков.

В 1982 г. американский биолог Стенли Прусинер, обсуждая проблему медленных инфекций, включая «губкообразную энцефалопатию», высказал гипотезу об особых белковых инфекционных частицах, которые назвал «**pro**teinaceous **in**fections particle», переставив для удобства произношения буквы в сокращенном

названии «**pro-in**» на «**prion**». В дальнейшем гипотеза подтвердилась, и была обнаружена особая структура белковых молекул — прионов, которая вызывает процесс конформационного уподобления себе других гомологичных белков (Белок -> Белок). Это происходит лавинообразно и напоминает кристаллизацию, причем рост таких белковых аналогов «кристаллов» — амилоидов — параллельно сопровождается образованием небольших олигомеров, которые служат своеобразными семенами для роста таких же новых структур (Инге-Вечтомов, 2000). За это открытие С. Прусинер в 1997 г. получил Нобелевскую премию. Возможность прионизации, т.е. репликации полипептидов на основе пространственных конформационных белковых матриц, а также явлений обратной транскрипции и авторепликации РНК заставляет пересмотреть традиционную схему центральной догмы молекулярной биологии (Инге-Вечтомов, 2003).

Схему информационных связей между ДНК, РНК и белком в модификации, предложенной С.Г. Инге-Вечтомовым (2003), можно теперь представить иначе (рис. 2.3). Из нее следует, что логика жесткой генетической детерминации белков и классические рассуждения Дж. Бидла и Э. Татума о том, что «один фермент соответствует одному гену», уходят в прошлое. Этому во многом способствовало открытие альтернативного сплайсинга (речь о нем пойдет позднее), позволяющего на одном и том же гене создавать множество вариантов белков. Возникла иная логика рассуждений, согласно которой ДНК существует как основа длительного хранения и передачи информации, т.е. как «генетический склад» или «архив» (Ратнер, 2001). Молекулы РНК представляют собой основные операциональные единицы считывания (транскрипции) и перевода (трансляции) данной информации. Собственно и сами ДНК, как полагают, эволюционно возникли из РНК.

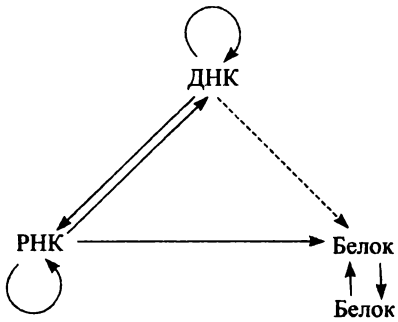


Рис. 2.3. Современная модификация «центральной догмы» молекулярной биологии: нарушена анизотропия изначальной схемы «информационных» связей между ДНК, РНК и белком (по Инге-Вечтомов, 2003)

Вся эпигенетическая система, включая функционирующие ДНК, РНК и их продукты — белки, обеспечивает полноценное осуществление и регуляцию репликации, транскрипции и трансляции генетической информации в нужное время, в нужном месте и в должной мере. Таким образом, теоретические представления Уоддингтона о том, что генотип развивающегося организма предоставляет собой эпигенетическую систему, или эпигенотип, подтверждаются на практике.

Особые регуляторные способности молекулярной эпигенетической системы в клетке стали очевидными после открытия прерывистости генов у эукариот. Как стало известно еще в 1970-х годах, у эукариот кодирующие белок гены в отличие от генов большинства прокариот могут быть прерывистыми: кодирующие части ДНК прерываются некодирующими. Кодирующие части были названы экзонами, а вставочные некодирующие — интронами. Название интрон произошло от английского словосочетания **intervening zone** — буквально «промежуточная зона», а экзон от **expressing zone**, т.е. «выражающая ген», экспрессируемая часть гена. Это было обнаружено при сравнении мРНК и исходных участков ДНК. Оказалось, что матричные РНК эукариот часто не соответствуют (неколлинеарны) нуклеотидным последовательностям исходных участков ДНК. Установлено также, что фрагменты целого ряда мРНК соответствуют участкам ДНК из разных частей генома. Давно известно, что матричная РНК используется как своеобразный «лентопротяжный» механизм при биосинтезе белка: на мРНК нанизывается множество рибосом, которые, перемещаясь вдоль нее, обеспечивают условия для трансляции информации с мРНК, позволяя с помощью тРНК переводить ее с триплетного нуклеотидного кода в последовательность расположения аминокислот в синтезируемом белке. Понятно, что для обеспечения этого процесса биосинтеза должна использоваться только кодирующая часть генома, т.е. экзоны. Было обнаружено, что исходные транскрипты мРНК, полученные с ДНК, — про-мРНК, содержат полную информацию и об экзонах, и об интронах. Однако сразу после исходной транскрипции участки мРНК, соответствующие интронам, удаляются с помощью особого процесса, который называется *сплайсинг* (рис. 2.4).

Зрелые мРНК после сплайсинга содержат только информацию о сшитых друг с другом экзонах. Интроны не относятся к постоянным атрибутам абсолютно всех генов эукариот. В генах, которые кодируют молекулы функциональных РНК, т.е. рибосомных или транспортных, интроны почти не встречаются. Наряду с интронами в последовательностях, кодирующих РНК, часто содержатся промежуточные последовательности — *спейсеры*, которые удаляются из первичных транскриптов, но они есть только в тех из них, которые кодируют РНК. Многие спейсеры способны к транскрипции и участвуют в регуляции экспрессии, что стало известно относительно недавно. Особо ак-

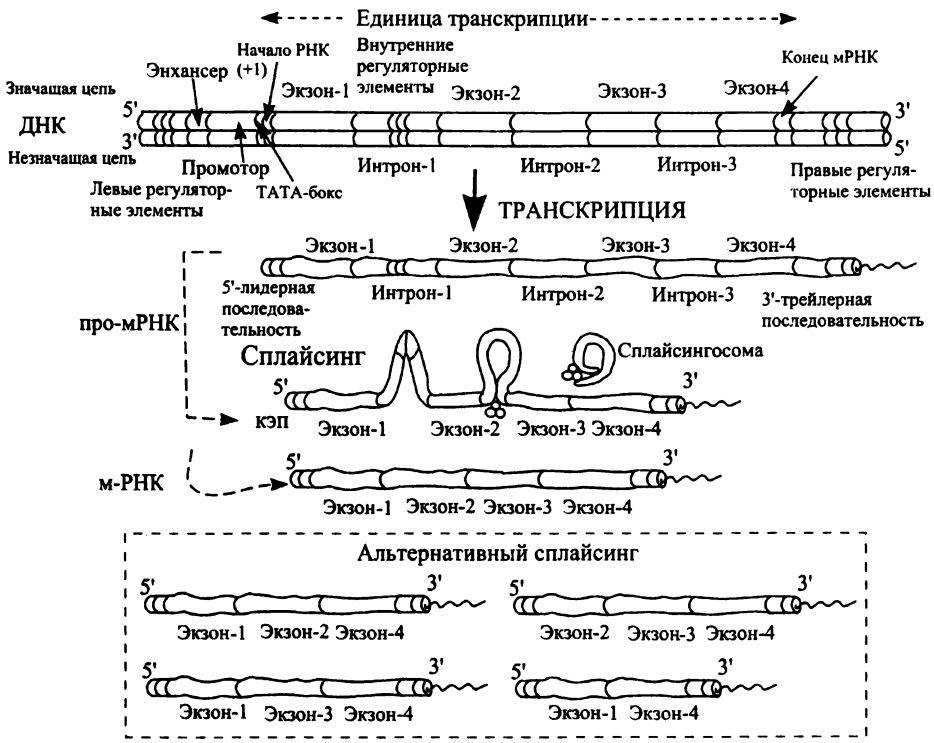


Рис. 2.4. Схема транскрипции и сплайсинга, включая альтернативный сплайсинг транскриптома. Один ген (единица транскрипции) позволяет за счет эпигенетически регулируемого процесса альтернативного сплайсинга производить мРНК для синтеза не одного, а нескольких белков. Пояснения см. в тексте

тивную роль среди них при экспрессии генов I класса (см. ниже) играют протяженные спейсеры — межгенные спейсеры, разделяющие кластеры рРНК-генов. Общая масса ДНК, содержащей интроны, значительно превышает ту ее часть, которая содержит экзоны. К этому важному обстоятельству мы вернемся несколько позднее. Следует еще добавить, что гетерогенная ядерная РНК (гяРНК) является сложным комплексом, включающим и первично транскрибированные участки, еще содержащие информацию об интронах, и зрелые процессированные транскрипты уже после сплайсинга. В цитоплазме клетки цитоплазматические мРНК функционируют только в зрелом виде.

В процессе сплайсинга происходят реакции расщепления с образованием лассообразной структуры интрона (петли) и лигированием (сшивкой) двух экзонов (см. рис. 2.4). Судьба удаляемых интронов еще не выяснена во всех подробностях. Процесс сплайсинга катализирует сложный комплекс, который называется «сплайсингосома» и состоит из самого интрона, с которым связаны до пяти мяРНП (множество ядерных рибонуклеопротеидных комплексов), и вспомогательных белков. Сплайсинг разных типов генов, образующих разные РНК, может отличаться, однако в конечном итоге чаще всего происходит линейное удаление интронов и лигирование экзонов. Наряду с «самосплайсингом» в цис-реакциях (внутримолекулярных) известен и транс-сплайсинг, т.е. процесс лигирования экзонов, принадлежащих разным молекулам РНК. Транс-сплайсинг может давать комбинаторику экзонов в цис- (внутри молекул) и транс-сочетаниях (между молекулами), т.е. обеспечивать разнообразие конечных продуктов трансляции.

Имеется еще один способ комбинировать последовательность экзонов. Как уже было сказано выше, существует явление альтернативного сплайсинга, когда на одном и том же гене возможно кодирование разных вариантов строения зрелой мРНК, которые будут иметь разные наборы экзонов и, следовательно, формировать разные белки. Д.Л. Блэк (Black, 2000), например, показал, что ген Dscam у *Drosophila melanogaster* за счет альтернативного сплайсинга может обеспечить разнообразие до 1000 версий белка, который ответственен за процессы, связанные с контролем формирования аксонов, что позволяет достаточно тонко регулировать развитие нервной системы дрозофилы. Поэтому возникновение у эукариот экзон-интронной прерывистой структуры считается важнейшим арогенетическим событием, или, по А.Н. Северцову, — ароморфозом, что позволяет компактно кодировать генетическую информацию за счет комбинирования экзонов и интронов и альтернативного сплайсинга (Суслов и др., 2004).

Экспрессия самих генов — участков ДНК, не может осуществляться без помощи белков-ферментов, т.е. функционирование генов невозможно без эпигенетических (надгенетических) процессов. Экспрессия генов, как правило,

регулируется на этапе образования РНК, однако может осуществляться при трансляции мРНК в белки. Начало транскрипции (инициация экспрессии генов) регулируется двумя известными способами: либо за счет модификации репрессорных белков, изначально блокировавших транскрипцию, либо активаторными белками, которые должны находиться в необходимом функциональном состоянии. Другими словами, либо нужно испортить блокирующее устройство, чтобы машина экспрессии запустилась, либо повернуть тумблер в состояние «запуск машины». Иногда сами белки, которые получаются при экспрессии генов, могут регулировать собственное производство, влияя на экспрессию собственного гена. Иногда изменение самой структуры ДНК, например при перемещении и встраивании так называемых мобильных диспергированных элементов генома вблизи места начала транскрипции, может влиять на регуляцию экспрессии гена.

Место начала транскрипции и ее запуск определены наличием в ДНК регуляторных последовательностей: это сложные системы повторяющихся коротких последовательностей ДНК — своеобразных «замков». Для открывания этих «замков» существуют специфические «ключи» — белки, которые называются факторами транскрипции. Связывание фактора транскрипции со своей стороны так или иначе запускает транскрипционный комплекс с соответствующей РНК-полимеразой.

Известны три типа РНК-полимераз: РНК-полимераза I, транскрибирующая гены рибосомальных РНК; РНК-полимераза II, транскрибирующая гены, кодирующие белки и отдельные РНК; РНК-полимераза III осуществляет транскрипцию генов, кодирующих в основном транспортные РНК. В соответствии с номерами разных РНК-полимераз и различиями в предназначении для кодирования конечных продуктов выделяют и типы генов I, II и III классов. Наряду с факторами транскрипции для различных РНК-полимераз существуют специфические белки, которые называются факторами терминации и обеспечивают прекращение процесса транскрипции.

Модификация центральной догмы молекулярной биологии потребовала изменить представление о гене. По М. Сингеру и П. Берг (1998, с. 9), молекулярным эукариотическим геном можно считать «совокупность сегментов ДНК, составляющих экспрессируемую единицу, которая дает начало одному или нескольким специфическим функциональным продуктам — молекулам РНК либо полипептидам». В отличие от прокариот гены у эукариот моноцистронные, т.е. кодирующие одну РНК или белок, а не полицистронные, кодирующие несколько белков или РНК, как оперон. В структуру гена эукариот входят: 1) единица транскрипции — область транскрибирования, которая содержит интроны, экзоны, 5'-лидирующие (начинающие) и 3'-трейлерные (завершающие) последовательности, расположенные по краям кодирующих последовательностей, а также необхо-

димые регуляторные элементы в составе единицы транскрипции; 2) фланкирующие единицу транскрипции регуляторные последовательности, которые необходимы для экспрессии гена и ее завершения (см. рис. 2.4.).

Структура генов и ДНК может нарушаться. Перестройки ДНК могут быть представлены неаллельным и нереципрокным кроссинговером; транспозицией фрагментов ДНК в другой локус; амплификацией — множением (копированием) участка ДНК в виде тандема или в разных локусах; делецией — удалением участка ДНК; негомологичной рекомбинацией. Возможны перестройки фланкирующих регуляторных последовательностей, что может приводить к блокированию экспрессии, а при обратной перестройке — к ее восстановлению. Обнаружено явление программируемой системной реорганизации и ремоделирования генома в ответ на новые антигены, тепловой шок и иные факторы.

Добавим лишь, что все транскрипты генов класса II на начальной 5'-лидерной последовательности содержат так называемую *кэп* последовательность (7-метилгуанозин) в мРНК, за которой в формирующейся мРНК извне присоединяется полиаденилатный хвост (poly(A)–хвост) до 300 п.н. (Сингер, Берг, 1998). Установлено, что кэп-структура, обладая защитной функцией по отношению к 5'-лидирующей последовательности, специфично взаимодействует с факторами инициации трансляции. Наряду с факторами транскрипции для начала экспрессии гена необходимы так называемые *промоторы* — минимальные базальные последовательности, требующиеся для правильного начала транскрипции, которые расположены непосредственно перед единицей транскрипции. В структуре базальных промоторов, которые весьма сходны у разных организмов, присутствуют характерные повторности нуклеотидных последовательностей, в частности ТАТА-бокс. Такие характерные повторности встречаются в разных регуляторных элементах генома и называются *мотивами*. Выявлены также и особые последовательности-усилители — *энхансеры*, способствующие началу экспрессии гена независимо от расстояния и расположения относительно точки инициации транскрипции. Энхансеры обычно сосредоточены вблизи промоторных зон. При мутации в одном из элементов последовательности энхансера его активность может снизиться на порядок, но при делеции всего энхансера эффективность транскрипции может снизиться на два порядка, т.е. в сотни раз (Сингер, Берг, 1998).

Относительно недавно было обнаружено явление посттранскрипционного редактирования мРНК, которое заключается в том, что во время процессинга происходит замена одних нуклеотидов на другие и наблюдается транслирование уже иной последовательности, чем была в исходной мРНК. Редактирование осуществляется за счет эпигенетических процессов соответствующими ферментными системами. В результате на основе «исправленной» мРНК осуществляется синтез «правильной» полипептидной цепи, которую нельзя

было бы получить без такого редактирования. Таким образом, Эпигенетическая система может определить, какие основания нужно удалить, чтобы получился полноценный белок при транслировании, т.е. возможно, что существует механизм сравнения потенциального белка с имеющимися правильными белками. Это позволяет предполагать возможность эпигенетической передачи информации в направлении Белок->РНК (Животовский, 2003).

Важно подчеркнуть, что собственно *мутациями* являются изменения последовательности нуклеотидов в ДНК. В случаях, когда такое изменение (мутация) осуществилась в том месте ДНК, которое обеспечивает транскрипцию мРНК и соответственно синтез белка, может измениться триплетный кодон. Это приведет к замене аминокислоты, которая определяется данным кодоном. Такое явление принято называть точечной или точковой мутацией. Подавляющее число измененных белков функционируют ненормально и теряют свои основные свойства, включая определенную трехмерную конфигурацию, и мутации, приводящие к их образованию, чрезвычайно вредны. Известным примером такого крупного нарушения функции, вызванного всего одной аминокислотной заменой, является феномен серповидноклеточной анемии, когда нарушена способность гемоглобина переносить кислород. Известно, что молекула гемоглобина является гетеродимером, состоящим из двух α-цепей и двух β-цепей. У больных серповидноклеточной анемией в 6-м положении β-цепи, состоящей из 146 аминокислот, произошла всего одна аминокислотная замена: вместо глутаминовой кислоты помещается валин. Замена приводит к тому, что в гомозиготных по этому гену эритроцитах больных людей, а также в меньшей степени у гетерозиготных, происходит формирование гигантских агрегаций нарушенных молекул гемоглобина, и они сильно деформируют клетку, приводя к характерной серповидности.

Передающиеся половым путем мутации однако возникают очень редко. Наиболее вероятными факторами возникновения мутаций в ДНК (в том числе соматических) являются мутагены — генотоксические химические вещества, которые нарушают процесс нормальной репаративной проверки. Механизмы возникновения мутаций связывают с точностью копирования ДНК- или РНК-последовательностей по матричным молекулам ДНК или РНК. Зависит это от четырех классов ферментов: ДНК-полимеразы, РНК-полимеразы, РНК-репликазы и обратной транскриптазы. При репликации ДНК, как уже было выше отмечено, ДНК-полимеразный ферментный ансамбль способен к редактированию и репарации ошибок. Система копирования работает с поразительной точностью и высокой скоростью: от 500 оснований в секунду у бактерий до 50 оснований у высших позвоночных (Стил и др., 2002). Средняя частота мутаций по разным оценкам, очевидно, около 10^{-10} (всего одна ошибка на 10 миллиардов прочитанных оснований), а максимальная — 10^{-8}. При встрече с

ошибочным участком ДНК-полимеразный «ансамбль» узнает его по искажению двойной спирали, например, когда Т «соединяется» с G, а не с А и т.д. Затем этот участок (неправильное основание или группа оснований) вырезается и на его место вставляется такая замена, которая должна быть, например, G, стоявший напротив Т, удаляется и заменяется на А. Поскольку репликация ДНК осуществляется сразу в нескольких сайтах хромосомы, то она полностью реплицируется за 5–20 часов. Выше число ошибок при копировании, включающем одноцепочечных РНК-посредников, т.е. при превращении РНК в ДНК и наоборот, поскольку ферментные системы РНК-полимеразы, РНК-репликазы и обратной транскриптазы не имеют функций проверки и исправления ошибок (Стил и др., 2002).

Следовательно процесс транскрипции обставлен очень сложным комплексом необходимых молекулярных структур и их взаимодействий, а также присутствием специфичных ферментов, без которых он не может ни начаться, ни завершиться. Первичный транскрипт в дальнейшем подвергается сплайсингу, причем, как уже отмечалось, наблюдаются варианты транс-сплайсинга и альтернативного сплайсинга, которые обеспечиваются не менее сложной аранжировкой молекулярных взаимодействий, чем сама транскрипция. Наконец, наступает этап трансляции транскрипта, которая тоже обеспечивается сложнейшими и специфичными взаимодействиями. При несоблюдении необходимых условий и недостатке специфических компонентов они могут прерваться почти на любой стадии. Поэтому роль эпигенетических (надгенетических) взаимодействий продуктов генома, обеспечивающих эти процессы по переводу молекулярно-генетической информации в молекулярно-фенотипическую, крайне велика. От слаженности и надежности работы эпигенетической системы зависят все этапы извлечения нужной генетической информации и ее фенотипического овеществления в развитии.

2.2. Псевдогены и мобильные повторяющиеся элементы генома

Наряду с генами в геноме имеются псевдогены — такие участки генома, которые близки (иногда почти идентичны) по своей структуре нормальным активным генам, но не являются их аллелями и не кодируют обычные генные продукты. Как правило, псевдогены имеют структурные нарушения в регуляторной и/или кодирующей частях. У них, например, могут быть только частично изменены терминальные регуляторные последовательности, поэтому наряду с молчащими псевдогенами, возможны и такие, которые способны транскрибировать и транслировать дефектные полипептиды. Поскольку псевдогены часто являются фланкирующими структурами с активными генами, то

их происхождение связывают чаще всего с явлением амплификации (умножения) генов, приводящей к тандемным повторам.

В области центромер и теломер содержатся тандемные повторы, которые относятся к так называемой сателлитной ДНК, которая представляет собой типичный компонент генома эукариот. Термин «сателлитная» возник в связи с тем, что эта фракция ДНК при градиентном ультрацентрифугировании образовывала отдельные зоны плотности — «сателлитные» зоны. Однако позднее выяснилось, что гены рибосомальной РНК (рДНК), а также митохондриальные и хлоропластные ДНК способны образовывать отдельные сателлитоподобные пики в градиенте, а собственно сателлиты невозможно отделить от основной массы ДНК. В настоящее время под термином «сателлитная ДНК» подразумевается характерный компонент генома эукариот, который представлен тандемными повторами, но не кодирует белки и локализован в конститутивном гетерохроматине хромосом. Для родственных геномов характерно наличие общих или родственных типов сателлитных ДНК. Псевдогены часто имеют черты, сходные с транскриптами, полученными с активных генов, например полиаденилатные хвосты (poly(A)–хвост), которые присоединяются обычно к 5'-лидирующей последовательности мРНК. Поэтому, скорее всего, такие псевдогены являются продуктом (жертвой) обратной транскрипции РНК и транспозиции.

В структуре генома присутствует довольно много повторяющихся последовательностей разного типа. В геномах млекопитающих кодирующие функциональные экзоны составляют до 2%, повторяющимися элементами не экзонной природы занято до 50% генома, и только 48% приходится на уникальные последовательности ДНК, большинство из которых произошли от мобильных элементов. Геномы содержат перемежающиеся повторные последовательности, которые амплифицировались при перемещении по геному, т.е. способные к транспозиции элементы. Установлено, что они взаимодействуют с целым геномом и влияют на его эволюцию. В последние годы были открыты так называемые кассеты транспозирующихся элементов — ТЭ-кассеты (TE-cassetes), что является, по-видимому, нормой, а не исключением (Lorenc, Makalowski, 2003). Благодаря методу рамок считывания протеиновых последовательностей обнаружено информационное присутствие ТЭ-кассет у всех позвоночных, включая вставки от всех известных типов транспозирующихся элементов. Белки, в создании которых играли роль ТЭ-кассеты, обладают всеми основными функциями: белки сшивки нуклеиновых кислот, белки-ферменты, сигнальные трансдукторы, структурные белки, молекулы клеточной адгезии, регуляторы апоптоза, регуляторы работы ферментов, белки-транспортеры, регуляторы клеточного цикла, лигирующие и белки теплового шока — шапероны, белки иммунной защиты и многие другие, функция которых была неясна. А. Лоренц и В. Макаловский (Lorenc, Makalowski, 2003) считают, что

геномы используют такие кассеты как готовые для использования мотивы при эволюционных перестройках. Частоты встречаемости разных типов мобильных элементов млекопитающих, обнаруженные этими исследователями, приведены в табл.2.1.

Таблица 2.1. Частоты встречаемости разных типов мобильных элементов у млекопитающих (по данным Lorenc, Makalowski, 2003),%.

Мобильные элементы генома	Приматы	Грызуны	Другие группы
ДНК-транспозоны	8,25	1,77	10,53
LINE	22,90	12,39	44,74
SINE	35,69	51,33	26,32
LTR	30,98	34,51	18,42
Другие ретротранспозоны	2,19	0,00	0,00
Общее число найденных типов	594	113	38

Перестройки генома, связанные с повторяющимися последовательностями, могут быть как случайными, так и запрограммированными. Многие повторяющиеся сегменты ДНК способны к мобильным транспозициям и называются мобильными элементами. После встраивания мобильного элемента в новый сайт может происходить нарушение или изменение свойств регуляции экспрессии генов. Некоторые мобильные элементы содержат регуляторные элементы и обеспечивают новые варианты регуляции генов. Все эти варианты мобильных элементов обусловливают быструю перестройку структуры генома, которая часто сопровождается изменением функционирования генов-мишеней. Мобильные элементы, способные к транспозиции, обычно содержат ген или ряд генов, обеспечивающих транспозицию, а на концах имеют характерные инвертированные последовательности, необходимые для осуществления транспозиции. Иногда мобильные элементы содержат гены, обеспечивающие важные свойства при изменении условий, приводящие к мутагенным последствиям после транспозиции. Например, известны мобильные элементы, которые имеют гены, усиливающие устойчивость к антибиотикам. Часть мобильных элементов способна к транспозиции без обратной транскрипции, используя для этого фермент транспозазу. Именно такие транспозирующиеся элементы, обеспечивающие пестроту окраски зерна, были обнаружены в классических исследованиях лауреата Нобелевской премии Барбары МакКлинток у кукурузы и названы «прыгающими генами», или транспозонами.

В случае, если транспозиция происходит при транскрипции и обратной транскрипции ДНК, такие мобильные элементы называются ретротранспозонами. Они обладают сегментом, кодирующим обратную транскриптазу. Часть

ретротранспозонов имеет концевые повторы, а по своей структуре и способу транспозиции напоминает провирусы ретровирусов, но неспособные иметь активные формы вне клеток, как, например, у ретровирусов. У других ретротранспозонов концевые инвертированные повторы отсутствуют. Необходимо отметить, что все ретротранспозоны имеются лишь у эукариот.

Известны ретроэлементы двух типов: LTR-транспозоны, которые структурно напоминают ретровирусы, но не формируют специальной оболочки за пределами клетки и не-LTR-транспозоны двух характерных семейств: SINE и LINE. Первое семейство SINE — это сравнительно короткие диспергированные повторы («*Short INterspersed rEpeats*»), включающие до 300 п.н. Второе семейство LINE — относительно длинные диспергированные повторы («*Long INterspersed rEpeats*»), в состав которых входит не менее 6 тысяч п.н.

Предполагается, что SINE — это процессированные псевдогены, которые исходно относятся к генам III класса, т.е. тем, которые обычно кодируют тРНК. Было показано, что у каждого вида имеется свой набор SINE-семейств генов. У грызунов в составе ретротранспозонов SINE встречено огромное семейство MIR-последовательностей. У приматов известно многочисленное семейство Alu-последовательностей, названных так из-за того, что все они содержат сайт для эндонуклеазы Alu1. Alu-последовательности фланкируют гены и обнаружены в интронах и сателлитной ДНК. Установлено, что Alu-последовательности способствуют делециям.

LINE-последовательности тоже фланкируют гены, встречаются в интронах и сателлитной ДНК, но в отличие от SINE-последовательностей не являются псевдогенами обычных генов. Они, по-видимому, представляют собой мобильные элементы, которые амплифицировались и встроились в новые сайты в результате обратной транскрипции РНК (Сингер, Берг, 1998).

Существует еще один класс мобильных элементов — ретрогены, или ретропозоны, которые не имеют ни кодирующих последовательностей, ни концевых повторов, характерных для транспозонов и ретротранспозонов, но обладают на одном из концов так называемой АТ-богатой последовательностью и транспозируются с помощью РНК посредника.

Все процессы транспозиции мобильных элементов ДНК сопряжены с быстрой перестройкой структуры и функции генома, могут возникать в результате изменения условий среды, управляются и регулируются большим числом белков-ферментов и иных регулирующих эпигенетических факторов. Часть перестроек может приводить к формированию и длительному наследованию так называемых долговременных модификаций фенотипа (Васильева и др., 1987 а, б; Животовский, 2003).

Л.А. Васильевой и ее коллегами в ИЦиГ СО РАН были обнаружены эффекты адекватной перестройки генома дрозофил при тяжелом тепловом шоке

(ТТШ) за счет транспозиции мобильных диспергированных генетических элементов (МГЭ) в соответствующие сайты хромосом и связь этих перестроек с фенотипическим выражением мутации ri — неполного проявления радиальной (второй) жилки на крыле (Васильева и др., 1987 а, б; Васильева и др., 1995 а, б). Тепловой шок, осуществленный в определенные чувствительные моменты развития, приводил к направленному перемещению транспозона Dm-412 в соответствующие сайты, что сопровождалось формированием вполне конкретного фенотипа. Эпигенетические изменения строения генома, возникшие при транспозиции МГЭ, устойчиво наследовались и сохранялись в течение многих поколений уже без применения тяжелого теплового шока. Фактически полученные авторами материалы были строгим генетическим подтверждением наследования «приобретенных признаков», как уже отмечалось выше. Примечательно, что поскольку были известны периоды чувствительности к ТТШ, то эксперименты были повторяемы и обратимы, а это в свою очередь указывает на режим адекватной физиологической перестройки генома в ответ на конкретное воздействие среды. Нужные фенотипические «эпимутации», следовательно, можно экспериментально получить в виде массовых направленных изменений генома.

Подобные эффекты могут вызывать и иные факторы воздействия. В частности, сходные изменения были обнаружены в тех же экспериментальных линиях дрозофилы и под влиянием радиации, которая воздействовала аналогично тепловому шоку (Забанов и др., 1995).

Таким образом, мобильные элементы могут играть роль переключателей развития, перестройки генома часто осуществляются в ответ на прямое воздействие среды, а приобретенные эпигенетические изменения, будучи экспериментально обратимыми, способны тем не менее длительно наследоваться в чреде многих поколений, а, возможно, и закрепляться в дальнейшем.

К. Виейра и К. Бьемон (Vieira, Biremont, 2004) показали, что у двух близких и наиболее изученных видов дрозофил *Drosophila melanogaster* и *D. simulans* существенно различаются состав и динамика транспозонов. Значительно большее число транспозонов имеется у *D. melanogaster*, что обусловлено большими древностью и распространением этого вида по сравнению с *D. simulans*. Исторически более длительное столкновение *D. melanogaster* с большим разнообразием условий обитания и скрещивание между мигрирующими популяциями могли усилить эволюционно-экологическую «мобилизацию» транспозонов. Последние данные в сочетании с приведенными выше экспериментальными результатами Л.А. Васильевой и ее коллег указывают на потенциально большую роль транспозиций мобильных элементов генома в процессе возникновения, распространения и закрепления эволюционных перестроек эпигенома у эукариот.

2.3. Метилирование ДНК и системы эпигенетической наследственности (СЭН)

В последнее время основными молекулярными эпигенетическими изменениями считают те, которые связаны с дифференциальными изменениями экспрессии генов и без нарушения нуклеотидной последовательности ДНК устойчиво наследуются в ряду митотических (и, как уже показано выше, мейотических) делений клетки (Jablonka, Lamb, 1998). Наиболее известны два таких механизма, которые влияют на экспрессию генов: модифицирование гистонов нуклеосомного кора и метилирование ДНК. Если хроматин конденсирован, то факторы, регулирующие экспрессию генов, не могут действовать на ДНК, поэтому гены находятся в «выключенном» состоянии. Напротив, если хроматин «открыт», то гены могут быть «включены». Существуют ферменты — деацетилазы гистонов (HDAC), которые модифицируют белки гистоны нуклеосомного кора, что изменяет его структуру. Хроматин, содержащий ацетилированные гистоны, является «открытым» и доступен для факторов транскрипции, поэтому потенциально гены могут быть активированы. Противоположное состояние, когда гистоны деацетилированы, вызывает конденсацию хроматина, что приводит к прекращению доступа факторов транскрипции, и гены становятся «молчащими».

Метилирование ДНК считается в настоящее время одним из наиболее изученных эпигенетических механизмов при функционировании генома (Пендина и др., 2004). Метилирование — это обратимая ковалентная модификация структуры ДНК у некоторых азотистых оснований, вызванная присоединением метильной группы — CH_3 к углероду. Достаточно давно известно, что, кроме четырех обычных азотистых оснований, в ДНК могут присутствовать нетипичные варианты их строения: 5-метилцитозин (m^5C) и N^6-метиладенин (m^6A), которые были названы минорными из-за редкого их обнаружения. Раньше считалось, что они по этой причине не играют какой-либо роли в функционировании ДНК. Позднее было установлено, что минорные основания возникают в результате ферментативной модификации, сопровождающейся метилированием обычных оснований, но было неясно, что дают эти перестройки.

Особо важен для нас динуклеотид 5'-CG-3', являющийся особой мишенью в процессе метилирования. Вероятно в связи с этим у эукариот он встречается в два или пять раз реже, чем его изомер 5'-GC-3'. Известно, что у позвоночных животных при метилировании оснований часто встречается 5-метилцитозин, который иногда обозначается как 5-MeC (рис. 2.1). По данным М. Сингера и П. Берг (1998), более 95% метильных групп в ДНК у позвоночных животных содержится в остатках одного азотистого основания — цитозина (обычно в форме 5-метилцитозина), причем именно у редкой динуклеотидной формы CG,

у которой оказываются метилированными более половины динуклеотидов. Существует и триплет CNG, где N — это любое промежуточное основание, который ведет себя почти аналогично, и у растений тоже может быть с успехом метилирован (Jablonka, Lamb, 1998). Метилирование ДНК встречается практически у всех организмов — от бактерий до млекопитающих.

Приоритет на начальной стадии изучении метилирования ДНК по праву принадлежит российским ученым школы академика А.Н. Белозерского. Начиная со второй половины 1960-х годов, работами российских молекулярных биологов были выявлены многие аспекты жизни клетки, связанные с метилированием ДНК, которые сегодня считаются классическими. Однако по «иронии судьбы» после переоткрытия западными учеными особой роли метилирования ДНК в эпигенетических процессах, широкого осознания явления, а также лавинообразного расширении этих работ роль российских ученых в этих исследованиях явно или неявно занижается. Воспользуемся сведениями о роли российских ученых в изучении метилирования, приведенными в обзорной работе д.б.н. Б.Ф. Ванюшина (2004) — ученика академика А.Н. Белозерского, который непосредственно участвовал в проведении и организации этих исследований.

В России впервые было установлено, что метилированная ДНК денатурирует при более низкой температуре плавления, чем «нормальная». Этим было доказано, что метилирование влияет на структуру ДНК, делая ее более стабильной. В частности, задолго до работ Р. Холлидея (Холлидей, 1989) и других западных исследователей было установлено, что метилирование препятствует связыванию с ДНК специфических ядерных белков, влияющих на репликацию, репарацию и транскрипцию. Радиоавтографическими методами было доказано явление неферментативного метилирования ДНК с помощью донора метильных групп S-аденозидметионина, а также показано, что при этом в водном растворе за счет дезаминирования остатков формирующегося 5-метилцитозина они превращаются в остатки тимина. Последний нельзя модифицировать, поэтому пара CG в водном растворе постепенно заменяется на пару TA (меченый радиоактивной меткой метил встречался значительно чаще в составе тимина, чем 5-метилцитозина, из-за быстрого окислительного дезаминирования последнего). Возможно, поэтому, как отмечает Б.Ф. Ванюшин, и возник механизм не хаотического, а направленного ферментативного процесса метилирования с помощью особых ферментов — ДНК-метилтрансфераз (ДНК-метилаз).

В дальнейшем российские ученые впервые обнаружили тканевую, субклеточную и возрастную разнокачественность метилирования ДНК у растений и животных. Установлено, что у разных организмов (горбуша, корова, серая крыса) с возрастом в органах происходит уменьшение уровня метилирования ДНК (Ванюшин, 2004). В 1970 г. в журнале «Nature» российские исследователи впервые показали, что метилирование ДНК регулирует экспрессию

генов и процесс клеточной дифференцировки. В 1976 г. этот же коллектив исследователей обнаружил субклеточную специфику метилирования в ядерной и митохондриальной ДНК. Наконец, в 1977 году ими была обнаружена связь метилирования ДНК в нейронах с процессом обучения и памятью, а также выявлено снижение уровня метилирования при вирусном заражении и лимфолейкозе коров. Показано также, что метилирование может препятствовать связыванию с гормон-рецепторными комплексами, т.е. вызывает нечувствительность к гормональному влиянию. Неудивительно, что после появления серии этих пионерных работ как в России, так и в мировой науке возник чрезвычайный интерес к явлению метилирования ДНК.

Со временем было обнаружено, что гипер- и гипометилирование ДНК может приводить к канцерогенезу, а при подавлении (нокауте) одного из генов ДНК-метилаз может прекращаться эмбриогенез и вызываться апоптоз — запрограммированная гибель клеток. Роль метилирования и иных эпигенетических механизмов в регулирующих апоптоз процессах на разных уровнях — от митохондрий (митоптоз), клеток (собственно апоптоз), органов (органоптоз) до организма (феноптоз) — начинает глубоко изучаться (Ванюшин, 2001).

В последние годы доказано, что метилирование ДНК участвует в контроле, по-видимому, всех молекулярно-генетических процессов: транскрипции, репликации, рекомбинации, транспозиции мобильных элементов, репарации, генетическом импринтинге и инактивации Х-хромосомы при определении пола, а также в формировании систем эпигенетической наследственности (СЭН), которые в английском сокращении называются «epigenetic inheritance systems» (EISs).

2.4. Эпигенетические системы наследования и «молекулярный ламаркизм»

Эпигенетическое наследование в ряду соматических клеточных поколений известно уже давно (Оленов, 1967; Вахтин, 1976). Еще в 1976 г. Ю.Б. Вахтин подчеркивал, что «Природа этих изменений (которые, несомненно, являются наследственными, так как передаются из поколения в поколение при размножении клеток) может быть различна, но тем не менее все они могут быть объединены одним названием — «эпигенетические изменения» (1976, с. 209). Были известны опыты на парамециях, проведенные Д.В. Осиповым в 1966 г., в которых получали особей с идентичными ядрами и цитоплазмой, но их клоны резко и наследственно отличались по теплоустойчивости. Б.Ф. Вахтин, интерпретируя эти опыты, подчеркивал, что произошли самодифференцировка и возникновение эпигенетических различий, которые стабильно передавались в чреде поколений. Роль эпигенетической системы в наследовании в общем виде была ясна уже в 1970-х годах. В той же работе Б.Ф. Вахти-

на, во-первых, отмечено, что «на наследование признаков у соматических клеток могут влиять все звенья реализации генетической информации — не только ДНК, но и иРНК, и белки» (Там же, с. 213), а во-вторых, сделан вывод о том, что «у соматических клеток весь генотип в целом приспособлен к осуществлению столь многообразных и резко различных морфогенетических, физиологических и биохимических реакций, идущих на основе эпигенетических изменений, что изучение клеточной наследственности без их учета оказывается невозможным, особенно при анализе явлений детерминации, дифференцировки и малигнизации соматических клеток» (Там же, с. 213–214).

Важно подчеркнуть, что наряду с «эпигенетическим наследованием» уже давно применялся и термин «эпигенетическая изменчивость», который, однако, касался исключительно возникновения различий между линиями соматических клеток при создании клеточных культур in vitro и прослеживании клеточной дифференцировки in vivo (Эфрусси, 1959; Нэнни, 1960). Примечательно также, что Ю.М. Оленов в 1967 г. впервые ввел термины «эпигеномный» и «эпигеномная изменчивость», подчеркивая этим область проявления и изучения явлений клеточной дифференцировки в кругу изучаемых эпигенетикой процессов. Должен заметить, что только сегодня слово «epigenomics», но без упоминаний о работах Ю.М. Оленова (1967, 1968; Olenov, 1968) вошло в практический обиход современной эпигенетики в связи с упомянутым выше проектом «Эпигеном человека».

Всякое научное представление должно вызревать и широко распространяется лишь при возникновении необходимых условий. Работы по изучению метилирования, начатые российскими исследователями, настолько опережали свое время, что не были «услышаны» мировым сообществом в должной мере. Лишь в 1987 г. после выхода в «Science» статьи Р. Холлидея возник интерес к проблеме возможности эпигенетического наследования за счет метилирования в ряду клеточных поколений (Holliday, 1987, 1990; Холлидей, 1989).

Позднее накопление новых фактов привело Еву Яблонку и Марион Дж. Лэмб к объяснению наследования приобретенной эпигенетической изменчивости, а затем к созданию представлений о существовании и функционирования систем эпигенетической наследственности — СЭН и гипотезы об их особой роли в эволюционном процессе (Jablonka, Lamb, 1995, 1998; Яблонка, Лэмб, 2003). В 1995 году они опубликовали книгу с очень необычным названием: «Epigenetic Inheritance and Evolution: the Lamarckian Dimension» — «Эпигенетическая наследственность и эволюция: Ламарковское измерение». Эта книга, а также серия статей, опирающихся на феномен метилирования ДНК, содержали описание реальных механизмов и роли клеточной памяти в наследственности и эволюции. Авторы описывают свойства *системы эпигенетической наследственности* (СЭН), лежащие в основе клеточной памяти и обеспе-

чивающие возможность формирования и передачи в клеточных линиях характерных черт фенотипа, индуцированных внешней или внутренней средой в процессе развития. Особое место в их рассуждениях занимает возможность трансгенерационной эпигенетической наследственности, которая ранее обычно отрицалась и/или игнорировалась. Последнее позволяет обосновать эпигенетический механизм «приобретенного наследования признаков», т.е. отчасти лежит в области, которая традиционно относилась к ламаркизму. Ю.В. Чайковский отнес эти исследования к особому направлению в биологии, которое он остроумно назвал *молекулярным ламаркизмом*.

В дискуссии, развернувшейся после появления этих статей и книги, посвященных обоснованию эпигенетической наследственной системы, выступили многие генетики, эмбриологи, эволюционисты и специалисты в области биологии развития. Наиболее четко, на наш взгляд, высказался по этому поводу Халл (Hall, 1998). Он подчеркнул, что речь идет не об особой второй наследственности, а об эпигенетической регуляции наследственной системы. Книга сначала вызвала мощную волну почти полного несогласия с новой концепцией (Bird, 1998; Hall, 1998; Kirschner, Gerhart, 1998 и др.), однако через несколько лет многие из авторов, которые вначале достаточно резко и даже раздраженно отнеслись к представлениям Яблонки и Лэмб, не только почти полностью приняли эти аргументы, но и сами теперь успешно работают в данной области молекулярной эпигенетики (см. Bird, 1998, 2002 а, б). Параллельно несолько изменилась и позиция самих авторов СЭН (см. Van Speybroeck, 2002)., По их мнению эпигенетика больше относится к области молекулярной биологии, но функционирование генома зависит от нескольких уровней окружающего «контекста», т.е. от внутриклеточного, межклеточного, организменного и средового контекстов. Поэтому необходимо изучать, каким образом эти разные контексты взаимодействуют и участвуют в процессах развития и эволюции. Одновременно они полагают, что эпигенетика представляет собой прекрасную возможность изучить, как геноцентризм и генетический редукционизм постепенно уходят из молекулярной биологии, и проанализировать, как новые представления влияют на привычные теории, подобные неодарвинизму.

Главная особенность предложенной Яблонкой и Лэмб схемы заключалась в том, что картина метилирования благодаря механизмам обычной репликации ДНК может передаваться в чреде клеточных поколений. Сущность EISs — СЭН они определяют следующим образом. Эпигенетические системы наследственности известны главным образом по их роли в клеточной дифференцировке и определении разных состояний у клеточных линий. Они являются некоей памятью клеточных систем, которая позволяет соматическим клеткам с разными фенотипами, но с идентичными генотипами (например, принадлежат одной особи. — А.В.), передавать свои фенотипы клеткам-потомкам даже в том слу-

чае, если стимулы, которые их исходно вызвали, уже отсутствуют. Культуры клеток и их линии сохраняют свои свойства при делении (эпителиальные клетки порождают такие же эпителиальные, а фибробласты, делясь, дают фибробласты). В качестве наиболее яркого примера клеточной памяти Е. Яблонка и М. Лэмб приводят сохранение инактивированного состояния одной из двух Х-хромосом у самок млекопитающих. Известно, что сразу после имплантации зародыша в его клетках происходит инактивация одной из двух Х-хромосом у самок и единственной Х-хромосомы у самцов, что определяет пол будущей особи. Все клетки в дальнейшем устойчиво сохраняют и передают следующим своим поколениям эту Х-хромосому в инактивированном состоянии.

Е. Яблонка с соавторами (Jablonka et al., 1992) полагают, что существуют три типа таких СЭН. Во-первых, это самоподдерживание функционирования генетических систем: однажды, будучи включенным, ген, регулирующий транскрипцию, по принципу обратной петли сохраняет свою транскрипционную активность и после деления клетки. Кроме того, если регуляторный продукт этого гена диффундирует в соседние клетки, то может переключить и их работу по той же унаследованной модели. Во-вторых, существуют структурные системы наследования, к которым могут быть отнесены предсуществующие клеточные структуры, используемые как шаблон для создания новых структур. Например, у таких одноклеточных животных, как парамеция, генетически идентичные клетки могут иметь разные паттерны клеточных ресничек на своей поверхности. Было установлено, что такие экспериментально измененные структуры передаются от родительских дочерним клеткам. Наконец, в-третьих, это могут быть хроматин-меченые системы, в частности маркировка хроматина метиловыми группами при метилировании ДНК. При этом, как мы уже отмечали, происходит формирование паттерна метилирования цитозина, обеспечивающего разную степень функциональной активности гена. Низкий уровень метилирования — гипометилирование — приводит обычно к увеличению потенциальной экспрессии гена, а гиперметилирование, напротив, к ее снижению или прекращению. Однако уже давно известно, что условие гипометилированности единицы транскрипции ДНК не всегда сопровождается усилением активности гена, т.е. является необходимым, но не достаточным условием. После метилирования одинаковые нуклеотидные последовательности ДНК могут иметь разные паттерны метиляции, которые обеспечивают им разное функциональное состояние. Яблонка и Лэмб предложили называть такие альтернативные паттерны метиляции CG-димеров у одного и того же гена — эпиаллелями. Такие эпиаллельные состояния могут устойчиво наследоваться в течение многих клеточных поколений.

Системы эпигенетической наследственности существенно отличаются от генетических. В первую очередь многие изменения СЭН являются направленными и предсказуемыми, поскольку связаны с изменениями условий среды.

Второе отличие состоит в том, что это часто адаптивные изменения. В-третьих, частота таких изменений может широко варьировать — от 0 до 100%. Важной чертой является то, что эпигенетические изменения, индуцированные изменениями среды, возникают координированно в нескольких локусах. Наконец, и это имеет принципиальное значение, эпигенетические системы могут иметь сходные изменения в более, чем одной клетке организма и более, чем у одного организма. Эпигенетические системы могут продуцировать быстрые, обратимые, скоординированные и наследуемые изменения. В то же время СЭН могут лежать в основе неиндуцированных изменений, индуцированных, но не адаптивных изменений, а также изменений, которые очень стабильны. Яблонка и Лэмб подчеркивают, что важность эпигенетического наследования для процессов развития на уровне целого организма очевидна уже из результатов исследований геномного импринтинга (см. Li et al., 1993; Barlow, 1995).

У кукурузы был обнаружен R-локус, от которого зависит интенсивность пигментации зерен и так называемые парамутагенные аллели, которые в гетерозиготе с чувствительным R-аллелем обеспечивали в последующих поколениях резкое снижение пигментации. По своему происхождению это были соматические изменения, но они могли наследоваться через мейоз. При передаче R-аллеля в гетерозиготе через ряд поколений происходило усиление парамутагенного эффекта, что отражалось в фенотипе. Оказалось, что R-локус обладал импринтингом, а сила парамутагенного эффекта зависела от условий развития гетерозиготных растений (Mikula, 1995; цит. по Jablonka, Lamb, 1998). В итоге было установлено, что парамутации R-локуса связаны с изменениями в результате метилирования.

Хорошо известны пионерные работы Барбары Мак-Клинток, в которых доказана передача через половые клетки эпигенетических вариантов изменения состояний окраски зерен кукурузы за счет мобильных элементов — транспозонов. Установлено, что в этих случаях наследуемые изменения состояний активности и неактивности коррелировали с изменениями паттернов метилирования и зависели от элементов, полученных от родителей, от положения в растении и присутствия других мобильных элементов (Fedorov, 1989; цит. по Jablonka, Lamb, 1998). Эти эффекты сохраняются и у трансгенных генетических структур. Было обнаружено, что индуцированные средовым воздействием изменения в наследственной активности трансгена окраски кукурузы, перенесенного в растения петуньи, в ее цветках были связаны с изменениями в статусе метилирования.

Другой интересный результат был получен на линейных мышах, когда удалось изменить проявление гена «агути» при разной степени метилирования участка ДНК вблизи локализации этого гена: возникли наследуемые в течение ряда поколений различия в окраске меха у мышей, идентичных по нуклеотидным последовательностям ДНК в области этого гена, но отличающих-

ся по степени и структуре метилирования CG-димеров (Wolffe, Matzke, 1999; цит. по Животовский, 2003). В другом эксперименте на линии мышей Agouti Yellow было экспериментально получено выключение гена «агути» при изменении рациона самок во время беременности и дальнейшего вскармливания, когда в их рацион были включены повышенные дозы фолиевой кислоты, холина и бетаина. Оказалось, что последовательность ДНК у потомков не была нарушена, и ген «агути» у них находился в типичном состоянии, но произошла модификация оснований за счет их метилирования. Это привело к выключению функционирования гена и формированию отличающихся по окраске потомков. Эти свойства, обусловленные метилированием участков ДНК вблизи гена «агути», не всегда сохранялись в следующих поколениях.

Еще один пример СЭН у многоклеточных животных связан с изучением у дрозофилы мутантной системы, которая называется «позиционный эффект пестроты» (position effect variegation — PEV). Явление PEV представляет собой мозаичную инактивацию генов, смещенных к гетерохроматиновым участкам, и связывается с репрессивным воздействием хроматиновых структур гетерохроматинового участка. Возможно, название эффекта было связано с фенотипическим проявлением этой мозаичной инактивации, которая, в частности, обусловливает пеструю окраску глаза дрозофил. В случаях, когда нормальный эухроматиновый ген, контролирующий нормальную окраску глаз дрозофилы, располагается вблизи гетерохроматина, это часто ведет к формированию пестрых глаз. В некоторых клетках ген становится гетерохроматическим и неактивным, причем неактивное состояние устойчиво наследуется в течение развития. Степень крапчатости глаз дрозофилы зависит от температуры среды, при которой шло формирование яиц, т.е. наблюдается эффект импринтинга. Был обнаружен мощный аутосомный энхансер эффекта PEV. Оказалось, что самцы-потомки тех отцов, которые имели такой энхансер, проявляли фенотипический эффект даже в тех случаях, если сами не имели этого энхансера. Установлено, что Y-хромосома чувствительна к действию энхансерного гена, продукт которого изменяет Y-хроматин в направлении усиления пестроты глаз, причем эти изменения структуры хроматина могут наследоваться в течение многих поколений уже в отсутствие вызвавшего их энхансера (Dorn et al., 1993 цит. по Jablonka, Lamb, 1998). Следовательно, не только изменение внешних условий развития, но и внутренней среды, как в последнем разобранном случае, приводят к эпигенетическим изменениям и их наследованию в чреде поколений.

Таким образом, многие известные примеры неменделевского наследования, в частности парамутации, трансгенные свойства, транспозиции и генетический импринтинг, связаны с наследованием изменений хроматина и обусловлены метилированием ДНК и, вероятно, деацетилированием гистонов (Newell-Price et. al., 2000).

2.5. С-парадокс, G-парадокс и роль «хламовой ДНК»

Молекулярно-биологические исследования, проведенные в конце XX в. в ряду разных групп организмов: от низших (прокариот) к высшим (эукариотам), позволили обнаружить общую корреляцию между величиной генома (ее можно выразить в парах нуклеотидов — п.н. или в числе генов) и общей фенотипической сложностью организмов. У низших организмов сложность фенотипа значительно меньше, чем у высших (Zuckercandl, 2002). Так как данные были получены разными приемами и методами их трудно сравнивать напрямую с современными более точными оценками.

Хорошо известно, что 15 февраля 2001 г. проект по расшифровке последовательности генома человека был объявлен в основном завершенным (International Human Genome Sequencing Consortium 2001; Venter et al., 2001). При этом общее число обнаруженных у человека генов оказалось гораздо меньше (31000) по сравнению с ранее предсказанным (140000) (Fields et al., 1994). Однако по сравнению с числом генов, известных для всех других эукариот, геном человека имеет существенно больше генов, являясь своеобразным чемпионом (Hahn, Wray, 2002). Оказалось, что в пределах эукариот размеры генома могут отличаться по размаху на пять порядков (Li, Graur, 1991), в пределах близких таксонов — в несколько раз (Petrov et al., 2000). Величина генома у кузнечиков рода *Podisma* в 10 раз больше, чем у сверчков рода *Laupala* и более, чем в 100 раз, чем у плодовых мух рода *Drosophila* (Bensasson et al., 2001). Установлено (Cavalier-Smith, 1991; цит. по Zuckerandl, 2002), что размеры генома у позвоночных животных могут различаться более, чем в 350 раз. Другими словами, в пределах эукариот корреляция между размером генома или числом генов и сложностью фенотипа нарушается из-за кратных различий в размерах генома и числе генов у близких таксонов. Эти парадоксальные явления были названы соответственно С-парадокс и G-парадокс. С-парадокс (от слова «constant», обозначающего видовые константы количества ДНК в гаплоидном геноме, которые измерялись в миллионах оснований — Mb) заключался в том, что физические размеры генома не коррелируют со сложностью организмов (Cavalier-Smith, 1985). В свою очередь G-парадокс представляет собой разрыв между числом генов и сложностью организмов (Hahn, Wray, 2002).

В конце XX века выдающийся японский ученый Сусумо Оно (Ohno, 1997), который в свое время предложил механизм дупликации генов как основной механизм увеличения их числа и дальнейшей эволюции генома, пришел к мысли о существовании «хламовой ДНК» — «junk DNA». Он основывался на том, что большая часть генома представлена некодирующими и, как он полагал, нефункциональными последовательностями, в частности сателлитной ДНК — тандемными повторами вблизи центромер, псевдогенами и рассеянными по гено-

му мобильными элементами. Как уже говорилось выше, некодирующая часть генома достигает 95%, поэтому придание ей статуса «хламовой ДНК» отчасти разъяснило С-парадокс. При этом полагали, что если взять в расчет еще и некодирующую часть ДНК, то общее число генов тогда будет коррелировать со сложностью организмов. Однако подсчет G-величин геномов (числа генов в гаплоидном геноме) у ряда эукариот показал, что С-парадокс все еще не разрешен. Более того, возникает G-парадокс (Hahn, Wray, 2002).

Традиционная геноцентрическая редукционистская точка зрения состоит в том, что гены, детерминируя развитие тех или иных признаков, детерминируют и процесс создания фенотипа, на который накладываются лишь модифицирующие помехи со стороны среды. Другими словами, фенотип есть результат взаимодействия генотипа и среды в процессе развития. Действительно, если «молекулярные гены» являются программно-информационной основой построения фенотипа организма, то, чем сложнее и больше геном, тем больше должна быть и сложность кодируемого ими фенотипа. Однако С-, G-парадоксы, скорее, убеждают в том, что между размерами генома и сложностью фенотипа, а следовательно, между генотипом и фенотипом нет линейной и однозначной связи. Поэтому разумным представляется эпигенетическое решение проблемы.

Эмиль Цукеркэндл (Zuckercandl, 2002) пришел, к выводу, что геном эукариот — большая эпигенетическая машина. Как только эукариотическая клетка приобрела ядро, возникли и сложнейшие молекулярные эпигенетические отношения, обеспечивающие структурно-информационный обмен между ядром и цитоплазмой. «Бум» эпигенетических процессов привел к активному использованию ДНК, что потребовало большего участия в этих процессах совместно действующих нуклеотидов. Каждое множество нуклеотидов приобрело соответствующие функции, и весь геном стал единой эпигенетической машиной. Считавшиеся ранее нефункциональными мобильные элементы генома, благодаря своей активности либо в качестве транскрибируемых генов, либо цис-действующих повторов SINE и LINE, являются принципиальными связующими звеньями между генетическими и эпигенетическими процессами (Zuckercandl, 2002). Открытие ТЭ-кассет — кассет транспозирующихся элементов и их функциональной роли в формировании готовых для использования полипептидных мотивов (Lorenc, Makalowski, 2003), показывает, как важны мобильные элементы в эпигенетических процессах, протекающих в геноме. В последнее время пассивная роль сателлитной ДНК также оспаривается и приводятся доказательства ее участия в функционировании генома (Pardue, De Baryshe, 2000; Zuckercandl, 2002; Fedorova, Fedorov, 2003).

Псевдогены как производные последовательности от функциональных генов традиционно рассматривались в качестве нефункциональных последовательностей, которые уже можно относить к «хламовой ДНК», однако обзор

имеющихся данных позволил Е.С. Балакиреву и Ф.Дж. Айяле прийти к иному представлению. Они сделали следующие выводы: 1) псевдогены часто характеризуются высокой степенью консервации структуры и транскрипционной активности; 2) псевдогены часто участвуют в функциональной регуляции экспресии генов и генерировании генетического разнообразия и имеют ряд особенностей, характерных для функциональных генов; 3) псевдогены являются важной составной частью генома, подвергаются не нейтральной эволюции и могут рассматриваться как «потогены», т.е. потенциально готовые к формированию новых генов или функций. Авторы пришли также к представлению о том, что «псевдогены в совокупности с родительскими последовательностями могут формировать неделимые функционально взаимодействующие единицы (межгенные комплексы или «интергены»), в которых каждый отдельный компонент не способен успешно выполнить конечную функцию» (Балакирев, Айяла, 2004, с. 306).

Сравнительно недавно было установлено, что и интроны, считавшиеся пассивными и нефункциональными фрагментами, на самом деле являются интегральными элементами эукариотического генома, осуществляют различные важные функции и активно участвуют в эволюции генов. Л. Федорова и А. Федоров (Fedorova, Fedorov, 2003) выявили шесть основных ролей сплайсеосомальных интронов: 1) источники некодирующей РНК; 2) переносчики регуляторных элементов транскрипции; 3) участники альтернативного и транс-сплайсинга; 4) энхансеры мейотического кросинговера внутри кодирующих последовательностей; 5) субстраты для перемещений экзонов; 6) сигналы для экспорта мРНК из ядра и разрушители нонсенс-медиаторов. Известна также насыщенность интронов мобильными элементами и участие их в формировании самих интронов.

Эпигенетические процессы могут объяснить парадоксальное превышение протеин-некодирующих над протеин-кодирующими нуклеотидными последовательностями (Zuckercandl, 1986, 2002). По мнению Цукеркэндла, имеются достаточные основания полагать, что функциональность и нефункциональность последовательностей не определяются на одном единственном уровне нуклеотидного множества. Одна и та же последовательность может быть нефункциональной на одном уровне, но окажется функциональной на другом, причем, возможно, более, чем одним способом (достаточно вспомнить альтернативный сплайсинг. — А.В.). Он полагал также, что, только учитывая все масштабы и шкалы зависимостей нуклеотидных функций, можно прийти к точному пониманию функциональности и нефункциональности нуклеотидных последовательностей. Правильнее говорить «о возможности оценки функциональной ответственности данной последовательности как функциональной агрегации таких последовательностей на разных эпигенетических уровнях, поскольку эпигенетические функциональные эффекты наиболее ярко проявляются именно на агрегациях последовательностей» (Zuckercandl, 2002, с.105).

Большое количество «хламовой ДНК», вопреки общему мнению, должно вносить вклад в сложность систем взаимодействия генов и организмов.

Приведенные выше материалы, по-видимому, позволяют редукционистские представления о функционировании генома дополнить холистическими эпигенетическими взглядами на геном как на сложный единый комплекс динамически взаимодействующих молекулярных структур, чутко реагирующий на ситуацию, сложившуюся в клетке и ее ближайшем окружении. С этих позиций, как мне представляется, С-парадокс объясняется тем, что существует нелинейность отношений между эпигеномом и «феномом»: возможно, что для плавного создания даже небольших различий в морфо-физиологическом облике (феноме) или морфо-физиологическом потенциале (эпифеноме) близких видов необходимо использовать существенно больший набор иерархически подогнанных молекулярных процессов. Это напоминает ситуацию, когда при создании компьютерной программы вдруг понадобилось добавить звуковой сигнал — всего одну краткую по длительности ноту для предупреждения потенциального пользователя программы об ошибочном действии. Если бы этот сигнал не был вставлен в программу, то при компилировании (отладке) программа была бы значительно меньше по величине. Добавление всего одной ноты приведет к тому, что компилятор для воспроизведения звука добавляет в итоговую программу всю совокупность имеющихся в данном языке программирования средств аудиоподдержки, т.е. добавляет не один инструмент с музыкантом, а весь «симфонический оркестр» (с залом, микрофонами, усилителем и звуковыми колонками).

Если один близкий вид отличается от другого небольшой морфофизиологической или биохимической особенностью, которая лишь иногда ему может потребоваться для выживания, то это должно быть ситуативно запрограммировано в геноме как некая возможность. Вполне вероятно, что для обеспечения этой простой регуляции морфогенеза окажется недостаточным обойтись «простой» эпигенетической перестройкой генома, например, за счет обратимого перемещения мобильных элементов в зону регуляции, а потребуется добавить несколько десятков пар псевдогенов, способных включиться в ансамбль генов, общий транскриптом которых необходим для создания требующегося свойства. Это повлечет за собой дупликацию многих функциональных генов и превращение их в псевдогены, а также перемещение сотен мобильных элементов и формирование новых регуляторных элементов как в промоторной зоне, так и в интронах единицы транскрипции, изменение межгенных спейсеров, новую отладку регуляторной системы альтернативного сплайсинга и прочие перестройки. Должны быть отрегулированы все цепочки функционирования эпигенома (генные сети — см. ниже). В результате при формировании близких видов могут возникнуть различные размеры генома, которые отличаются по С-величинам. Однако эти перестройки, добавления новых структурно-функциональных эле-

ментов генома и отладка нюансов работы эпигенома понадобятся данному виду в очень редких экстремальных ситуациях, которые могут встретиться лишь в крайне неблагоприятные критические годы. Вероятно, такие события у большинства особей вида — носителей этого эпигенома, в их жизни никогда не встретятся. В обычных условиях, которые могут длиться десятки и сотни тысяч лет, все это генное излишество не понадобится, и будет совершенно непонятно, почему размер генома у близких видов кратно отличается. Может создаваться впечатление, что эта часть генома, мобилизуемая перестройкой работы эпигенетической системы в очень редких случаях, представляет собой «хламовую ДНК» и является постоянно молчащим излишеством генома.

Во всех клетках присутствуют активно работающие гены, которые называют генами «домашнего хозяйства», но в дифференцированных клетках наряду с ними функционируют специальные генные ансамбли, обеспечивающие тканеспецифичные функции.

Вероятность обнаружения в этих специализированных тканях, причем в стабильных условиях их культивирования in vitro, реакции на крайне редкие экстремальные условия, встречающиеся для особей данного вида в природных условиях в состоянии «in vivo», ничтожно мала. Поэтому решение С-парадокса нужно искать, вероятно, в эколого-генетическом и эволюционно-экологическом аспектах, рассматривая работу эпигенома с холистических позиций. Несколько в ином контексте и применении необходимость такого «экологического» взгляда на эпигенетические процессы развития в последние годы активно обсуждает С.Ф. Гилберт (Gilbert, 2000, 2003).

Проблема формирования структурно-функциональной сложности фенома на основе функционирования эпигенома выходит за пределы проблематики С- и G-парадоксов. Поскольку у человека при завершении программы «Геном человека» была обнаружена всего 31 000 кодирующих генов, представляется, что это число кажется чрезвычайно малым для объяснения всего многообразия и сложности фенома. В литературе существует довольно много вариантов, объясняющих такое несоответствие (Hahn, Wray, 2002). В первую очередь известно, что многие гены экспрессируются в течение онтогенеза несколько раз и в разных местах организма. Возрастание сложности профиля экспрессии протеинов во времени позволяет им обеспечить большее разнообразие функций (Davidson, 2001). Поскольку в геноме присутствует до 50% повторяющихся элементов, то из этого следует, что в геноме очень велика доля цис-регуляторных элементов. Соответственно генов может быть существенно меньше, чем их копий, которые обеспечивают возрастание размеров генома.

По мере возрастания числа генов комбинация кодируемых ими протеинов, формирующих совместные сложные функции, растет еще быстрее. Известны как сигнальные (Szathmeary et. al., 2001 цит. по Hahn, Wray, 2002), так и метаболичес-

кие (Fell, Wagner, 2000; цит. по Hahn, Wray, 2002) протеиновые сети. Добавление 100 генов к геному человека обеспечит открытие до 3,1 млн. дополнительных пар комбинаций протеинов (Hahn, Wray, 2002). По расчетам Сокэла и Рольфа (Sokal, Rohlf, 1995), геном человека потенциально способен обеспечить до 480 млн. таких комбинаций. Поэтому даже при небольшом увеличении числа генов может непропорционально возрасти сложность протеома. Существует также большое число белков, обладающих многими функциями одновременно, поэтому малое число генов достаточно для обеспечения, кодируемыми ими белками, весьма большого числа функций. Выше неоднократно упоминался альтернативный сплайсинг, который весьма распространен: по грубым оценкам, до 50% генов обладают альтернативным сплайсингом при транскрипции. Если рассматривать только варианты сплайсинга, связанные с протеин-кодирующими участками, то приблизительно получится до 69 000 разных белков в геноме человека, что в три раза больше числа кодирующих их генов (Hahn, Wray, 2002).

Существует и посттранскрипционная модификация транскриптома, приводящая к еще большему потенциальному разнообразию протеома (Hahn, Wray, 2002). Наконец, геном может быть слишком сложен из-за большого числа взаимодействий и регуляций, которые неактивны в данный момент и являются «атавистичными», что, естественно, не соответствует исходной детерминистической модели: гены-инструкции и продукт-организм. Ситуационно работающий геном может проявить то более сложную, то более простую систему таких эпигенетически взаимодействующих ансамблей генов, которые называются генетическими сетями (см. ниже). Нелинейность ситуативных эпигенетических взаимодействий генома и возникающей в итоге сложности фенома организма приводит, скорее, к холистическому системному представлению о природе возникновения C- и G-парадоксов.

В итоге можно заключить, что все элементы генома, которые ранее относили к «хламовой ДНК», оказались функционально важными для его работы, причем все структурно-функциональные блоки и процессы оказались подверженными эпигенетической регуляции.

2.6. Молекулярно-генетическая система управления, сайзеры и генные сети

Существование молекулярно-генетической системы самовоспроизведения клеток привело В.А. Ратнера (2001) к идее существования молекулярно-генетической системы управления (МГСУ), которую можно рассмотреть, опираясь на структурно-функциональный подход и информационно-лингвистические представления о принципах передачи и воспроизведения информации при процессах репликации, транскрипции, трансляции, репарации, рекомби-

нации и сегрегации. Мономеры при этом рассматриваются как символы алфавита, макромолекулы — как генетические тексты, системы взаимодействия генов имеют определенные конструкции, которые можно назвать генетическими сетями, а весь геном представляет собой потенциальную систему иерархически взаимодействующих генных сетей, их продуктов, а в информационном отношении может рассматриваться как архив генетической информации. Эти взаимодействия и их преемственность обеспечивают генетическую память. По представлениям В.А. Ратнера (2001, с. 17), «МГСУ клетки — это совокупность ее генетических текстов и молекулярных элементов, выполняющих различные генетические процессы», причем «реальные клетки и организмы, а также их системы управления имеют иерархическое блочно-модульное строение, возникшее эволюционно» (Там же, с.17).

Автономность и реальность подобных блоков или модулей генома вытекает из исторически сформировавшейся системы дискретных повторяющихся элементов и во многом определена дискретностью самих генов. Следует отметить, что параллельно идею блочной, или модульной, организации генома недавно выдвинули С.Г. Инге-Вечтомов (2004) и Брайан Халл (Hall, 2004).

Иерархическая организация системы управления по В.А. Ратнеру (2001) основана на том, что модули более высокого уровня состоят из композиций модулей нижестоящих уровней, информационно и структурно соединенных и взаимодействующих друг с другом. Элементарными блоками можно считать кодоны, гены и их транскрипты, мобильные элементы генома, белки и т.д. В качестве более высоких уровней модульной организации выделяется центральная подсистема МГСУ, включающая модули, обеспечивающие процессы репликации, транскрипции, сплайсинга, трансляции, рекомбинации, репарации и другие блоки (рис. 2.5). Они являются наиболее универсальной частью МГСУ. Наряду с центральной В.А. Ратнер выделяет периферическую подсистему, которая обусловливает модули, связанные с неуниверсальными функциями воспроизведения генома, но важными для его поддержания и существования, включая процессы жизнедеятельности, энергетического обеспечения и т.д.

Наиболее важная часть центральной подсистемы, или ее «ядро», формирует взаимодействующие модули репликации, транскрипции, трансляции и сегрегации, которые обеспечивают процесс воспроизводства системы. Она была названа сайзером (SYSER — System of Self Reprodiction), т.е. системой самовоспроизведения (Ратнер, 2001). Сайзер состоит из универсальных модулей репликации, трансляции и транскрипции и обеспечивает воспроизведение всех макромолекулярных компонентов клетки и разделение копий в пространстве. На сайзер навешиваются внешние контуры в виде генов других систем (рис. 2.6). Между отдельными модулями существуют прямые и обратные связи, обеспечивающие поддержание и функционирование генных сетей.

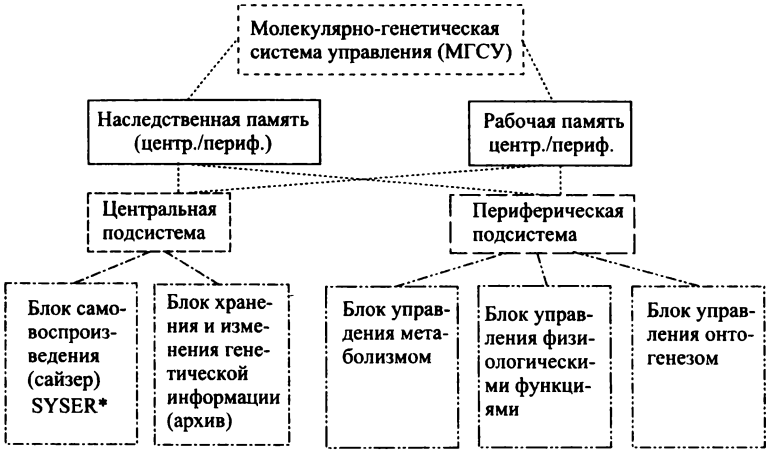


Рис. 2.5. Схема основных подсистем молекулярно-генетической управляющей системы — МГСУ (по Ратнер, 2001)

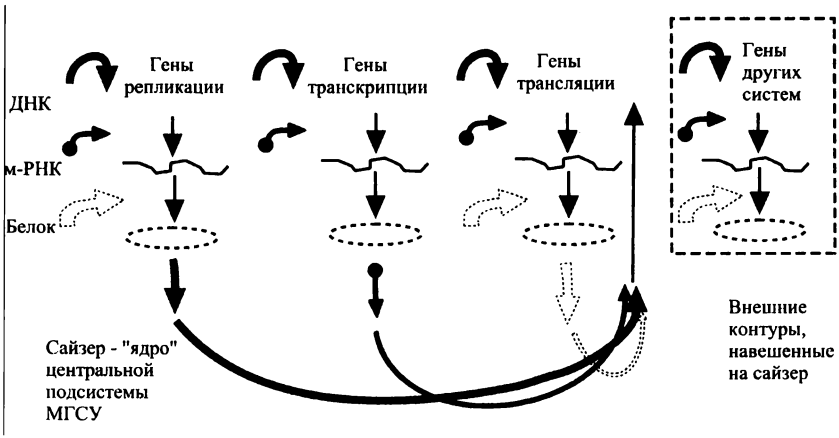


Рис. 2.6. Строение сайзера - модуля самовоспроизведения (SYSER - System of Self Reprodiction). Справа расположены его внешние контуры (по Ратнер, 2001)

Большим шагом вперед по направлению к холистическому пониманию функционирования эпигенома можно считать концепцию генных сетей у эукариот. «Генная сеть (ГС) — группа координированно функционирующих ге-

нов, контролирующих формирование определенного фенотипического признака организма (молекулярно-генетического, биохимического, физиологического, морфологического, поведенческого и т. д.)» (Суслов и др., 2004, с. 20). Согласно этой концепции, в основе функционирования ГС лежит набор элементарных структур генома — генов, их РНК, белков и т. д. и элементарных событий — взаимодействий между элементарными структурами (биохимических реакций, регуляторных, транспортных событий). Фактически, концепция ГС пытается материализовать молекулярные эпигенетические процессы, опираясь на первичность ансамблей генов и транскрипционных факторов регуляции как основы таких взаимодействий. Общая идея существования эпигенетически регулируемых генетических ансамблей принципиально не нова.

В свое время Б.Ф. Вахтин (1976, с. 240–241), обсуждая устойчивость наследования эпигенетических изменений в чреде клеточных поколений, писал: «На каждом этапе детерминации действие на ядро специфически измененной цитоплазмы определяет весь набор функционирующих в нем генов или непосредственно, или посредством определенного числа каких-либо регуляторов генной активности. Свойственный клеткам данного типа ансамбль активных генов воспроизводится в ряду клеточных поколений потому, что после каждого клеточного деления дерепрессия генов (в стадии G_1) происходит под контролем цитоплазмы, специфичной для данного типа клеток». Тем не менее после молекулярно-биологических открытий, произошедших в последующие 30 лет, теория генных сетей существенно изменила представления о роли генов и механизмах их функционирования в развитии организма.

В каждой генной сети, по представлениям И..Л. Степаненко с соавт. (Stepanenko et. al, 2002), имеются следующие важные черты: 1) определенные пути передачи сигналов от клеточных мембран к генам; 2) присутствие центрального регулятора, которым являются определенные транскрипционные факторы, производящие кассетную активацию большой группы генов (одновременная экспрессия определяет работу данной ГС); 3) наличие определенного набора регуляторных механизмов, которые обеспечивают положительные и отрицательные петли обратной связи. По словам этих авторов, существует четыре класса генных сетей: 1) ГС гомеостаза с доминированием *отрицательных обратных связей* (ООС); 2) ГС циклических процессов (существует баланс ООС и *положительных обратных связей* — ПОС); 3) ГС стрессового ответа, связанные с тем, что ПОС способствуют выведению этого класса ГС из исходного состояния, а ООС приводят к состоянию покоя; 4) ГС морфогенеза, в которых важны ПОС. Генные сети работают в зависимости от того, каков набор структурно-функциональных элементов (генов, транскриптов, белков и др.), входящих в эту сеть, а также вариантов взаимодействий между ними и определенных констант процессов.

В модели функционирования ГС выделяют граф генной сети, вершинами которого являются структурно-функциональные элементы, а ребра представлены вариантами взаимодействий — элементарных процессов (Суслов и др., 2004). Для функционирования ГС важны значения начальных состояний всех переменных сети, а также пороговые критические значения для параметров внешней и внутренней среды ГС. При этом в разных генных сетях могут принимать параллельное участие многие общие гены как при их одновременной деятельности, так и последовательных функциональных процессах. Если изменится только одно ребро графа ГС, т.е. исчезнет или блокируется лишь один вариант взаимодействия между элементами, то могут происходить существенные перестройки режима работы ГС.

Обнаружено большое число иерархически соподчиненных и разветвленных кластеров генных сетей, которые могут ситуативно объединяться и разъединяться. Многочисленные локальные генные сети формируют общие ансамбли, в частности ансамбль эмбриогенеза, представляющий собой сложнейший каскад ГС, работающих на основе положительных обратных связей и увеличивающихся в числе и разнообразии по мере развития эмбриона. Каждый такой каскад ГС и структура ансамбля зависят от функционального состояния клеток, тканей и всего организма. Соответственно в разных условиях структура соподчиненных и взаимодействующих ГС может быть различной. Достоверно установлено, что характер экспрессии генов меняется, с тем чтобы соответствовать цитоплазме «хозяина». При пересадке ядер опухолевых клеток карциномы лягушек в энуклеированную яйцеклетку развивался головастик, а из него — нормальная лягушка, а не опухолевые клетки. Известно, например, что генная сеть апоптоза может включаться и работать в составе генных сетей иммунного и противоопухолевого ответа, а также генной сети онтогенеза (Meier et al., 2000; Krammer, 2000; Lowe, Lin, 2000). Даже в процессах ремоделирования (remodelling) хроматина участвуют специфические генные сети, которые обеспечивают изменение нуклеосомной разметки ДНК и степень конденсации ДНК-последовательностей. Поскольку в конденсированном состоянии промоторные зоны генов недоступны, необходимо осуществлять перестройку хроматина — ремоделлинг, что, собственно, и осуществляют специальные генные сети (Cosma, 2002), а также, и процессы эпигенетической перестройки ДНК за счет метилирования ДНК и деацетилирования гистонов нуклеосомного кора (Newell-Price et. al., 2000). В свою очередь это включает работу других генных сетей, обеспечивающих специфический каскад транскрипции кассеты генов.

Генные сети верхнего иерархического уровня интеграции объединяются за счет особых генных сетей, получивших название интеграторов (Stepanenko et. al, 2002). На самом верхнем этаже интеграции функционирует глобальная

генная сеть — ГГС, которая объединяет и интегрирует работу всех генных сетей многоклеточного организма. Нижние уровни иерархии могут влиять на интегративные связи и функционирование ГС на верхних уровнях.

Наличие молекулярно-генетической управляющей системы и генных сетей у эукариот может существенно пролить свет на природу рассмотренных выше С- и G-парадоксов, так как генетические сети создают избыточное разнообразие возможностей построения фенотипа организма, обладая высокой гибкостью и маневренностью, и поэтому не должна наблюдаться корреляция между числом генов или размером генома, с одной стороны, и сложностью фенотипа, с другой (Суслов и др., 2004).

2.7. Гомеозисные мутации, гомеобокс и HOX-гены

Вильям Бэтсон в 1894 г. описал явление гомеозиса, т.е. нарушения нормального развития эмбрионов, которые заключаются в том, что часть эмбриона, нацеленная на развитие определенной структуры, может трансформироваться в ходе развития в другую структуру. Бэтсон считал, что дискретные нарушения в сегментации эмбриона, различия в числе или типе сегментов отражают прерывистый характер эволюции. В середине 1920-х годов Б.Л. Астауров детально изучил мутацию tetraptera — появление четырехкрылых мух у *Drosophila melanogaster*, которую можно считать типичной мутацией, отражающей гомеозисные черты. Борис Львович тщательно проанализировал изменчивость мутации «tr» и еще в 1927 г. пришел к выводу о том, что это — проявление гомеозиса, которое, однако связано не с появлением второй пары крыльев, а с резким усилением развития жужальца (Астауров, 1974). Тем не менее данный случай долгое время ошибочно обсуждался как пример мутации, сальтационно вызывающей у представителя отряда Diptera появление черт другого отряда Odonata. Исследования мутации tetraptera, проведенные Б.Л. Астауровым, чрезвычайно важны, поэтому мы позднее вновь к ним обратимся.

В 1940-х годах К.Х. Уоддингтон и Р. Гольдшмидт обнаружили аналогичные явления у насекомых, которые они назвали гомеозисными мутациями. Было установлено, что сегмент одного типа трансформируется в сегмент другого типа, что давало надежду на возможность объединения усилий генетики, эмбриологии и теории эволюции. У одного такого мутанта гомологичные части антенны были заменены гомологичными частями ноги, например кончик антенны был заменен на коготки ноги, а у другого антенна полностью заменилась на конечность. Обнаружены случаи, когда вместо галтеров (жужжалец) появлялись дополнительные крылья. До настоящего времени эти замены жужжалец на настоящие крылья при изменениях в третьем грудном сегменте, вопреки материалам, полученным Б.Л. Астауровым в 1925–1929 гг., рассматривают как атавизмы.

У дрозофилы могут закладываться и две пары «нормальных» крыльев, но они формируются при удвоении грудного сегмента (Корочкин, 1999).

Позднее Э. Льюис (Lewis, 1985) предложил идею, согласно которой ген, ответственный за формирование второго грудного сегмента, на котором формируются крылья и конечности, несколько раз дуплицировался. Это привело к тому, что и в сегментах, следующих за вторым грудным сегментом, появились копии исходного гена. Мутирование этих генов могло привести к появлению характерных нарушений, аналогичных трансформации жужжальца в крыло (см. Гилберт и др., 1997). Идея удвоения, дупликации гена была, по-видимому, навеяна недавней для того времени гипотезой Сусумо Оно (1973), который в изначальной дупликации генов видел один из основных путей эволюции генома. После работ Льюиса возник интерес к гомеозисным явлениям и мутациям, что привело к почти одновременному открытию в США и Швейцарии гомеобокса.

Гомеобокс — это особый класс генов, обладающих чрезвычайной консервативностью структуры и распространенных в самых разных таксономических группах и филумах от растений до млекопитающих. Впервые гомеобокс обнаружили у дрозофил. Оказалось, что эти гены играют важную роль в раннем развитии, участвуя в формировании сегментации и плана строения организма, в частности передне-задней оси тела. Установили также, что гены, ответственные за регуляцию процесса сегментации, обладают чрезвычайным гомологическим сходством и общей последовательностью ДНК. Эта последовательность содержит 183 нуклеотида, которые кодируют полипептидную цепочку, состоящую из 61 аминокислоты (Gehring, 1987). Гомеобоксная последовательность почти в неизменном виде встречена была практически у всех организмов, причем и в генах, которые не связаны с процессом сегментации тела. Гены гомеобокса у беспозвоночных обозначаются как Hom-гены, а у хордовых животных — Hox-гены. Удивительно, что гомеозисные гены у дрозофил образуют кластеры и расположены на хромосоме в таком же порядке, как у разных видов млекопитающих. Еще более удивительное явление — одинаковый паттерн экспрессии этих генов и у позвоночных, и у плодовой мухи. Наконец, самое удивительное то, что «энхансерная область гомеозисного гена человека *deformed* может функционировать у дрозофилы, активируя экспрессию генов в том же самом относительном положении, что и у зародыша человека — в голове» (Гилберт и др., 1997, с. 333).

В дальнейшем было показано, что и у мух, и у позвоночных гены гомеобокса связаны с передачей позиционной информации, включая переднезаднюю ось тела. Гомеобокс, связанный с сегментацией организма, экспрессируется на ранних этапах эмбриогенеза. Таким образом, все животные, независимо от принадлежности к филетической группе, имеют сходные гены гомеобокса, которые одинаково, в одном порядке расположены в хромосоме, экс-

прессируются в одной определенной иерархической последовательности и используются в развитии для начала структурирования относительно тех же частей тела вдоль передне-задней оси. Э. Льюис (Lewis, 1985) назвал такой феномен «преформирования» алгоритмом экспрессии генов гомеобокса плана строения и посегментной структуры организмов, т.е. соответствия генетической и морфологической организации, коллинеарностью. Этот принцип оказался общим для всех сегментированных животных (Голиченков и др., 2004), хотя о преформированности имеются разные представления.

По мнению лауреата Нобелевской премии Джейсона Скотта Роберта (Robert, 2001), существуют жесткая и умеренная схемы объяснения функционирования гомеобокса и явления коллинеарности. Один из первооткрывателей гомеобокса Вальтер Геринг (Gerhing, 1985) в ранних работах принял более жесткую линию объяснения, говоря о том, что ДНК содержит «точную развитийную программу, которая контролирует онтогенез» (p. 3). С его точки зрения генетическая программа гомеобоксных генов контролирует развитие и эволюцию, а гомеобокс демонстрирует, как много программ развития записано в генах. Умеренная позиция, по мнению Д.С. Роберта, принадлежит Скотту Ф. Гилберту, который считает, что ДНК предназначена для того, чтобы передаваться в поколениях, запускать процесс развития и регулировать генную и белковую активность в течение развития. Поэтому гомеобокс не «хозяин генов», а переключатель или селектор. Тем не менее, как отмечает Д.С. Роберт, в работах многих генетиков доминируют выражения «генетическая программа», «генетическая инструкция», исходящие из представлений, типичных для геноцентризма XX в.

ДНК является инертной молекулой, требующей активации извне. Она закрыта гистоновыми белками и недоступна без специальной подготовки (Hall, 1999). Клеточное окружение весьма сложно и состоит из рибосомной машины, в которую входит гигантский ансамбль субъединиц, содержащих более 80 разных белков и РНК-последовательностей, в свою очередь содержащих более 6700 оснований (Rose, 1997; цит. по Robert, 2001). Без клеточного окружения гены просто не смогут работать. В свою очередь, по мнению Роберта, клеточное окружение генной активности зависит от предыстории клетки, стадии эмбриогенеза и локализации клетки. Таким образом, гены — это не пассивные проводники инструкций и программ развития, а постоянно или динамически находящиеся в активном взаимодействии сложные комплексы (Robert, 2001). При изменениях условий среды они гибко взаимодействуют друг с другом, метаболитами, белками, которые необходимы для запуска их экспрессии, т.е. не являются жесткими программами развития. Об этом свидетельствует то, что ДНК в разные периоды жизни организма обеспечивает совершенно разные фенотипические эффекты. Следовательно, ДНК не преформирована, не препрограммирована, а развитийная информация, которая гибко, ситуативно, в зависимости от конк-

ретных условий, возникает в процессе онтогенеза из сложных взаимодействий клеток и ДНК, складывающихся в данном развитийном контексте, т.е. порождается эпигенетически. В таком понимании не может существовать жестких генетических программ и инструкций со стороны всех генов, включая гены гомеобокса. Правильнее будет рассматривать гены гомеобокса как гены-переключатели или гены-селекторы. По словам Роберта, идея «переключения» генов гомеобокса доминирует в специальной научной литературе, тогда как идея «гомеобокса как хозяина генов», обеспечивающего жесткое программирование развития, преобладает в научно-популярной литературе и журналистике.

В последние годы в связи с развитием представлений о генных сетях представления о генах-переключателях и генах-селекторах находят все большее подтверждение и распространение. Достаточно сказать, что в новом учебнике «Эмбриология» В.А. Голиченкова с соавт. (2004, с.106), предназначенном для университетов, уже присутствует эта общая идея: «...гены, обеспечивающие метамеризацию, нейруляцию и план строения организма, образуют сложную систему участия в данных процессах. При этом выделяют три основных момента: время «включения» (экспрессии); место локализации; значение генов в онтогенезе». Далее авторы развивают эту идею: «Отношения между генами укладываются в следующие рамки: 1) независимое действие; 2) «включение-»выключение» одних другими; 3) сложная иерархическая сеть отношений, в которой возможно как прямое, так и опосредованное действие одних генов на другие» (с. 106).

Установлено, что в системе гомеобокса раньше всех начинают участвовать (экспрессироваться) гены материнского организма в оогенезе, определяя переднезаднюю (антерио-постериорную, или **A-P**) полярность. Например, известны ген bicoid, включающий процессы формирования передних структур, ген oscar, запускающий развитие задних структур и, наконец, ген torso, связанный с процессами формирования передних и задних структур зародыша (Корочкин, 1999). При их функционировании регионализируется цитоплазма, что затем оказывает влияние на процесс дробления и дальнейшую сегментацию (Голиченков и др., 2004). На следующих этапах развития запускается система генов GAP, участвующая в контролировании метамеризации, а создание последней затем запускается генами Pair-rule. Гены GAP могут влиять на гомеозисные гены.

В свою очередь гены Pair-rule начинают экспрессироваться в зиготе одними из первых, а после них включаются гомеозисные гены, которые связаны с определением структуры сегментов при дальнейшей сегментации. У дрозофилы известно почти 50 гомеозисных генов, которые разделяются на две группы: Antennapedia-Complex (ANT-C) и Bitorax-Complex (BX-C). Система ANT-C контролирует процессы развития головной части и передних грудных сегментов дрозофилы, а BX-C, разделяющийся на комплексы Ubx, abdomen-A и abdomen-B генов, связан с развитием грудных и брюшных сегментов. В хорошо изучен-

ном кластере генов Ubx третьей хромосомы, связанных с развитием грудных сегментов, присутствуют в линейном порядке гены: bithorax (bx), contrabithorax (cbx), ultrabithorax (ubx), bithoraxoid (bxd), postbithorax (pbx), «мутации» которых влияют на морфогенез элементов груди и крыльев. Рассмотрим вкратце данные, приведенные в книге В.А. Голиченкова с соавт. (2004), касающиеся морфогенетических последствий, наступающих при аномальной работе этих генов.

Мутация bithorax приводит к тому, что передняя часть заднегруди превращается в переднюю часть среднегруди. Это ведет к возникновению четырехкрылых мух, причем задняя пара крыльев трансформирована: они сформированы из задней части жужжалец и передней части нормального крыла. Мутация postbithorax вызвана нарушением функционирования крайнего в ряду нормального гена pbx и приводит к превращению задней части заднегруди в заднюю часть среднегруди. У мутантов при объединении мутаций bx и pbx формируются две среднегруди, имеющие по паре нормальных крыльев — четырехкрылые мухи (Корочкин, 1999). Мутация ubx в гомозиготном состоянии приводит к летальному итогу развития. Поразительный фенотип имеют мутанты bithoraxoid, у которых передний брюшной сегмент трансформируется в сегмент заднегруди, несущий ноги и жужжальца. Такие мухи будут иметь дополнительные деформированные крылья, т.е. внешне проявится 6 крыльев, а также появится дополнительная пара ног. У мух имеется один кластерный комплекс гомеобокса HOM-C, а у млекопитающих (линейные мыши) обнаружены четыре кластера: HOXa, HOXb, HOXc, HOXd. Паралогичными гену pbx у дрозофилы, по-видимому, являются гены мыши a2 и a3 (кластера HOXa), b2 и b3 (кластера HOXb), а также d3 (кластера HOXd).

Гомеозисные мутации всегда порождали желание объяснить многие эволюционные феномены появлением «удачных монстров», т.е. удачных макромутаций, приводящих к скачкообразному видообразованию (Goldshmidt, 1940; Воронцов, 1984). Широкое распространение гомеобоксных генов и крупные нарушения в морфогенезе, наступающие при их дисфункции («мутации»), естественно, породили идею об особой роли гомеобокса в создании макромутаций и сальтационных изменениях. Палеоантрополог Джеффри Шварц (Schwartz, 1999) как определил Джейсон Скотт Роберт, представил процесс онтогенеза с HOX-центрических позиций. Дж. Шварц, постулируя, что гомеобокс контролирует весь процесс развития («запускает все шоу», как он выразился), пришел к простой мысли о том, что гомеобокс, включая те или иные процессы развития, неизбежно приводит к значительным морфологическим изменениям, поэтому новшества на уровне целых структур в этом случае легче получить, чем при постепенном изменении. Соответственно, генная активность гомеобокса должна быть связана с видообразованием. По его мнению, рецессивная мутация в гомеобоксе может накопиться и зафиксироваться в популяции, а затем «удач-

ные монстры» могут проявиться в гомозиготном состоянии и, скрещиваясь друг с другом, дадут начало новому виду. Это близко к точке зрения Рихарда Гольдшмидта, который в 1940-х годах одним из первых работал с гомеозисными мутациями дрозофилы. Однако видообразование, как правило, не затрагивает гомеобокс, который крайне консервативен по структуре, встречается и функционирует у всех филетических групп, включая растения.

Сальтационный сценарий с участием гомеобокса игнорирует другие морфогенетические трансформации, которые требуются для того, чтобы сроки экспрессии гомеобоксных генов могли быть изменены, иначе они будут чрезвычайно вредны. Гомеозисные мухи bithorax или bithoraxoid, обладая дополнительными неполноценными крыльями, не имеют в достаточной степени развитой мускулатуры для «новых» крыльев, поскольку их мускулатура «рассчитана» и формируется в развитии только для одной пары крыльев. Поскольку организм представляет собой исторически формирующееся и сбалансированное целое, то подобные крупные нарушения структуры оказываются нескоординированными с другими его частями, т.е. являются практически бесполезными и, как правило, вредными. Поскольку данная гипотеза не выдерживает серьезной критики ни с молекулярно-генетической, ни с эволюционно-экологической точек зрения, не будем на ней останавливаться, отсылая заинтересованных лиц к работе Дж.С. Роберта (Robert, 2001).

Однако следует заметить, что, по мнению М. Акама (Akam, 1998, с. 445) «если гены-селекторы работают как стабильные бинарные переключатели, их роль не будет проявляться в виде маленьких шагов. Они должны быть либо включены, либо выключены. Любые мутации, альтернативные состояния которых регулируются селекторными генами, должны быть мутациями с большим эффектом, т.е. «бесполезными монстрами», которые не устойчивы к естественному отбору». Смит и Шнейдер (Smith, Schneider, 1998), напротив, подчеркивают, что если экспериментально обнаруживается фенотипический эффект от гена, подвергнутого нокауту, то весь этот ген при нормальном состоянии считается ответственным за создание данного фенотипического признака, хотя до сих пор совершенно неясно, как эти свойства реализуются в развитии и что их определяет. Поэтому включение или выключение конкретного гена, в том числе и гомеозисного в составе гомеобокса, ничего не говорят о том, как это состояние реально возникает в ходе развития и какой эффект это вызовет в природной, а не экспериментальной ситуации.

Большинство генов не продуцируют признаки прямо, а осуществляют свой вклад в виде внесения определенных ресурсов в общий интегральный контекст индивидуального развития, что обеспечивает постепенное, а не резко сальтационное изменение признаков (Robert, 2001). Тем не менее можно полагать, что гомеобоксные гены и их сходство в разных филетических груп-

пах, а также вызываемые ими редкие гомеозисные мутации крайне важны для изучения онтогенеза и его эволюционных преобразований. Гомеобокс, как и большинство других кластеров генов, глубоко встроен в процессы развития, причем встроен исторически и экологически, поэтому не может, «играя» в этом процессуально слаженном ансамбле, произвольно брать на себя роль «хозяина» других генов, управляющего всем развитием.

2.8. Морфогенетические поля и эпигенетические процессы

Идея существования морфогенетического поля в эмбриологии была высказана по аналогии с открытым физиками электромагнитным полем и иными полями эмбриологом Т. Бовери (Bovery, 1910). Более глубокое обоснование этой идеи принадлежит Александру Григорьевичу Гурвичу (Gurwitsch, 1910), который был учителем А.А. Любищева.

Детальный анализ истории становления идеи морфогенетических полей и ее временного забвения в конце 50-х годов прошлого XX в. приведен в обзоре Гилберта с соавт. (1997). Наибольший интерес она вызвала после нашумевших в то время опытов Р. Гаррисона с трансплантацией конечностей аксолотля (Harrison, 1918; цит. по Гилберт и др., 1997). Было установлено, что в нейруле аксолотля имеются два определенных диска клеток, которые приводят к формированию передних конечностей, если их пересадить в другие области зародыша, причем клетки в пределах этого поля могут осуществлять регуляционный процесс, поскольку, если рассечь поле потенциальных конечностей пополам и пересадить их в разные части, то из них сформируются две нормальные конечности. Однако если обе эти половины трансплантировать в одно и то же место, то из них сформируется одна нормальная конечность. Если вводить в эту область поля еще недетерминированные клетки, то они будут организованы соответствующим образом и включены в состав конечности. Позднее, используя терминологию Г. Дриша, это явление Р. Гаррисон определил как «самодифференцирующуюся эквипотенциальную систему» (Harrison, 1937; цит. по Гилберт и др., 1997). Аналогичные представления высказывали и известные эмбриологи Г. Шпеман (Spemann, 1921, цит. по Гилберт и др., 1997) и П. Вейс (Weiss, 1923).

По П. Вейсу, морфогенетическое поле представляет собой область эмбриональной информации, которая связана с физическим субстратом и функционирует как реальное, а не идеальное явление. При этом все компоненты полей обеспечивают сеть взаимодействий, которые определяют любую клетку ее расположением в соответствующем морфогенетическом поле. По Нидхэму (Needham, 1950), поле связано с определенным субстратом, который по-

рождает динамический паттерн — модель развития. Поле имеет много осей (гетероаксиально) и разнонаправлено (гетерополярно), обладает определенными распознаваемыми областями и способно сохранять организацию даже при уменьшении массы. Однако существование и проявление морфогенетического градиента — это лишь атрибут, но не обязательная часть морфогенетических полей. Параллельно де Бир и Хаксли (Huxley, de Beer, 1934) высказали представление о модели градиентного поля.

Следует заметить, что Т.Х. Морган, ярый противник идеи морфогенетического поля, будучи еще не генетиком, а эмбриологом в серии изящных опытов по регенерации частей дождевого червя и планарии продемонтрировал скрытое присутствие вещества осевого организатора и соответственно градиента, допускающего регенерацию той или иной части их тела, обнаружив, в частности, что средний участок тела червя регенерирует переднюю и заднюю часть тела. Однако головной отдел формирует только вторую голову, а не хвост, и наоборот, хвост формирует только хвост, а не голову. Важны при этом были и топология, и пороговая величина повреждения. Оказалось, что при малом повреждении около вершины хвоста регенерация идет медленно и с затруднениями, а если червь разрезан почти по середине тела, то регенерация задней части происходит быстрее. Если даже большая часть задней половины тела удалена, то недостающая часть может регенерировать быстрее, чем при разрезании по середине. Он полагал, что от соотношения дифференцированного материала в разных частях тела зависят и способности к регенерации. В то же время Морган подтвердил опыты Вейсмана с планариями и показал, что у планарии даже отдельный участок головы приводит к регенерации полноценной особи. Таким образом, Моргану прекрасно были известны представления эмбриологов в области градиентов регенерации, а его опыты доказывали наличие регуляторных явлений при протекании морфогенеза и также могли быть истолкованы в пользу существования морфогенетического поля. Почему же Т.Х. Морган — создатель хромосомной теории наследственности, не поддерживал эту идею?

После успешного развития представлений о полях в физике в эмбриологии до конца 1930-х годов морфогенетическое поле как идея, «объясняющая» процесс развития, стала конкурирующей для идеи «гена», который воспринимался как локализованный в хромосомах дискретный фактор, влияющий на проявление фенотипического признака (Mitman, Fausto-Sterling, 1992). Собственно, это и привело Т.Х. Моргана, резко порвавшего с эмбриологией и обратившегося к генетике, к категорическому неприятию «морфогенетического поля», поскольку ввиду неясности в то время природы гена и его связи с развитием идея поля теоретически могла возобладать над идеей гена (Гилберт и др., 1997). Морфогенетические поля весьма сложно было как доказать, так и полностью опровергнуть. При этом ген также понимался как фактор, влияю-

щий на морфогенез, и даже как фактор, детерминирующий фенотипический признак. Поэтому неудивительно, что более простая детерминистская идея гена постепенно вытеснила более сложную и несколько аморфную идею морфогенетического поля. Экспериментальные работы Моргана и его сотрудников, доказавших локализацию генов в хромосомах и построивших генетические карты хромосом дрозофилы, оказались весомым аргументом при вытеснении морфогенетического поля из области актуальных задач исследований. При этом морфогенетическое поле никогда не было опровергнуто экспериментальными работами (Гилберт и др., 1997).

Морган, не имея доказательств ошибочности идеи морфогенетических полей и не желая ее дальнейшего развития, поступил просто. Он, как уже отмечалось в главе 1, начал противодействовать работам и публикациям научной школы известного в то время эмбриолога Чайлда — основного американского сторонника идеи морфогенетического поля. Морган мотивировал это тем, что такие работы старомодны и не могут рассматриваться как настоящая наука, которой в отличие от эмбриологии, по его мнению, являлась активно развиваемая им новая точная количественная наука — генетика. В полемическом задоре он поначалу писал об эмбриологии так: «Философские банальности преподносятся вместо экспериментально установленных фактов. Таким образом, экспериментальная эмбриология, бежавшая за ложными богами, оказалась в тупике метафизических тонкостей» (Morgan, 1932; цит. по Гилберт и др., с. 329). Позднее, через несколько лет, его отношение к эмбриологам несколько смягчилось, но существенно не изменилось. В книге «The scientific bases of evolution», переведенной Г.Д. и Г.С. Карпеченко и изданной в СССР в 1936 г. под названием «Экспериментальные основы эволюции» он писал: «Мы знаем, конечно, что развитие не является таким простым, как я до сих пор принимал, потому что оно зависит не только от самостоятельной клеточной дифференциации отдельных клеток, но также и от взаимодействий между клетками на ранних стадиях развития и от действия гормонов на систему органов зрелой особи» (Морган, 1936, с. 219). Далее: «Теперь положение изменилось, и, благодаря главным образом обширным экспериментам школы Шпемана в Германии и блестящим достижениям Херстадиуса в Стокгольме, мы имеем положительные данные весьма глубокого значения о взаимодействиях между клетками различных областей развивающегося яйца» (Там же, с. 219), но затем дополняет: «Данные об организаторе (речь идет об опытах Шпемана. — комментарий А.В.) еще не разрешают более глубокого отношения между генами и дифференциацией, хотя они, конечно, представляют важный шаг вперед в нашем понимании эмбрионального развития» (Там же, с. 220). В отношении идей Ру и Вейсмана о том, что развитие обусловлено прогрессивным рядом изменений на основе самодифференцирующихся процессов, он про-

должает оставаться непримиримым: «Эта идея была, скорее, общим рассуждением, чем экспериментально проверенным заключением, и приняла, к сожалению, метафизический оттенок» (Там же, с. 219). Опиц (Opitz, 1985) в конце 80 годов XX в. обнаружил, что идея морфогенетических полей странным образом просто исчезла из научного интеллектуального оборота в западной науке. Таким образом, во многом благодаря усилиям Т.Х. Моргана и других генетиков редукционистские генетические представления о механизмах развития на длительное время вытеснили идею морфогенетического поля из научной среды (Гилберт и др., 1997).

Вновь к идее морфогенетического поля вернулись на другой основе — с позиций молекулярной биологии и биологии развития — в начале 1980-х годов благодаря в основном работам Б. Гудвина (Goodwin, 1982, 1995). Это была холистическая концепция поля, основанная на негенных механизмах, отрицающая особую роль самих генов в его создании и поддержании. Было установлено, что в почке конечности существуют градиенты Hox-белков, которые могли приводить к индукции образования в определенных местах этого градиента специфичных белков, а те при своем функционировании могли создать некий субстрат поля конечности. При этом образующиеся белки могли устанавливать полярные оси формирующегося органа. Таким образом, вполне вероятна особая роль содержащих гомеобокс генов в создании таких полей (De Robertis et. al., 1991).

В последние годы, как уже говорилось выше, наряду с гомологичными генами (совсем недавно это считалось крайне маловероятным событием) были обнаружены и гомологичные пути проведения молекулярных сигналов у представителей разных таксонов позвоночных и, что удивительно, беспозвоночных животных. Взаимодействия генов происходят внутри определенных клеточных блоков или доменов, которые можно рассматривать как клеточные сообщества, хотя их всегда рассматривали как поля (Гилберт и др., 1997). Имеются данные о том, что такие домены клеток обладают определенной эмерджентностью и при пересадке могут сохранять свои свойства, что позволяет экспериментально их оконтурить.

Подобные домены обнаруживаются не только у зародышей (поле будущей конечности, поле глаза, поле сердца), но и во взрослом дефинитивном состоянии организма. Существование особого рода многоклеточных внутритканевых объединений, обладающих целостностью функционирования и жизнеподдержания, обнаружил Г.В. Савостьянов (2001). Он выявил на гистологическом уровне, что существуют трехмерные совокупности клеток, подверженные синхронным и синтопным патологическим изменениям, которые обладают определенным масштабом, дискретны по своему проявлению и повторяются конфигурационно. Их можно рассматривать в качестве неких микромодулей, формирующих ткани. Г.В. Савостьянов назвал их «гистионами». Является ли цело-

стность этих элементарных единиц структуры ткани — гистионов — продуктом взаимодействий их полей, приводящих с самоорганизации и целостности, или это атрибут упаковки и развертки соответствующих тканей в морфогенезе (Черданцев, 2003), покажет их дальнейшее исследование.

Интенсивные исследования молекулярных биологов в последние годы позволили обнаружить существование организующих развитие полей у наиболее изученных объектов — дрозофил и грызунов. В частности, у *Drosophila* (речь идет о разных видах рода) было установлено, что взаимодействия клеток структурно определенных имагинальных дисков обеспечивают образование определенных органов и обладают регуляционными свойствами, регенерируя утерянные фрагменты диска, а также сохраняют способность формировать конкретный орган даже при трансплантировании имагинальных дисков в другие области личинки (Гилберт и др., 1997).

Постараюсь коротко пересказать со слов С.Ф. Гилберта с соавт. (1997) то, как протекают эти гомологичные процессы формирования полей, основанные на работе гомологичных генов в эволюционно весьма отдаленных группах животных. В предыдущем разделе, связанном с рассмотрением гомеобоксных генов, я уже коротко останавливался на этом. Показано, в частности, что поле конечности у *Drosophila* при участии генов Hom/Hox: Scr, Anip, Ubx образует передне-заднюю ось компетенции клеток к формированию конечности. В то же время экспрессирование белка гена decapentaplegic обеспечивает создание дорзовентральной оси конечности. В пределах имагинального диска присутствуют три компартмента, ответственных за поляризацию осей конечности. Задний компартмент диска задается синтезом двух белков: engrailed и hedgehog. Передний верхний компартмент обладает клетками, продуцирующими уже названный выше белок decapentaplegic, а передний нижний имеет клетки, способные экспрессировать белок wingless. Итак, активность белка заднего компартмента — hedgehog — индуцирует клетки лежащего спереди вверху компартмента к производству белка decapentaplegic, а в клетках нижней части переднего компартмента в результате будет запущена экспрессия белка wingless. На границе двух передних компартментов, где сталкиваются зоны экспрессии белков decapentaplegic и wingless, происходит «инструктирование» клеток к производству белка distalless, и в итоге эти клетки начинают формировать самую дистальную область конечности — коготок ноги. Этим задается еще одна проксимо-дистальная ось по отношению к телу будущей мухи. Однако оказалось, что совершенно другая по механике развития и путям морфогенеза, а также принципиально по-другому организованная конечность позвоночных индуцируется белками, гомологичными соответствующим белкам насекомых. Исходно почти тот же белок sonic hedgehog из мезодермы задней почки конечности (у мухи это был белок hedgehog заднего компартмента имагинального диска) индуцирует

белок BMP-2, который аналогичен по строению и функции белку decapentaplegic у насекомых. Диффузия из клеток дорзальной энтодермы белка wnt-7a, гомологичного wingless насекомых, запускает экспрессию гена sonic hedgehog. Таким образом, те же белки, которые требуются для поляризации осей конечности в морфогенезе насекомых, принимают участие в таких же процессах при формировании конечности позвоночных!

Аналогичные морфогенетические поля были обнаружены медицинскими генетиками, которые по клиническим синдромам выделили так называемые дисморфогенетические реактивные единицы — анатомические структуры, которые претерпевают аномальное развитие в отличие от нормальных морфогенетически реактивных единиц. В качестве таких анатомических аномалий рассматривали полидактилию (в частности, формирование шестого пальца), циклопию и др. По этим дисморфогенетическим реактивным единицам были выделены и локализованы морфогенетические поля, которые формируют те или иные структуры. При этом было показано, что у самых разных видов одни и те же анатомические аномалии могут быть получены как в результате экспериментального воздействия, так и при молекулярно-генетической перестройке — мутации, что доказывает регуляторный характер возникновения этих потенциально возможных аберраций строения.

Эти подходы перекликаются с упомянутыми выше работами Г.В. Савостьянова (2001) по моделированию в норме латентных трехмерных агрегаций клеток одной ткани — гистионов, локализация которых также осуществлялась по их патологическим изменениям. С другой стороны, элементарные крупные формирования клеток, включающие сразу несколько тканей, выделяются достаточно отчетливо при патологических и нормальных сезонных изменениях листьев растений, например в структуре клеток фрагмента листовой пластинки: палисадного и столбчатого мезофилла, проводящей системы и эпителия. В начавшем желтеть листе при соответствующем увеличении легко рассмотреть перемежающиеся мелкие однородные зеленые и желтые участки листовой пластинки, которые представляют собой синхронно функционирующие и синтопно расположенные объемные многоклеточные ячейки.

В.В. Корона рассматривал такие мелкие целостные модулярные образования нескольких тканей листа как структурные элементы растения — «фителлы». К сожалению, В.В. Корона не успел об этом написать, но по его словам можно представить себе в ходе морфогенеза листовой пластинки модульную упаковку таких структурных блоков — фителл, которая и формирует тело листовой пластинки и задает правила его структурной организации (Корона, Васильев, 2000). По его представлениям, фителла ограничена сверху и снизу слоем эпителия, содержит модуль из клеток проводящей системы, окруженный определенно упакованными клетками мезофилла и функционирует как единое сооб-

щество, формируя целостный модуль (своеобразный «минизавод». — А.В.). Должен справедливости ради заметить, что эта мысль о фителле возникла у него значительно раньше, чем он встретился с Г.В. Савостьяновым в Санкт-Петербурге на совещании по проблемам гомологии растений (это произошло весной 2001 г.), но я впервые услышал от В.В. Короны о фителле осенью 2000 г.

Более сложные структурные образования, дискретность возникновения которых в морфогенезе обусловлена пороговыми механизмами и зависит от количества субстрата, из которого они формируются, скоростей и синхронности процессов, лежащих в основе их формирования, являются фенами. В качестве фенов можно рассматривать и сложные структурные аберрации — полидактилию, клинодактилию, эктродактилию, циклопию, «волчью пасть», «заячью губу», а также случаи олиго- и полидонтии, в частности наличие или отсутствие «зубов мудрости». О фенах как устойчивых структурных вариациях неметрических признаков более подробно будет сказано в других главах книги. В случае листовой пластинки в качестве таких фенов можно рассматривать появление или непоявление краевых зубчиков (дентальных элементов), сформированных эпителием и мезофиллом в определенных частях края листовой пластинки, и входящей в состав зубчика проводящей жилкой (венальным элементом). Элементарные «зубчато-жильные» структуры В.В. Короной (Корона, Васильев, 2000) были названы «двелами» (от дентально-венальный элемент, а с учетом российской транслитерации — не «двэл», а «двел»).

Двеллярная изменчивость достаточно упорядочена (об этом специально будет идти речь в главе 5). Однако часто встречаются ситуации, когда зубчик сформирован, а жилка, которая ему предназначена, уклоняется и «не попадает» в него, как палец в перчатку. Иногда жилка выступает за край листа, выгнувшись дугой, но зубчик не формируется. Наконец, появляются «бидвелы», когда по две смежные жилки могут объединяться в одном зубчике (Корона. Васильев, 2000). Важно также подчеркнуть, что при сравнении левой и правой сторон листовой пластинки и соответствующих антимерных гомономных структур — двелов — часто оказывается, что структуры жилок слева и справа различны, иногда как изомеры с равным числом элементов, а иногда резко различаясь по их числу. Это свидетельствует о допустимом случайном «люфте» развития структур левой и правой сторон, который обычно называется флуктуирующей асимметрией. Тем не менее у конкретной особи частота встречаемости определенных двелов у разных метамеров-листьев — величина строго заданная и весьма устойчивая, несмотря на возможность случайных отклонений в пределах отдельных листьев. Что приводит к устойчивому проявлению (или непроявлеиню) определенных структурных элементов — фенов, но с заданной (фиксированной для особи, популяции, вида) частотой? Каким образом задается устойчивая и определенная частота встречаемости

фенов? Все разобранные выше ситуации указывают на то, что существует регуляция дискретных морфогенетических процессов, обусловленная самовоспроизводящимися у особей конкретного вида самоорганизующимися морфогенетическими полями взаимодействующих эпигенетических систем клеток.

Ранее в разделе 2.6 мы рассматривали теорию генных сетей, формирующуюся в последние годы. Возможно, что генные сети объясняют отчасти существование и возникновение морфогенетических полей. Все генные сети как динамические системы, могут перестраиваться и «перепрограммироваться» за счет перестроек генома и эпигенома, включая изменения структуры самих генов, их числа (диспергированные повторы, мобильные элементы, псевдогены и другие), отношений между ними в виде эпигенетических путей взаимодействий, а также за счет всех возможных сочетаний вариантов указанных изменений. По словам В.В. Суслова с соавт. (2004, с. 23), «Генные сети эукариотических организмов организованы таким образом, что позволяют реализовать огромное множество разнообразных генетических программ формирования фенотипических признаков организма».

В последние годы блестяще подтвердились представления о роли генов в морфогенетических процессах и формировании морфогенетических полей, полученные при содружестве молекулярных биологов, генетиков, морфологов, математиков и специалистов по моделированию ГИС (географических информационных систем). Юкка Джернвалл и Исаак Салазар-Циудад с коллегами (Jernvall et al., 2000; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002) провели компьютерное моделирование морфогенеза зубов мышей и полевок с помощью ГИС-технологий, которые они применили для картирования генной экспрессии в формирующихся зачатках щечных зубов грызунов. Бугорки зубов были оцифрованы в ГИС по слоям, как это делается обычно при характеристике горных вершин. Авторы продемонстрировали, что по паттернам экспрессии генов (концентрациям соответствующих экспрессируемых белков), которые были окрашены с помощью молекулярных зондов, можно надежно предсказать будущую локализацию бугорков зубов. Например, по различиям паттернов генной экспресии можно объяснить различия в протекании морфогенеза полевок и мышей. Хорошо известно, что мыши имеют супротивное и/или параллельное расположение бугорков, а для полевок характерен их диагональный сдвиг, приводящий к последовательному, но альтернативному чередованию призм зуба. Поэтому зубы полевок имеют относительно удлиненную конфигурацию по сравнению с мышами.

Джернвалл с соавторами на примере первого нижнего щечного зуба M_1 показали, что до 16-го дня беременности у мышей и полевок морфогенез зуба эмбриона протекает одинаково, но на 16-й день эмбрионального развития у полевок наблюдается диагональный сдвиг зачатков бугорков, сопровождающийся заметным продольным вытягиванием зуба. Напротив, у мышей в это время те

же бугорки расположены почти параллельно, и зачаток зуба выглядит более коротким. Все бугорки закладываются последовательно, а сам процесс начинается с переднего края зуба. Так, на 15-й день развития у мыши на зубе M_1 формируется только один бугорок (рис. 2.7), причем по характеру экспрессии (интенсивности окраски участков зуба зондом, маркирующим белки) ключевых генов (Fgfs и Shh), которые участвуют в формировании эмали зуба, вполне можно предсказать появление второго бугорка. В этот же период развития зуб полевок тоже имеет один сформированный бугорок, однако паттерн экспрессии соответствующих генов (по интенсивности свечения молекулярного зонда) показывает, что следующий бугорок уже будет смещен по отношению к первому по диагонали. Следовательно, зонды генной экспрессии указывают будущее место формирования следующего бугорка. Используя этот метод можно осуществить визуализицию работы специфических генов в разных частях зуба, а также динамическое отслеживание морфогенеза зубов у разных видов.

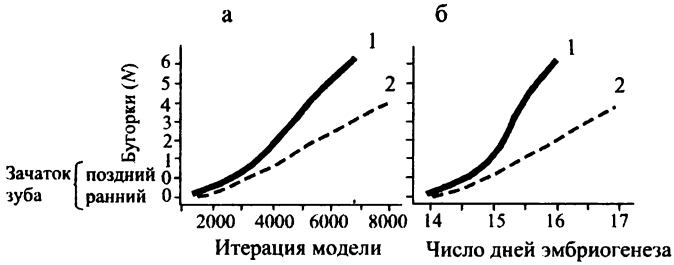


Рис. 2.7. Сравнение предсказанных (а) моделью генной экспрессии и эмпирически наблюдаемых (б) зависимостей морфогенеза бугорков зубов у полевок (1) и мышей (2) в эмбриогенезе (по Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002)

Джернвалл и Салазар-Циудад разработали специальную математическую модель морфогенеза зуба, согласно которой небольшие перестройки и изменения работы генной сети через взаимодействие экспрессии генов BMP и Shh позволили описать и объяснить появление различий в морфологии дефинитивных зубов (см. рис. 2.7). С помощью предложенной ими модели можно генерировать разную морфологию зубов путем изменения скоростей диффузии соответствующих белков. Оказалось, что небольшого приращения скорости роста лингвального элемента за счет более сильного локального связывания ингибитора роста достаточно для коренного изменения морфогенеза зуба полевок по сравнению с мышами. Отсюда следует важный вывод о том, что все клетки изначально тотипотентны, т.е. начинают процесс развития с одним

и тем же набором «инструкций», но при взаимодействии клеток могут возникнуть специфические инструкции, которые начинают задавать свойства морфогенетического поля, включая временную структуру генной экспрессии. Необходимо подчеркнуть, что крупные морфологические изменения могут быть получены за счет небольших изменений начальных условий, т.е. нелинейно. Разработанная модель может определять пределы морфогенетических ограничений (constrains) и способна предсказать вероятности того, какие зубы и в каком направлении могут морфологически трансформироваться в процессе дальнейшей эволюции. В итоге можно заключить, что математическое моделирование морфогенетических полей и процессов морфогенеза в сочетании с использованием молекулярных зондов — индикаторов экспрессии определенных генов, может в ближайшие годы позволить решить проблему роли генных сетей в детерминации морфогенетических полей и реализации фенотипа. Очевидно и то, что взаимодействие клеток в морфогенетических полях во многом обусловлено функционированием эпигенотипа и динамически может быть изменено при перенастройке и перестройке эпигенетической системы.

Таким образом, фундаментальные молекулярные процессы, благодаря которым возможен феномен Жизни, сформировались исторически на основе отбора и активной самоорганизации, причем эпигенетические регуляторные системы в эволюции организмов — самоорганизующихся многоклеточных сообществ, как показывает проведенный обзор, играют ведущую роль.

Глава 3

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФЕНЕТИКИ

Возникший в последние годы чрезвычайный интерес к эпигенетике и эпигенетическим явлениям в первую очередь вызван серьезными открытиями, сделанными в молекулярной биологии и иммунологии. В США и Европе проходят многочисленные регулярные конференции и рабочие совещания по проблемам изучения эпигенетических механизмов канцерогенеза и другим аспектам молекулярной эпигенетики. Все это постепенно создает предпосылки к становлению эпигенетики одним из ведущих направлений современной биологии. Эпигенетику сегодня связывают обычно с регуляцией функционирования генома и внутриклеточных молекулярных процессов, а также с явлениями тканевой дифференцировки. Однако в исходном толковании эпигенетика понималась значительно шире и наряду с молекулярно-клеточными аспектами характеризовала организацию и механизмы осуществления морфогенеза. Попытаемся рассмотреть эту далеко не простую область эпигенетических исследований применительно к фенетике.

3.1. От эпигенеза Аристотеля и Каспара Вольфа к эпигенетике Конрада Уоддингтона

Термин «эпигенетика» был предложен К.Х. Уоддингтоном в 1947 г., который следующим образом определяет это направление: «я ввел термин *эпигенетика,* произведя его от аристотелевского «эпигенеза» — слова, которое почти вышло из употребления, — и предложил называть эпигенетикой ветвь биоло-

гии, изучающую причинные взаимодействия между генами и их продуктами, образующими фенотип» (Уоддингтон, 1970, с. 18). Одно время в литературе появлялась критика термина «эпигенетический», связанная с тем, что он давно использовался в эмбриологии, уже занят и может вызывать неправильные ассоциации (Оленов, 1968; Вахтин, 1976). В этой связи Ю.М. Оленов (1968) предлагал ввести термин «эпигеномный». Предлагались и другие термины, например «эпигенотипический» и «парагеномный», но, как отмечает Ю.Б. Вахтин (1974), на практике термин «эпигенетический» остался наиболее употребительным в мировой литературе, что подтвердило и наше время. Понимая мотивы, побудившие к критике термина, позволю себе предложить иной взгляд на мнимую, с моей точки зрения, терминологическую коллизию «эпигенетика — эпигенез». Поиск истоков понятия «эпигенез» действительно уводит к Аристотелю.

Аристотель пришел к мысли о том, что в основе развития могут лежать альтернативные способы: либо заранее сформированный (преформированный) зачаток существа просто растет и увеличивается и/или развитие его частей происходит в разное время и осуществляется последовательно (эпигенетически) так же, как плетется сеть. В своем труде «О возникновении животных» (Аристотель, 1940, с. 96) он писал: «Как же образуются другие части? Ведь они или возникают все вместе, например, сердце, печень, глаз и каждая из остальных, или последовательно, как поется в так называемых гимнах Орфея: там говорится, что животное возникает подобно плетению сети. Что части возникают не все одновременно, это ясно и для чувств, так как одни части уже очевидно существуют, а других еще нет. А что они не видны не вследствие малой величины, это тоже ясно: ведь легкое, будучи по величине больше сердца, появляется в начальном развитии позже него». Далее он твердо склоняется к эпигенетической версии (Там же, с. 96): «Итак, для его возникновения ни одна часть не может быть причиной, а только то первое, что приводит в движение извне, ибо ничто не рождает самого себя, но, после того как произойдет рождение, само себя растит; поэтому не все части возникают одновременно, но одно что-нибудь производится прежде».

Отчетливая антитеза преформации и эпигенеза, высказанная Аристотелем, впоследствии породила известный спор между сторонниками преформизма и эпигенеза. Наиболее активной полемика была во второй половине XVIII в. в Германии. Самой видной фигурой в стане преформистов был профессор Геттингенского университета барон Альбрехт фон Галлер, авторитет которого был очень высок, а взгляды доминировали в научном сообществе (Гайсинович, 1950; Голиченков и др., 2004). Альтернативную сторону среди эпигенетиков представлял Каспар Фридрих Вольф — будущий член Российской академии наук и один из основателей экспериментальной эмбриологии. К.Ф. Вольф в своей диссертации «Теория зарождения», вышедшей на латыни в 1759 г., и в одноименном ее

переиздании на немецком языке в 1764 г. показал на примере развития кровеносной системы и кишечника цыпленка, что развитие протекает с новообразованием, т.е. действительно представляет собой эпигенез. Вероятно, он одним из первых употребляет сам термин «эпигенез» вслед за Вильямом Гарвеем, применившем его в 1651 г. в своем последнем труде «Исследования о зарождении животных». Однако Гарвей не считал эпигенез, который он приписывал только высшим животным, универсальным способом развития. Он предполагал, что низшие организмы развиваются, самопроизвольно зарождаясь, а развитие насекомых идет способом метаморфоза, который он формулировал в преформационном смысле, хотя сам и не был приверженцем преформистской идеи. Под эпигенезом Гарвей понимал способ развития, когда из гомогенной массы «от какой-либо одной части, являющейся их ядром и началом, через посредство которого остальные члены присоединяются, ..., именно постепенно одна часть вслед за другой частью» (цит. по Гайсинович, 1950, с. 373). Первой частью зародыша он считал кровь, которой всегда придавал большое значение, поскольку создал и развил представления о системе кровообращения. Похожую «эпигенетическую» идею последовательного соединения уже готовых частей, содержащихся в половой жидкости, развивал и современник Вольфа — Мопертюи в книге «Опыт космологии», вышедшей в 1750 г.

Поэтому следует считать, что именно К.Ф. Вольф является истинным автором термина «эпигенез», впервые экспериментально доказавшим реальность этого явления. Спор между Галеном и Вольфом был очень острым, и хотя Вольф был прав, германские ученые, стоявшие на платформе преформизма, его не поддержали. Этому способствовало и то, что второе издание «Теории зарождения», вышедшее в 1764 г., было написано Вольфом в духе критического памфлета, в котором был проведен исторический и экспериментальный анализ проблемы эпигенеза от Аристотеля до самого Вольфа. Однако эта работа, принесшая ему впоследствии мировую известность и вписавшая его в историю науки, вызвала негодование у немецких коллег (Гайсинович, 1950). Через два года, в 1766 г., в возрасте 33 лет он уехал в Россию, где поступил на работу в Российскую академию наук. Здесь Вольф интенсивно работает в области анатомии и эмбриологии в течение 27 лет. Особенно много внимания он уделял изучению уродств и отклонений в развитии, в которых видел надежное подтверждение своих эпигенетических представлений. В конце жизни Вольф задумал написать огромную работу по теории происхождения уродств, но внезапная смерть в 1794 г. не позволила осуществить этот замысел.

В 1867 г. Кирхгоф — немецкий биограф Вольфа, воздавая дань научному таланту соотечественника, с грустью пишет «Нельзя позволить, чтобы великого человека, которого при жизни похитила могущественная северная царица, во второй раз украли из пантеона истории, по крайней мере, Берлина»

(цит. по Гайсинович, 1950, с. 405). Дальнейшее становление эмбриологии было связано с именами членов Российской академии наук Христианом Генрихом Пандером и Карлом фон Бэром, а в дальнейшем Александром Онуфриевичем Ковалевским и Ильей Ильичем Мечниковым. Спор между приверженцами «преформизма» и «эпигенеза» завершился, как известно, компромиссной формулой великого Карла фон Бэра, определившего, что индивидуальное развитие есть преформированный эпигенез. В дальнейшем эта мысль была подхвачена как эмбриологами, так и, позднее, генетиками (Камшилов, 1974).

Если онтогенез с современных позиций широко понимать как совокупность событий новообразования и самосборки организма, регламентированных системными эпигенетическими отношениями, то *эпигенез* можно рассматривать как *системный механизм осуществления онтогенеза* (Васильев, 1996). В таком понимании современный термин «эпигенез», происходящий в данном контексте от комплекса понятий, связанных с представлением об эпигенотипе Уоддингтона, поразительно хорошо вписывается в свою первоначальную область применения. Пройдя длительный исторический путь от идеи Аристотеля (возникшей за 400 лет до нашей эры) до экспериментального подтверждения К.Ф. Вольфом (за век до публикации теории Ч. Дарвина), термин «эпигенез», обозначавший *развитие с новообразованием*, дожил до наших дней. Термин возродился в середине XX в., как уже отмечалось, благодаря К.Х. Уоддингтону, но совершенно на другой основе и парадоксально сохранил область своего применения в биологии развития, хотя кардинально изменилось его содержание и возросла смысловая емкость термина. По этой причине термины «эпигенез» и «эпигенетический» в новом звучании, на мой взгляд, нельзя считать преоккупированными и неудачными, как это принято иногда подчеркивать. Наоборот, благодаря своей емкости и универсальности эти понятия включают в себя и современный, и исторически первоначальный смысл. К.Х. Уоддингтон не был согласен с изменением смысловой трактовки «эпигенетики», предпринятой некоторыми авторами. Он писал: «На мой взгляд, можно будет избежать многих недоразумений, если сохранить этот термин для науки, изучающей *причинные связи в развитии* (курсив мой. — А.В.), как это и было предложено с самого начала» (Уоддингтон, 1970, с. 18).

Основные интересы эпигенетики Уоддингтон связывал с регуляцией развития, ведущей к созданию фенотипа, хотя и полагал, что при этом должен проводиться и поиск молекулярных механизмов осуществления развития. Он видел две стороны эпигенетики: изменение клеточного строения, включая тканевую дифференцировку, и изменение формы, т.е. морфогенез, считая, что развивающийся «фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси». По его представлениям, существует огромный разрыв между молекулярными

процессами, приводящими к формированию третичной структуры белков и, например, образованием в развивающейся конечности пяти пальцев разной формы и длины. Он так характеризовал эту ситуацию: «Я не думаю, чтобы мы могли указать какой-либо один элементарный процесс (или даже несколько таких процессов), который определяет общий характер промежуточных стадий. Скорее всего, эти стадии протекают при участии большого числа различных механизмов, а единой теории морфогенеза не существует» (Уоддингтон, 1970, с. 20). Заметим, что и сегодня, кроме некоторых заметных успехов в области изучения Hox-генов и их связи с членением организма в ходе развития, этот разрыв существенно не преодолен, а единой теории морфогенеза попрежнему не создано, хотя возникло немало глубоких и многообещающих идей (Белоусов, 1987; Гилберт, 1993, 1995; Черданцев, 2003; Чураев, 2005).

Уоддингтон подчеркивал, что эпигенетические траектории канализованы в силу своей забуференности. На это указывают явления эквифинальности развития, способность компенсировать и регулировать негативные воздействия, при которых изменения генотипа могут компенсироваться и не вызывать изменений фенотипа. В 1930-х годах Н.В. Тимофеев-Ресовский заметил важное обстоятельство: существенная генотипическая изменчивость, характеризующая природные популяции, вовсе не сопровождается высокой изменчивостью фенотипов (Бабков, 1985). Еще одно свидетельство канализованности развития — явление гомеореза, описанное Уоддинтоном для характеристики устойчивости процесса развития во времени по аналогии с явлением гомеостаза — устойчивости одного из состояний системы. Поскольку в ходе онтогенеза существуют области притяжения траекторий развития, Уоддингтон ввел понятие «креод» и так его определил (1970, с. 21): «Для такой канализованной траектории (*развития*. — курсив мой, А.В.), которая притягивает близлежащие траектории, был предложен термин *креод*». Далее он заключает: «Если какие-либо взаимодействия между компонентами нелинейны, т.е., грубо говоря, связаны с пороговыми явлениями, то появление каких-то креодов неизбежно» (Там же, с. 21).

Уоддингтон наметил общий контур будущих исследований в области эпигенетики, полагая, что именно фенотипическая изменчивость, отражающая регуляционные свойства развития, должна быть областью повышенного интереса. Он считал, что ...«Для исследования остается лишь путь, открываемый замечанием о том, что случайность генотипической изменчивости вовсе не означает случайности изменчивости фенотипической. На мой взгляд, нам следует обратиться к изучению фенотипической изменчивости. В природе этой изменчивости, которую, как он постоянно сетовал, в его время никто не понимал, стремился разобраться Дарвин. В наше время развитие генетики позволило нам заглянуть за кулисы генотипической изменчивости, а развитие эпигенетики дает нам, по крайней мере, первые намеки о том, что лежит в

основе фенотипической изменчивости» (Уоддингтон, 1970, с. 27). При этом Уоддингтон видел возможность встречного пути анализа развития со стороны молекулярной биологии и со стороны изучения фенотипической изменчивости. В этой связи примечательносделанное им заключение: «Что принципиально нового дает (и дает ли вообще) тот факт, что мы теперь можем начать строить эволюционные древеса изменений последовательности аминокислот в белках? В настоящее время, как мне кажется, такого рода исследования дают нам не больше (а возможно, даже значительно меньше) для построения общей теории эволюции, чем изучение любых других фенотипических признаков, хотя они и могут дать нам какие-то представления о характере биохимической активности отдельных белков» (Уоддингтон, 1970, с. 28). Таким образом, из двух встречных путей исследования проблемы эволюции индивидуального развития: от молекулярной биологии к морфогенезу, с одной стороны, и от фенотипической изменчивости к пониманию законов морфогенеза и развития, с другой, Уоддингтон больше склоняется к последнему, как более перспективному при изучении причинных связей в развитии.

Несколько раньше выхода в свет работ К.Х. Уоддингтона в СССР были опубликованы теоретические исследования И.И. Шмальгаузена (1938, 1939, 1940, 1946), общие итоги которых стали известны мировой науке, по-видимому, только в 1949 г. при переводе книги «Факторы эволюции. (Теория стабилизирующего отбора)» на английский язык (Schmalhausen, 1949). Иван Иванович Шмальгаузен в своей работе, посвященной стабилизирующему отбору, подчеркивает, что Дарвин описал только ведущую форму отбора, а стабилизирующая форма отбора и ее созидательная творческая роль не были описаны: «Лишь недавно на прогрессивную роль естественного отбора было обращено внимание в ряде моих работ (1939, 1941, 1945, 1946; и др.) и в работах Уоддингтона (1942, 1952, 1953)» (Шмальгаузен, 1983, с. 349). Далее он замечает: «Теория стабилизирующего отбора не является ламаркистской. Она полностью входит в наши современные представления о дарвинизме. Однако она учитывает и нечто новое — создание устойчивого наследственного аппарата, как базы для механизма индивидуального развития и для его прогрессивной эволюции» (Там же, с. 351). Шмальгаузен утверждает, что «любая адаптивная модификация является выражением нормы реакции, прошедшей длинный путь исторического развития в меняющихся условиях существования. Она связана с выработкой «каналов», по которым идет развитие той или иной модификации (Waddington говорит о «канализации» развития)» (Там же, с. 350). При этом внешний фактор среды только вызывает переключение развития «в один из существующих каналов». Постепенно стабилизирующий отбор элиминирует неудачные «преждевременные» модификационные реакции на случайные колебания среды и заменяет их более «надежными» устойчивыми ответами. В итоге работы стабилизирующей формы отбора «падает детерминирующее значение

внешних факторов индивидуального развития и возрастает значение внутренних, наследственных факторов» (Там же, с. 350). На основе этого создаются более автономные, независящие от внешних раздражителей механизмы развития, причем приспособительные изменчивые качества организма не снижаются, а переносятся на более поздние этапы развития. Важен вывод Шмальгаузена о соотношении ведущей и стабилизирующей форм естественного отбора: «...стабилизирующий отбор в его конкретном проявлении не является обособленной формой отбора. Правильнее было бы говорить о движущем и стабилизирующем эффекте единого процесса естественного отбора» (Там же, с. 351).

Поскольку работы И.И. Шмальгаузена являются классическими и хорошо известны читателю, нет смысла их подробно пересказывать. Однако хочу подчеркнуть, что теория стабилизирующего отбора и идея прогрессирующей автономизации развития, предложенные Шмальгаузеном, не только существенно дополняют эпигенетические представления Уоддингтона, но и имеют определенный научный приоритет. Интересно в этой связи заметить, что задолго до формирования сегодняшних эпигенетических представлений С.С. Шварц предвидел важность такого синтеза: «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» (Шварц, 1968, с. 13).

3.2. Эпигенетическая теория эволюции М.А. Шишкина

Эпигенетическая теория эволюции была сформулирована Михаилом Александровичем Шишкиным в начале 80-х годов XX в. (1984 а, б, 1986, 1988). В ее основе лежит представление о том, что эволюционный процесс рассматривается как преобразование системы развития, которая определяет характерное для вида потенциальное пространство возможных фенотипов. Концепция утверждает, что эволюция фенотипов не может быть описана в терминах генов и их частот, как полагал в свое время Ф.Г. Добржанский (Dobzhansky, 1955). Это вытекает из того, что любые из осуществимых путей развития воспроизводятся как целостная реакция системы развития или эпигенетической системы (креодов по Уоддингтону, 1964) и не могут быть сведены к действию каких-либо отдельных ее элементов. Эпигенетическая система содержит информацию о главном пути развития — адаптивной норме (креоде) и аберративных путях (субкреодах. — А.В.), т.е. создает динамическое равновесное состояние системы и общее пространство всех возможных отклонений от него — флуктуаций. Причем наиболее устойчивым будет развитие фенотипов, являющихся нормой. В этом отношении теория М.А. Шишкина опирается и на взгяды К.Х. Уоддингтона, и на представления И.И. Шмальгаузена, который рассматривал наследствен-

ные изменения фенотипа не как прямые эффекты мутаций, а как результат длительного процесса фиксации естественным отбором целостных онтогенетических процессов (реакций) — стабильных морфозов.

Согласно представлениям М.А. Шишкина (1988), устойчивое воспроизведение из поколения в поколение «нормальных» фенотипов и есть их наследование. Такие устойчиво наследующиеся главные пути развития (нормальные фенотипы) благодаря регуляции эпигенетической системы обладают способностью при наличии у вида нескольких «норм», например адаптационного полиморфизма (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966), воспроизводить «правильные» менделевские числовые соотношения. Тогда редкие аберративные отклонения развития, которые со времен Дарвина рассматриваются как неопределенная изменчивость, задают пространство флуктуаций развитийной (эпигенетической) системы и являются сырым материалом эволюции. Важно, однако, пояснить, что случайным (неопределенным) будет лишь то, какая из аберрантных вариаций развития реализуется в фенотипе, а само пространство потенциально возможных путей развития будет детерминированным (определенным) эпигенетической системой. Существование системы альтернативных путей развития доказывает дискретное проявление целого ряда неметрических пороговых признаков и их устойчивых состояний — фенов, о чем пойдет речь в 5 главе. М.А. Шишкин в этой связи подчеркивает: «Ограниченность и значительная дискретность пространства аберраций, вскрываемая феногенетикой, столь же очевидна и на эмбриологическом уровне, где она особенно наглядно демонстрируется поведением эксплантатов зародышевых тканей, способных дать в каждом случае лишь определенный набор дифференцировок», и далее: «дискретность фенотипических изменений, вызываемых мутациями одного и того же хромосомного локуса, выражает не свойства его аллельных состояний как таковых, а специфику реагирования всей системы развития, способной отвечать качественно различным образом на разные степени повреждающего воздействия» (1988, с. 155).

К.Х. Уоддингтон (1947) предложил, как известно, модель эпигенетического ландшафта для описания регуляции и канализованности развития организма, направленность которого по его представлениям напоминает ландшафт в виде русла реки с разветвленной системой протоков, а также термин «креод» для обозначения направленности и «эквифинальности» (термин Г. Дриша) главного пути развития. М.А. Шишкин интерпретирует эту модель по отношению к видовой программе развития таким образом: «Эта видоспецифичная совокупность возможностей развития зачатка (и в конечном счете — всего организма), включающая нормальный для него путь и потенциальные уклонения, может быть наглядно выражена с помощью трехмерной модели эпигенетического ландшафта — в виде системы наклонных ветвящихся долин, дивергирующих во времени из на-

чальной точки и символизирующих основные области притяжения, к которым стремится траектория развития (1988, с. 152–153). При этом места ветвления долин соответствуют понижениям стенок креода, где эпигенетические пороги невысоки и в так называемые чувствительные периоды возможно проявление неустойчивости развития и возможность «переключения» развития на альтернативный аберрантный путь. Поскольку весь эпигенетический ландшафт, как считает Шишкин, представляет собой «фазовый портрет» целостной системы взаимодействий элементов генома и является «свойством высшего порядка», то спонтанное происхождение такой сложной системы нереально и его нельзя приписать действию отдельных случайных мутаций. Система успешно преодолевает эти случайные изменения внешней и внутренней среды, что отмечал еще К.Х. Уоддингтон (1964). По мнению Шишкина (1988, с. 154), накапливающиеся мутационные изменения в системе «либо забуфферивaются ею, либо меняют в ней выбор реализуемой онтогенетической траектории, но они не способны изменить исторически сложившуюся структуру самой системы».

Отмечено, что регуляторные свойства морфогенеза по мере развития снижаются: чем старше организм, тем меньше и выбор возможных вариантов адаптивной перестройки его развития. Поэтому, как полагает Шишкин, чем сильнее будут воздействия внешней и внутренней среды на процесс развития, тем более ранний из слабо регулируемых (чувствительных) участков креода (на схеме Шишкина (рис. 3.1) в этих местах возможен переход в боковую аберративную долину) будет задет этим воздействием, соответственно тем больше развитие уклонится от нормы и будет представлять собой реализованный дискретный путь развития. В результате в фенотипе может возникнуть необычный элемент дискретной структуры — редкий фен, если рассматривать эти события по отношению к фенетике.

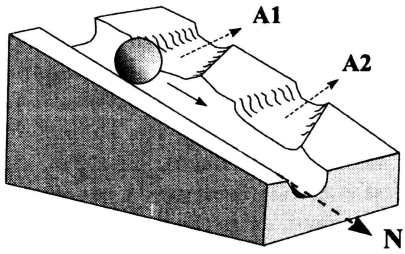


Рис. 3.1. Эпигенетическая система, канализующая адаптивную норму: «креод» (N) — нормальный путь развития и «субкреоды» (A1, A2), или аберрантные пути развития. Движение шара вдоль желоба символизирует направленность и канализованность развития (по М.А. Шишкину (1988), с дополнениями)

Ряд примеров, на которые опирается М.А. Шишкин, касаются экспериментов по шоковым стрессирующим воздействиям, в которых и были обнаружены чувствительные периоды онтогенеза. В настоящее время во многих таких случаях доказано, что при этом участвуют мобильные диспергированные элементы генома (МДГЭ или МГЭ) — транспозоны и другие мобильные элементы (Васильева и др., 1995 а, б). В такие экстремальные для существования организма периоды само функционирование эпигенетической системы перестраивается, в частности, на производство специфичных белков-шаперонов, позволяющих снизить повреждение клеток при действии шокового температурного фактора. Сегодня серьезно обсуждаются, как мы уже об этом говорили ранее, реальные молекулярные сценарии приобретенного наследования и эпигенетической наследственности, а идеи Ламарка из области бывшей научной «мифологии» вновь вошли в пространство актуальной научной аргументации (Животовский, 2003; Яблонка, Лэмб, 2003).

Поэтому интерпретация, например, опытов К.Уоддингтона (Waddington, 1953, 1954) по «генетической ассимиляции признака», которые использовал М.А. Шишкин при аргументации своей теории, скорее всего, может быть несколько иной, но в главном он остался прав, поскольку активное функционирование мобильных элементов и их перемещение в геноме, т.е. эпигенетическая перестройка, чаще всего происходят в напряженных или экстремальных для выживания вида экологических условиях. Следует обратить внимание на соображение М.А. Шишкина, которое, по-видимому, возникло у него при изучении опытов Р. Гольдшмидта с фенокопиями известных мутаций и касается того, что разные типы шоков, воздействующие на один и тот же чувствительный момент онтогенеза, могут вызвать появление одних и тех же аномалий развития, и напротив, одно и то же по природе шоковое воздействие может в разные периоды онтогенеза и при разной его интенсивности привести к проявлению совершенно разных аномалий.

Р. Гольдшмидт обнаруживал частые случаи фенокопирования множества известных наследственных нарушений (ему принадлежат термины «фенокопия» и «генокопия»). Параллелизм таких явлений позволил ему сделать важный вывод о неспецифичном воздействии гена на систему развития. Более того, как полагает М.А. Шишкин, эти опыты показали, что «при исследовании индивидуального развития мы имеем дело с системным объектом, обладающим устойчивым поведением, т.е. ограниченным набором возможных конечных состояний» (1988, с. 152). По мнению Шишкина « развитие есть система с ограниченным набором возможных результатов, и что все реализуемые в этих рамках аномалии, независимо от их начальных причин, имеют одну и ту же основу— неспецифические нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение количеств,

концентраций и времени взаимодействия реагирующих веществ)», причем «...Любой из таких количественных сдвигов, вызывающий при определенных пороговых значениях изменение фенотипа, может вызываться как мутациями, так и внешними факторами, т.е. действие мутаций на развитие выражает не их непосредственную специфику, а свойства самой реагирующей системы...» (Шишкин, 1988, с. 151).

Пусть движение некоего шара вдоль одной из существующих долин «эпигенетического ландшафта» символизирует процесс направленности развития вдоль определенной онтогенетической траектории, как это было предложено в модели К.Х. Уоддингтона (Waddington, 1957), а затем и М.А. Шишкина (1984 а, б, 1988). В модели рассмотрены контуры двух параллельных долин эпигенетического ландшафта, разделенных горной грядой, но в одном определенном месте между долинами возможен переход из-за существенного понижения горного массива (рис. 3.2). Потенциально при сильной флуктуации онтогенетичесой траектории шар может «перескочить» через этот «перевал» в соседнюю долину, что приведет в данной модели к формированию иного аберрантного фенотипа.

Согласно этой модели в момент движения в области «перевала», символизирующего чувствительный период онтогенеза (критический период развития по терминологии П.Г. Светлова), сильное направленное воздействие внешней среды может буквально подтолкнуть шар, и он перескочит в соседнюю долину, а в итоге фенотипически реализуется аберрация. Такие явления К.Х. Уоддингтон называл «эпигенетическими кризами».

Деформация эпигенетической системы из-за генной мутации приводит к изменению нормальной траектории развития, направленность которой символизирует движение шара. В результате в «критический» / «чувствительный» период развития мутация, представленная в модели «бугорком», вызывает отклонение, которое перебрасывает «шар» в соседнюю «долину», что в конечном итоге приводит развитию определенного аберрантного фенотипа — генокопии. Такой же аномальный фенотип — «фенокопия» — будет получен и как модификация при перебросе в соседнюю «долину» при сильном средовом воздействии в тот же самый «критический» момент онтогенеза. Первый реализованный вариант развития рассматривается как «генокопия», а второй — как «фенокопия». При нормальном протекании развития его регуляция такова, что в «критический» период развития, т.е. там, где снижаются пороги, разделяющие параллельные «долины» эпигенетического ландшафта, траектория, даже при деформации ландшафта, будет проходить по основной или главной «долине», приводя к нормальному фенотипу. Обе аберрантные структуры, которые возникнут на основе изменений внутренней (наследственной) или внешней среды, будут фенотипически идентичными. В разделе 3.10 мы вновь вернемся к обсуждению генокопий и фенокопий.

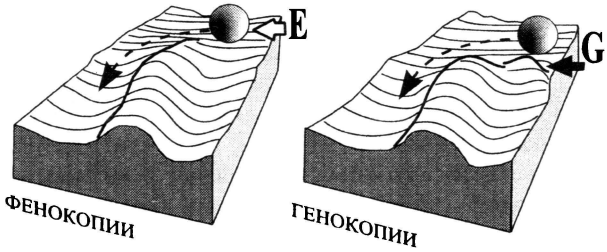


Рис. 3.2. Модель возникновения «фенокопий» и «генокопий» на одном и том же участке эпигенетического ландшафта, параметризующего морфогенез особей (по К.Х. Уоддингтону (Waddington, 1957) и М.А. Шишкину (1984, с изменениями)

Предполагается и промежуточный случай, когда высота «перевала», соединяющего долины, несколько выше, а условия внешней среды постоянны. В этом случае при большом числе повторов «развития» (бросаний шарика) будут реализовываться оба пути — «нормальный» и «аберрантный», но с разной частотой. Аберрантный фенотип будет воспроизводиться с постоянной вероятностью (частотой встречаемости), но она будет ниже, чем в случае реализации нормального фенотипа. Пример можно рассматривать как модель проявления полиморфизма. В этой аналогии важна относительная стабильность эпигенетического ландшафта, которая и задает вероятность проявления того или иного пути развития. Очевидно, уоддингтоновская модель прекрасно подходит для объяснения высокой устойчивости частот встречаемости фенов неметрических признаков и должна быть использована фенетикой в качестве основополагающей.

Поскольку основой создания адаптивной нормы (термин И.И. Шмальгаузена) является сочетание эффектов стабилизирующей и ведущей форм естественного отбора, а в эпигенетической теории М.А. Шишкина адаптивная норма эквивалентна креоду К.Х. Уоддингтона, то творческая роль отбора рассматривается как основной путь создания и преобразования эпигенетической системы вида.

Естественный отбор представляется как общий исходный принцип эпигенетической теории, поскольку наследственность (долго претендовавшая на роль ведущего фактора эволюции. — А.В.) не может, по мнению М.А. Шишкина (1988), быть противопоставлена остальным факторам эволюции «как нечто независимое от эволюционного процесса» (с. 142). Критикуя синтетическую теорию эволюции, он подчеркивает, что для нее «вопрос об устойчивости нормального фенотипа и реализующего его онтогенеза вообще не является предметом рассмотрения: эффект всякого генетического изменения по определению считается ею наследственным, т.е. устойчивым», и далее: «Подлинной причиной проявления нового признака считается мутация, а не от-

бор» (Шишкин, 1988, с. 145). В качестве аргументов, свидетельствующих о принципиальных заблуждениях сторонников синтетической теории эволюции, он приводит перечень так называемых «вынужденных упрощений» СТЭ, которые в то же время считаются основополагающими для данной теории. Такими «упрощениями» являются отбор аллелей, оценка их по вкладу в приспособленность, однозначное соответствие генотипа и фенотипа в моделях, возможность судить о генном составе без учета закономерностей онтогенеза, отрицание роли в эволюции модификационной изменчивости, концепция генетического груза популяции и объяснение движущего отбора как уменьшения генетической дисперсии популяции по приспособленности, а главное — определение эволюции как изменения генотипического состава популяции.

Принципиальное значение для любой эволюционной теории имеет решение вопроса о том, «каким образом создается устойчивость онтогенетического осуществления», т.е. она должна «объяснить происхождение устойчивости нормального онтогенеза» (Там же, с. 142). В СТЭ этот вопрос вообще не ставится, поскольку «если все признаки независимо определяются генами, то онтогенез можно рассматривать как несущественную промежуточную инстанцию между теми и другими, не представляющую специального интереса» (Там же, с. 143). Эпигенетическая теория в отличие от СТЭ утверждает, что «наследственность и способность к устойчивому развитию составляют одну и ту же проблему», поэтому для нее наследственность — это выражение стабильности целостного индивидуального развития, творчески создаваемого отбором. Если полагать, что важные и эволюционно значимые наследственные свойства могут возникать без участия отбора, то это означает «принимать продукти эволюции за ее сырой материал» (Там же, с. 147).

Со времен работ школы С.С. Четверикова считается, что природные популяции «насыщены мутациями» и генетически гетерогенны, а сами «мутации» обычно являются рецессивными и существуют в гетерозиготах, фенотипически прикрытые доминирующим адаптивным «диким типом» (Четвериков, 1926). Под одним и тем же фенотипом могут скрываться совершенно разные генотипы. Анализируя этот материал, Е.И. Балкашина и Д.Д. Ромашов (1935, с. 102; цит. по Бабков, 1985, с. 43) заметили: «Массовые изменения, возникают часто, повторяются у близких видов («фенотипический параллелизм») и дают чрезвычайно сложные и запутанные картины наследования...- По-видимому, здесь мы имеем дело с весьма сложной наследственной обусловленностью изменений, с тем, что один и тот же признак возникает каждый раз в результате сложного взаимодействия различных наследственных задатков и внешних условий; поэтому является весьма вероятным, что под одним названием (например, crossveinless) мы, как правило, объединяем неоднородные и очень различные по своей природе изменения ...». В свое время Н.В.

Тимофеев-Ресовский также подчеркивал, что скрытая наследственная изменчивость всегда существенно больше, чем видимая фенотипическая (что, кстати, указывает на отсутствие жесткой связи ген — признак). Наряду с этим генетик З.С. Никоро (1984) утверждала, что «генетический анализ никогда не дает возможности вскрыть число генов, влияющих на развитие признака... поэтому при любых самых сложных закономерностях формирования признака генетический анализ может дать очень простую картину наследования, включая возможности дигенного или моногенного наследования» (с. 4). Все эти моменты прямо или косвенно указывают на существование мощной внутренней системы регуляции развития в сочетании с давлением естественного отбора, приводящих морфогенез популяции к «норме» (дикому типу).

Важным аспектом генетических исследований всегда было стремление избавиться от влияния так называемой модификационной (паратипической) изменчивости и желание противопоставить «мутации» и «модификации» (Филипченко, 1923, 1978; Серебровский, 1970). М.А. Шишкин (1988), рассматривая явления параллелизма между мутационными и модификационными изменениями, или фенокопиями, высказывает обоснованное предположение о том, что «в обоих случаях пространство аберраций имеет одни и те же ограничения, т. е. что возможности реализации любого мутантного генома не выходят за пределы, доступные его «нормальным» вариантам» (с. 150). Он подчеркивает, что содержание понятий «мутация» и «модификация» относится в сущности к разным объектам. Если мутации относятся к характеристике особей при их сравнении, то модификации связаны со сравнением возможностей развития конкретной особи. Принято считать, что в природе нет двух полностью идентичных генотипов, поскольку половые и соматические клетки разных особей всегда содержат разные наборы генетических комбинаций и нарушений. Отсюда М.А. Шишкин приходит к простому и ясному утверждению: все сходные или одинаковые фенотипы, а также все остальные фенотипы всегда генетически неидентичны, а поэтому все они могут рассматриваться даже при полном внешнем сходстве как скрытые «мутанты» по отношению друг к другу, причем независимо от гибридологического анализа. С другой стороны, любой отдельно взятый фенотип, который оценивается как мутантный, представляет лишь одну из допустимых в пределах эпигенетической системы данной зиготы возможностей или альтернатив развития (модификаций). Поскольку при изменении условий многие гомозиготные «мутантные» линии обычно изменяют частоту встречаемости «мутации», обычно снижая ее, специального доказательсва последнего утверждения не требуется. Такая нестабильность проявления «мутаций» по сравнению с нормальным «диким типом» отражает то обстоятельство, что любое уклонение от нормального пути развития связано с нарушением его устойчивости и наличием регуляторных возможностей эпигенетической системы.

Как уже ранее отмечалось, при изучении природных популяций четвериковцами было обнаружено большое число геновариаций, дающих неправильную менделевскую картину, а Д.Д. Ромашов и Е.И. Балкашина (1930) при феногенетических исследованиях обнаружили высокую структурную упорядоченность изменчивости и установили, что «изменчивость отдельных признаков не представляет случайного, беспорядочного процесса, но является «определенно направленной» и ограниченной» (с. 207–208; цит. по Бабков, 1985, с. 41). Наибольшую направленность изменчивости они выявили в структуре жилкования крыла дрозофил, и в частности в разрывах и наличии второй радиальной жилки, для которой были описаны четыре «мутации» (геновариации), причем параллельные ряды идентичных геновариаций проявляются у близких видов, а С.С. Четвериков (1926) такие параллели отмечал между редкими мутациями у одних видов и нормальными признаками у других, причем даже при сравнении представителей разных родов и даже семейств (Четвериков, 1926).

Исследования Л.А. Васильевой с соавт. (1995 а, б) показали связь проявления мутации «*radius incompletus*» (неполного проявления второй радиальной жилки на крыле дрозофилы) с размещением транспозона Dm-412 по сайтам III хромосомы. Следовательно, в основе морфогенетических проявлений обнаруженных в 20-е годы геновариаций действительно лежат параметризующие их (в понимании Л.В. Белоусова, 1987) геновариации — перестройки генома, возникающие за счет мобильных диспергированных элементов генома, т.е. перестройки эпигенетической системы. Поэтому можно полагать, что российские популяционные генетики, изучавшие в отличие от своих американских коллег феногенетические аспекты изменчивости, а также рассматривавшие генотипическую среду, поля действия генов в развитии и открывшие особую изменчивость, которая не зависит от генотипа и внешней среды, а обусловлена исключительно стохастикой развития (этот потрясающий феномен обнаружил в 1927 г. Б.Л. Астауров) внесли большой вклад в дальнейшее развитие эволюционных представлений. В.В. Бабков (1985, с. 111) справедливо заметил, что «именно из феногенетических исследований московской школы Шмальгаузен (1937–1946) мог почерпнуть важный материал для своей теории». Поскольку именно работы И.И. Шмальгаузена легли в основу эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина, ее связь с феногенетическими работами четвериковской школы представляется мне очевидной.

Поэтому неудивительно, что М.А. Шишкин (1988), рассмотрев основные требования, предъявляемые к эволюционной теории, увидел, что основой такой теории может считаться «учение о стабилизирующем (канализирующем) отборе И.И. Шмальгаузена — К.Х. Уоддингтона, которое исходит из представления, что отбор по фенотипам ведет к созданию помехоустойчивого развития, реализующего эти фенотипы. .... Поскольку источником эволюци-

онных изменений здесь признаются уклонения самого процесса развития, эта теория заслуживает названия *эпигенетической*» (с. 147). Собственно эти представления эволюциониста, зоолога и морфолога И.И. Шмальгаузена и эволюциониста, эмбриолога и генетика К.Х. Уоддингтона, параллельно заложившего основы *эпигенетики*, и составляют теоретический фундамент эпигенетической теории М.А. Шишкина.

Таким образом, не жесткий генетический детерминизм в отношениях ген — признак и случайные элементарные мутации обеспечивают формообразование, а длительный и в известной степени канализованный и поддерживаемый существующей эпигенетической системой развития исторический процесс, обусловленный не пассивной фильтрующей, а творческой ролью естественного отбора в дальнейшем совершенствовании и адаптивной перестройке и перенастройке эпигенотипа и эпигенетической системы.

Механизм эволюционных перестроек, предложенных эпигенетической теорией, в самом кратком виде можно представить следующим образом. Развитие, приводящее к сходному фенотипическому результату, т.е. эквифинальное развитие фенотипа как некой нормы, проявляется в обычных, традиционных для вида экологических условиях. Изменение условий развития, выводящих эпигенетическую систему из равновесия за границы нормальной канализованности, приводит к тому, что у многих особей преодолеваются критические эпигенетические пороги и возникают многочисленные морфозы, информационно заложенные в возможности системы. Проявление незарегулированных нюансов и широкого спектра ранее скрытых и зарегулированных нормой путей развития означает проявление «мобилизационного резерва» индивидуальной изменчивости (термин, по-видимому, предложен С.М. Гершензоном и широко использован И.И. Шмальгаузеном). Прекрасные экспериментальные примеры такого резкого увеличения спектра изменчивости в экологически нарушенной среде были выявлены по количественным и меристическим признакам на сортах пшеницы и линиях дрозофил Н.В. Глотовым (1983). Если изменение экологических условий далее будет сохраняться и в последующих поколениях, то начнется отбор в пользу самого жизнеспособного морфоза, который будет сопровождаться повышением устойчивости и канализованности его воспроизведения. Прежняя норма, оказавшаяся менее жизнеспособной, при этом начнет дестабилизироваться и перейдет в разряд «аберрантной» траектории развития. При дальнейшей стабилизации новой нормы она все больше будет регулировать развитие, предотвращая появление других морфозов, и снизит их реализацию в этих новых условиях до минимума. На длительном промежуточном этапе существования популяции в измененной среде в ней могут одновременно присутствовать и старая, и новая нормы как две дискретные адаптивные модификации, или полиморфизм. В конечном итоге старая норма может либо исчезнуть, либо превра-

титься в атавистический аберрантный путь развития. В то же время сохраняемое уклонение становится все более однозначно наследуемым, превратившись в новую адаптивную норму. М.А. Шишкин (1988) в итоге приходит к следующему заключению: «Таким образом, созидательная роль отбора, как и каждого творческого процесса, заключается в конечном счете в «запоминании случайного выбора» ..., которое выражается в данном случае в выборе одной из относительно равновероятных флуктуаций системы развития и в превращении ее в новую устойчивую норму» (с. 166).

Дополнением к эпигенетической теории М.А. Шишкина являются представления, развивавшиеся в работах П. Олберча, которые опираются не только на идеи Уоддингтона, но главным образом на теорию нелинейных неравновесных систем в понимании И.Р. Пригожина (1980). В отечественной науке теоретические построения Л.В. Белоусова (1987), а также его ученика В.Г. Черданцева (2003), основанные на идеях синергетики (Хакен, 1980) и нелинейной неравновесной термодинамики (Николис, Пригожин, 1979), являются аналогом представлений П. Олберча в этой области, но гораздо более глубоко и предметно освещают природу возникновения «порядка из хаоса» в морфогенезе.

3.3. Эпигенетическая концепция П. Олберча

Параллельно с М.А. Шишкиным в западной науке к сходным представлениям пришел П.Олберч (Alberch, 1980, 1982, 1985), который одним из первых осознал важность синтеза биологии развития и теории эволюции: «Я верю, что понимание природы морфологической изменчивости и приемлемая методология для описания онтогенеза необходимы для успешного синтеза между «развитийной» (developmental) и эволюционной теориями» (Alberch, 1980, p. 654). П. Олберч, рассматривая роль развития в создании ограничений паттернов морфологической эволюции, задающих ее направленность, полагал, что природа морфологической изменчивости и проявления морфологических новшеств обусловлена эпигенетическими свойствами организма и эпигенетическими ограничениями. Рассмотрение этих свойств является основой для корректировки теорий морфологической эволюции. Развитийные ограничения накладываются на градуалистическое действие прямого движущего отбора и поэтому эволюция должна представлять собой результат дифференциального выживания морфологических новшеств. Тем не менее создание морфологических новшеств на основе развитийных программ не случайно. Морфологическое проявление (экспрессия) генетических мутаций есть эпигенетическое свойство, и оно может быть результатом филетических трендов, параллелизмов и конвергенций. Таким образом, взгляды П. Олберча перекидывают мостики между теорией М.А. Шишкина и номогенетическими представлениями С.В. Мейена (1975, 1988).

П. Олберч при построении своей концепции обращается к работам предшественников: К. Бэр, В. Бэтсон, Л.С. Берг, Г. Осборн, Р. Гольдшмидт, И.И. Шмальгаузен, К.Х. Уоддингтон, С. Лёвтруп, Р. Том. Уже из последовательности этих имен в общих чертах просматривается теоретический базис его концепции.

Он заключает, что такие случайные процессы, как генетические мутации и рекомбинации, не могут рассматриваться в качестве объяснения возникающего упорядоченного паттерна на морфологическом уровне. Этот упорядоченный паттерн, который жестко поддерживается существующей системой эпигенетической регуляции, обладает рядом важных свойств: во-первых, фенотипы являются хорошо забуференными гомеостатическими системами, устойчивыми к средовым и генетическим пертурбациям в течение их онтогенеза; во-вторых, морфологическая изменчивость на макроскопическом уровне не является непрерывной, а распределяется между ограниченным набором дискретных состояний (доменов); в-третьих, «морфологические мутации» неслучайны, т.е. их выражение неслучайно на морфологическом уровне.

Пер Олберч, опираясь на широкоизвестные работы Конрада Уоддингтона и Рене Тома, утверждает, что все наблюдаемые нами биологические формы не хаотичны и представлены типичными формами, которым мы даем названия, поэтому можно утверждать, что они не образуют непрерывный ряд случайных переходов и не генерируются совершенно случайно. При этом морфологическое описание построено на использовании двух разных аспектов фенотипической изменчивости: количественном и качественном сравнении, которые на самом деле одновременно присутствуют в изучаемых объектах. Дело в том, что так называемая непрерывная (количественная) изменчивость ограничена (оконтурена) в виде дискретных устойчивых состояний, или «доменов». Их можно легко обнаружить экспериментально, когда направленный отбор какого-либо параметра (числа щетинок, общих размеров, двигательной активности и т.д.) в той или иной группе организмов уже через малое число поколений упирается в некие границы (пределы) изменчивости, и далее отбор обычно неэффективен без проведения специальных скрещиваний, направленных на повышение гетерогенности, или применения мощных мутагенов. Для пояснения своей концепции Олберч приводит схему, на которой представлены гипотетические домены изменчивости в двух условных морфологических измерениях «*X*» и «*Y*» (рис. 3.3).

При этом изменчивость количественных переменных предполагается генетически контролируемой. Внутри доменов наблюдается унимодальное или бимодальное случайное варьирование значений, образующих сгущения вблизи неких центров, однако между доменами существуют дискретные разрывы. За пределами доменов реализация фенотипа невозможна из-за определенных морфогенетических и конструкционных ограничений. Стрелки, соединяющие эти домены изменчивости подобно линиям силовых полей, указывают воз-

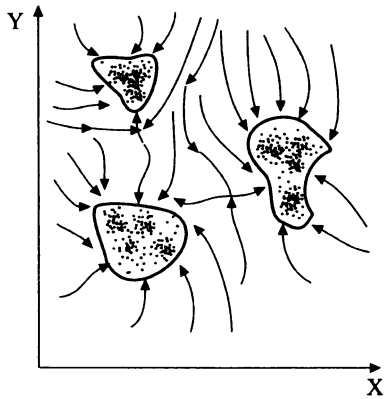


Рис. 3.3. Непрерывная изменчивость условных морфологических переменных X и Y (точками помечены координаты особей), локализованная внутри дискретных доменов-аттракторов, ограниченных эпигенетическими порогами; стрелки — пути вероятного переключения развития из одного домена в другой (по Alberch, 1980)

можные канализованные (в понимании Уоддингтона) пути перехода из одного домена в другой, если данная особь будет превышать или не достигать на том или ином этапе развития некоторых пороговых значений при изменениях внутренней (генотипической) или внешней среды. Таким образом, морфологическое пространство представляется дискретным и состоящим из допустимых в развитии дискретных областей, в пределах которых изменчивость может носить случайный характер. Домены изменчивости, или устойчивые состояния (steady states), подразумеваются в концепциях канализованности развития Уоддингтона (Waddington, 1957), гомеостаза развития Лернера (Lerner, 1954) и стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1941) и отражают устойчивость фенотипа в ходе развития при изменении внешней и внутренней среды. Роль отбора при этом сводится к нормализации и упрочению тонкой настройки адаптивных черт внутри доменов. Примером доменов могут быть разные таксономические единицы или классы фенодевиантов. На уровне организма — это различия между разными тканями или органами. Олберч так же, как и Шишкин, для обозначения разных путей индивидуального развития, ведущих в конечном итоге к этим устойчивым состояниям фенотипа, использует термин «креод», предложенный Уоддингтоном.

В случаях, когда гомеостатические пороги преодолеваются из-за возмущений во внутренней или внешней среде организма, система может переключать развитие с одного устойчивого состояния на другое. В качестве примеров таких

переключений Олберч приводит гомеозисные явления, описанные Гольдшмидтом, и мутации, вызывающие нарушения скелета, в частности случаи полидактилии, бескрылости и другие, которые рассматриваются как тератологические отклонения. Он подчеркивал, что еще Дарвин указывал на некоторые параллельно возникающие у разных видов аберрации и считал, что это может пролить свет на механизмы их происхождения. Особенность представлений Олберча заключается в том, что перенос развития из одного в другое устойчивое состояние он считал не случайным. Фактически некоторые морфологические новшества выглядят как повторения, которые проявляются чаще, чем другие. В этой связи Олберч обращает внимание на факты, доказывающие, что проявление морфологических вариаций неслучайно и может быть интерпретировано с эпигенетических позиций, и использует для этого примеры из работ Берри и Сиэла (Berry, 1963; Berry, Searle, 1963), посвященных встречаемости дискретных вариаций скелета грызунов, исследования Сэвина и Эдмондса (Sawin, Edmonds, 1949) по изменчивости структуры отхождения сосудов в области аорты у кроликов, а также аналогичные примеры на других объектах, в том числе земноводных.

Теоретически он предложил особую методологию количественного описания морфологических преобразований, связав онтогению и филогению (рис. 3.4). Сущность предложенного подхода заключается в том, чтобы определить последовательность развитийных событий (developmental events), проявляющихся в течение онтогенеза у предкового вида и вида — потомка, их картируют на оси времени-возраста. Последовательность и временная привязка развитийных событий при филогенетических событиях деформируются от предков к дочерним формам потомков. Для конкретного таксона можно проследить, как от развитийного события, возникшего на определенном возрастном этапе (по шкале возраста), до следующего такого события происходит его изменение по размерам и форме. Если эти изменения соединить кривой, то будет прослежена некая траектория изменения формы и размеров, характерная для данного таксона, которую Олберч рассматривает как «онтогенетическую траекторию».

Можно сравнить эти онтогенетические траектории у анцестрального и рецентного таксонов по последовательным развитийным событиям и оценить направление и степень деформации онтогенетической траектории от предковой формы к виду-потомку в отношении изменения их размеров и формы с возрастом. Эта модель позволяет выявлять гетерохронии в эволюционном процессе и механизмы морфологической диверсификации. В качестве примера апробации модели Олберч рассматривает онтогению и филогению размеров и формы черепа у неотропической саламандры *Bolitoglossa occidentalis* по отношению к исходному виду *B. rostrata* (Alberch, Alberch, 1981) и демонстрирует, что в данном случае наблюдается педоморфизация дочернего вида, т.е. явление прогенеза (Gould, 1977; Alberch et al., 1979).

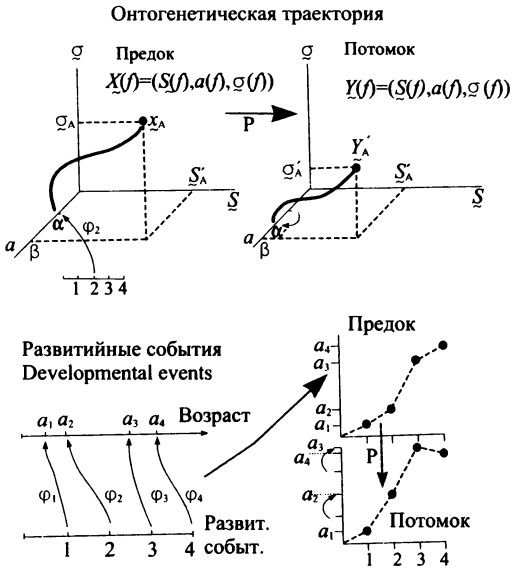


Рис. 3.4. Метод количественного описания морфологических преобразований на основе связи развитийных событий (developmental events) в онтогенезе и филогенезе (по Alberch, 1980). Пояснения см. в тексте

В итоге Олберч приходит к двум важным выводам: во-первых, отношения между генами и фенотипом являются непрямыми и в общем нелинейными; во-вторых, прерывистость (дискретность) фенотипического пространства имеет пороговую природу и является эпигенетическим феноменом, поскольку определяется природой развитийной функции. Поэтому эволюция представляет собой результат сдвигов в распределении значений контролирующих развитие параметров. Он пришел также к выводу о том, что сложность взаимодействий в течение развития и паттернов морфологической эволюции таковы, что их невозможно редуцировать до проблемы изменения частот генов. Между скоростями структурной генной эволюции и морфологической диверсификации существует очень слабая корреляция. Это доказывает, что именно регуляторные взаимодействия на генетическом и эпигенетическом уровнях контролируют процесс морфологической эволюции. Развитийные ограничения и взаимодействия создают определенные пределы для действия естественного отбора и могут обусловливать филетические тренды. Именно эти тренды на фоне сложного взаимодействия динамики развития, контролирующей появле-

ние морфологических новшеств, стабилизирующего отбора и экологических параметров (популяционных размеров, структуры размножения и др.) совместно определяют вероятность «фиксации» новых морфологических решений. Другими словами, макроэволюция рассматривается как продукт взаимодействия между развитием и экологией, но развитие, по мнению Олберча, играет ведущую роль, поскольку обусловливает реальные возможности дальнейших преобразований. Сравнивая свою концепцию с концепцией «прерывистого равновесия», он отмечает их некоторое сходство, но категорически отвергает возможность рассматривать эволюционный процесс в терминах только случайных преобразований, поскольку вклад развития в процесс морфологической трансформации не случаен. В работе, написанной совместно с Дж. Остером, он приходит к заключению, что эволюционные изменения обусловлены бифуркацией развитийных программ (Oster, Alberch, 1982), что во многом перекликается с представлениями Л.В. Белоусова (1987, 1993 а, б) и его последователей (Краус, 1998; Черданцев, 2003).

Интересно отношение Олберча к использованию редукционистского подхода к решению обсуждаемой проблемы. Он считает, что «...редукционизм очень часто не позволяет нам возвысить нашу (познавательную. — А.В.) способность до понимания феномена высшего порядка взаимодействий. К сожалению, современная эволюционная теория опирается на исключительно жесткий редукционный подход, который ведет нас к отрицанию важности ограничений по отношению к высшему порядку взаимодействий на эпигенетическом и функциональном уровнях» (Alberch, 1980, p. 665). Далее, обсуждая геноцентристскую концепцию Доукинса, он замечает: «Эта редукционистская философия является совершенно неадекватной, когда мы имеем дело с чертами, подобными морфологии или поведению, которые являются продуктом сложных взаимодействий на генетическом и эпигенетическом уровнях» (Там же, p. 665). Его отношение к холистическому рассмотрению эволюционного процесса видно из такого высказывания: «Мы нуждаемся во взгляде на организм как на интегрированное целое, продукт развитийной программы и ограничений, возникающих благодаря развитийным и функциональным взаимодействиям. В эволюции отбор может решить, кто является победителем данной игры, но развитие не случайно определяет игроков» (Там же, p. 665).

Таким образом, можно полагать, что взгляды П. Олберча почти изоморфны представлениям М.А. Шишкина, а также имеет смысл говорить о теоретическом единстве взглядов И.И. Шмальгаузена и К.Х. Уоддингтона, высказанных в середине XX в. и глубоком сходстве параллельно разработанных в конце века эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина и эпигенетической концепции ограничений макроэволюционного процесса П. Олберча, которые развивают теоретические представления своих великих предшественников.

3.4. Эпигенетическая изменчивость и эпигенетический ландшафт популяции

Функционирование эпигенотипа, согласно взглядам Уоддингтона, забуферено таким образом, что процесс развития оказывается «канализованным», жестко направленным, несмотря на наличие разного рода помех как со стороны внешней, так и со стороны внутренней, генотипической, среды (Уоддингтон, 1947, 1964, 1970; Waddington, 1939, 1941, 1942, 1957, 1962, 1973). Однако эта устойчивость небезгранична. Как уже подчеркивалось ранее, наряду с основной траекторией развития — креодом, которая ведет к формированию нормального для популяции или линии фенотипа («дикого типа», стандартного проявления «мутации» и т.д.), имеется набор «субкреодов», направленных в ходе развития на реализацию определенных, отличных от нормы устойчивых фенотипических состояний, или аберрантных фенотипов. Субкреоды вместе с креодом формируют эпигенетическую систему, обеспечивающую поливариантность путей развития. Уоддингтон (Waddington, 1957) представлял канализацию развития в виде аналогии русла реки, что символизировало направленность и ограниченность процесса развития. Используем однако другую аналогию, в целом близкую по смыслу той, которую предлагал М.А. Шишкин (1988).

Мы можем представить, что развитие в норме канализовано, жестко направлено и напоминает движение шара вдоль ледяного желоба, структура которого представлена трассой для санного спорта с врезанными в нее ответвляющимися «субжелобами». 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, как, например в известном случае гомеозисной мутации *aristopedia*, открытой Е.И. Балкашиной (1928; Balkaschina, 1929), у дрозофилы вместо антенны на голове возникает подобие конечности. Другой аналогичный случай — мутация *proboscipedia*, при которой оральные доли хоботка преобразованы в членистые придатки, заканчиающиеся лапкоподобными или аристоподобными элементами, был описан в 1933 г. Бриджесом и Добржанским (Бабков, 1985). Б.Л. Астауров (1927) обнаружил проявление гомеозиса — мутации *tetraptera*. Гомеозисные эффекты известны достаточно давно. Бэтсон в 1894 г. (Bateson, 1894; цит. по Бабков, 1985) назвал гомеозисом такое изменение одного из членов меристического ряда, органа или сегмента, когда он приобретает черты другого члена этого ряда. Множество гомеозисных структур обнаружил также Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940) и другие исследователи (Vilee, 1942, 1944, 1945; Waddington, 1954). Такие переключения развития широко распространены в природе. Так, наш коллега В.Л. Вершинин (1989) установил, что в черте города частота различных аберраций стро-

ения сеголеток бесхвостых и хвостатых амфибий на порядок выше, чем в окружающих природных ландшафтах. Им были встречены крупные аберрации-уродства: удвоение задней конечности или ее редукция, возникающие на ранних этапах морфогенеза, а также регулярные симметричные, а чаще асимметричные проявления поли-, эктро-, клинодактилии и др. На большом материале по различным формам азиатских горных полевок рода *Alticola* нами совместно с И.А. Васильевой была обнаружена уникальная особь, у которой имелись четко сформированные четвертые верхние щечные зубы (рис. 3.5), хотя в норме у всех представителей целого надсемейства Muroidea проявляются только три щечных зуба. Встречались также особи с выпадением фрагмента зуба (талонуса) и с полным отсутствием третьего щечного зуба.

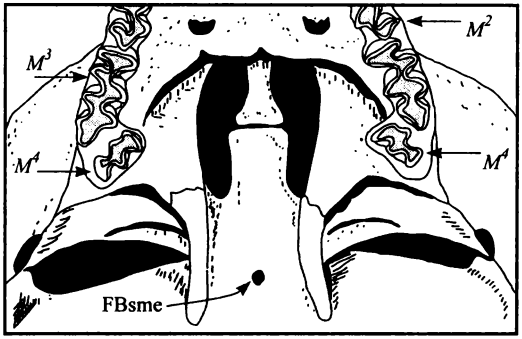


Рис. 3.5. Аномальное строение зубной системы лемминговидной полевки Alticola lemminus из окрестностей г. Певек: появление парных «четвертых» верхних щечных зубов «M^4» (феномен впервые описан И.А. Васильевой). Показано проявление «медиального» фена — Foramen basisphenoidale medium (FBsme) — срединного отверстия на вентральной стороне основной клиновидной кости

В рамках описанной выше аналогии канализованности развития в виде ледяного ветвящегося желоба воздействие внешней среды, например «резкий 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 формированию одного и того же фенотипа, отличного от нормы. По своей сути это тот же прообраз хорошо известных гено- и фенокопий (Goldschmidt, 1940; Кирпичников, 1979, 1987).

Для наглядности Уоддингтон (Waddington, 1957, 1973) ввел удачное понятие: «эпигенетический ландшафт». Это понятие было создано для описания морфогенеза особи, когда каждая «долина» ведет к формированию того или иного

органа или части организма. Я считаю уместным говорить об «*эпигенетическом ландшафте популяции*», опираясь на многочисленные эмпирические факты устойчивости, определенности и предсказуемости фенооблика каждой популяции вида как по количественным параметрам, так и по частотам альтернативных вариаций признаков (Васильев, 1988, 1990; Васильев и др., 2000). 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. «*Популяционный онтогенез*» можно определить *как общее для всех особей популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования* (Васильев, 1988, 1990, 1992, 2004). Очевидно, что «популяционный онтогенез», являя собой, общие черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет уникален и единичен. В представлении о «популяционном онтогенезе» (онтодемогенезе) явно проступают черты философской категории «особенного», служащей буфером между категориями «общего» и «единичного». Феномен онтогенеза имеет временную ось, т.е., как минимум, четырехмерное отображение любого объекта, поэтому трехмерная модель по аналогии с ландшафтом есть вынужденное упрощение, необходимое для удобства описания.

Еще Уоддингтон (1964, 1970) 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. Такую траекторию, как уже отмечалось, называют иногда «онтогенетической траекторией» (Alberch, 1980). Если воспользоваться моделью-аналогией стеклянной горы, подсказанной мне д.б.н. В.М. Ефимовым, развитие можно представить вслед за К.Х. Уоддингтоном в виде движения шарика по рельефному ландшафту, но этот ландшафт — 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, от попытки к попытке, нарисуем контуры этой исходно невидимой горы, причем характерная основная траектория движения (креод) будет видна наиболее отчетливо. Каждая особь имеет свои детали онтогенетической траектории, но если «заставить» ее прожить множество жизней, 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 (инвариантные) черты, присущие всем особям данной популяции. Это не означает, что все особи имеют совершенно сходный 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 то, что каждая особь популяции на всех этапах онтогенеза при хорошей технике анализа может быть определена как относящаяся именно к данной популяции. Другими словами, на каждой особи популяции лежит «отпечаток» ее принадлежности к этой популяции, так как ее развитие обусловлено в значительной степени общим эпигенетическим ландшафтом популяции.

Как уже говорилось выше, идеи К.Х. Уоддингтона недавно получили развитие благодаря работам М.А. Шишкина (1984 а, б, 1986 и др.) и П. Олберча (Alberch, 1980, 1985). Рассмотрим в связи со сказанным выше один из важнейших выводов М.А. Шишкина о том, «что все зиготы одного вида имеют один и тот же потенциальный спектр путей развития и различаются лишь по вероятности их осуществления» (1986, с.69). В свете сказанного выше о «популяционном онтогенезе» можно заключить, что каждая зигота (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 инвариантную 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. Поэтому фенотип отдельной особи 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.

Далее в книге приведены некоторые факты, позволяющие считать реальностью единую эпигенетическую систему популяции. *Порождаемую этой системой закономерную (ограниченную) изменчивость в протекании развития следует назвать эпигенетической изменчивостью* (Васильев, 1988, 2004). О существовании особой изменчивости, которая не зависит у данной особи ни от генотипа, ни от условий внешней среды, а задается исключительно внутренней механикой развития, писал еще в 1927 г. Б.Л. Астауров (1974).

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.Шишкиным (1984 а, б) называть аберрантными эпигенетическими траекториями, отдавая себе отчет в том, что большинство из них являются нормальными атрибутами реализации эпигенетического ландшафта популяции, но имеющими лишь низкую вероятность своего осуществления.

Рассмотрим в этой связи предложенную М.А. Шишкиным общую схему эволюционных преобразований эпигенетической системы, поскольку это важно для дальнейшего изложения (рис. 3.6). По М.А. Шишкину, при изменении условий может наблюдаться дестабилизация развития, и основной его путь — креод (N_1), характерный для нормальных исходных условий, может оказаться неэффективным. Это приведет к тому, что возникнет веер возможных аберрантных путей развития, из которых будет выбран и в ходе естественного отбора углублен («накатан») новый креод (N_2), который приведет к иному фенотипическому решению. Важно подчеркнуть, что по теории М.А. Шишкина накатывание нового креода одновременно приводит к общей деформации эпигенетической системы и порождает, с одной стороны, возможность появления новшеств (новых субкреодов или деформации старых), а с другой — необратимость и поступательность эволюционных перестроек.

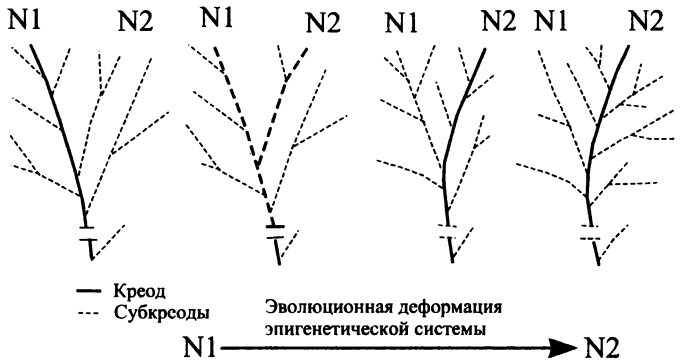


Рис. 3.6. Схема эволюционных преобразований эпигенетической системы (по М.А. Шишкину (1988), с изменениями). Пояснения см. в тексте

Таким образом, можно заключить, что разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут эпигенетически различными. Смежные, соседние, популяции будут обладать сходным, но не всегда тождественным эпигенетическим ландшафтом. Эти представления позволяют говорить о возможности становления особой области исследований — популяционной эпигенетики, нацеленной на сравнительное внутри- и межвидовое изучение процессов развития на популяционном уровне и опирающейся на групповой анализ внутрииндивидуальной изменчивости морфогенетической реализации билатеральных морфологических структур. Ключевыми объектами в этом случае,

как и в фенетике, являются фены неметрических признаков и их комбинативные сочетания (композиции), о которых речь пойдет в следующем разделе главы. В дальнейшем мы неоднократно будем возвращаться к проблемам популяционной эпигенетики и более подробно рассмотрим ее цели, теоретический базис, предмет, методы и прикладные возможности.

3.5. Пороговые неметрические признаки, фены и их композиции

Важным я считаю и другой вывод М.А. Шишкина, во многом созвучный с мыслями П. Олберча (Alberch, 1980) о том, «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.)» (Шишкин, 1986, с.70). В этой связи уместно напомнить, что английские генетики (см.: Dempster, Lerner, 1950; Searle, 1960; Grüneberg, 1963) в 50–60-х годах XX в. экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (threshold characters) и явлении эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963). Обсудим здесь лишь основные итоги этих исследований.

Существует множество альтернативно варьирующих неметрических 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 (Grüneberg, 1955). Проявившись 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 CBA третьего верхнего коренного (щечного) зуба, который приводится в работах Грюнеберга (Grüneberg, 1951,1952 a). Как уже отмечалось, Грюнеберг экспериментально показал, что если критическая масса эмбрионального зачатка зуба не достигается, он может не проявиться в фенотипе. Наши собственные опыты (Васильева и др., 1988) по резкой разбалансировке материнской диеты, проведенные совместно с Н.М. Любашевским, В.И. Стариченко и И.А. Васильевой на мышах линии CBA, приводили к сильному уменьшению размеров тела потомков, что сопровождалось трехкратным увеличением экспрессии этой аномалии: частота фена — отсутствие третьего

щечного зуба возрастала — с 2–3% в контроле до 9–10% в экспериментальной группе. Каждому териологу хорошо понятно, что третий щечный зуб является жестко зарегулированной нормой, характерной для представителей всего надсемейства Muroidea, и ни у кого не возникает сомнений в том, что его появление генетически строго обусловлено. Тем не менее, И.А. Васильевой на значительном материале по полевкам *Alticola* была обнаружена особь, у которой также отсутствовал третий щечный зуб (выборка с хр. Цаган-Шибэту, Тува, коллектор Н.И. Путинцев). Хорошо известно появление у человека с возрастом так называемого «зуба мудрости», который тоже является типичным примером порогового признака.

Поскольку характерными свойствами, которые позволяют отнести данную вариацию неметрического признака к категории «фена», являются дискретность и «пороговость» его структурного проявления, то для билатеральных признаков простым и надежным критерием является наличие четырех типичных билатеральных сочетаний — композиций признака. Если кодировать проявление признака знаком «+», а отсутствие — знаком «-», то для «типичных» фенов билатеральные композиции будут представлены набором сочетаний в проявлении признака на разных сторонах тела: +/+, +/-, -/+ и -/-. Примерами фенов билатеральных неметрических признаков могут служить вариации в проявлении структурных элементов скелета, в частности отростки позвонков (рис. 3.7), структуры рисунка пигментированности тела (рис. 3.8), строения листовой пластинки, включая ее жилкование и образование соответствующих лопастей (рис. 3.9), и многих других структур.

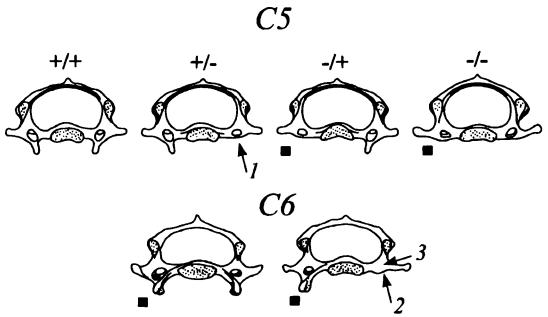


Рис. 3.7. Вариация в строении пятого и шестого позвонков у белоногого хомячка Peromyscus maniculatus (по Berry, Searle, 1963).

Фены: 1 — *редукция нижнего отростка пятого позвонка;* 2 — *редукция нижнего отростка шестого позвонка;* 3 — *отсутствие трансверсального отверстия у шестого позвонка, что часто коррелирует с редукцией соответствующего нижнего отростка. Представлены теоретически возможные и реальные (помечены черными квадратами) билатеральные композиции фенов соответствующих структур пятого — (C5) и шестого — (C6) позвонков*

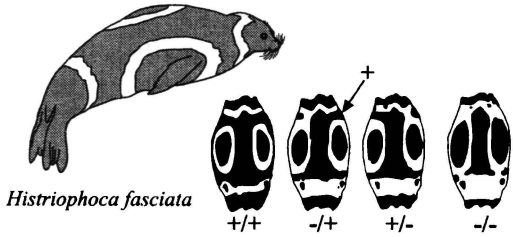


Рис. 3.8. Билатеральные композиции проявления фена — плечевой полосы — в пигментном рисунке шкуры полосатого тюленя, или крылатки Histriophoca fasciata (по рисункам из монографии Е.И. Соболевского, 1988)

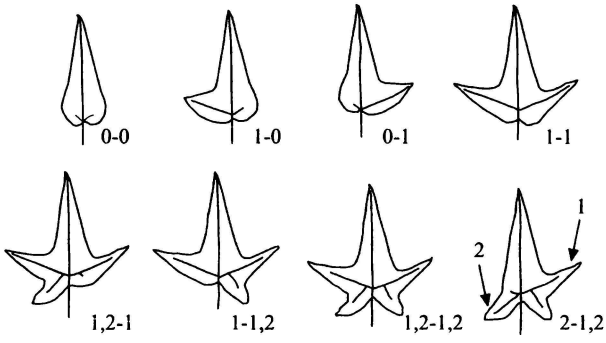


Рис. 3.9. Фены антимеров листовой пластинки плюща Hedera helix (1, 2) и их билатеральные композиции

Именно такие асимметричные и симметричные ситуации проявления фенов на разных сторонах тела были обнаружены на линейных мышах английским генетиком Г. Грюнебергом (Grüneberg, 1952 a) при изучении дискретных структур скелета. Он назвал подобные признаки «квазинепрерывными (quasicontinuous), описав пороговую природу их проявления и вскрыв скрытую количественную природу варьирования. По его мнению, самым простым критерием для таких билатеральных структур является обнаружение асимметричных билатеральных композиций. В случае, когда фен является проявлением в фенотипе небилатеральной (медиальной) дискретной структуры, то критерием его обнаружения является количественная природа варьирования, на которую накладываются пороговые ограничения. Пример такого «медиального» фена — проявление у многих видов полевок и хомяков непарного меди-

ального отверстия на вентральной стороне основной клиновидной кости (см. рис. 3.5). У части особей фен не выражен, а при его наличии отверстие количественно варьирует от относительно малых размеров до больших.

На черепе млекопитающих может быть обнаружено довольно много неметрических признаков и пороговая «квазинепрерывная» изменчивость приводит к проявлению многих десятков дискретных вариаций структур — фенов. Эти структурные аберрации не хаотичны и при определенном опыте и навыке работы «легко» узнаются. Они могут быть представлены различными вариациями числа и расположения отверстий для прохождения определенных кровеносных сосудов и нервов, наличием или выпадением определенных костных структур, врожденными срастаниями костей, дополнительными парными и непарными костными структурами (например, кость инков у человека), проявлением и непроявлением зубов и многими другими (рис. 3.10).

Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, при преодолении которых он качественно изменяется. 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* (Васильев, 1988, 1990, 1996). Примечательно, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений, пришел М.В. Мина (1986).

Местоположение эпигенетических 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 «фенетических дистанций» по комплексу неметрических пороговых признаков, как мы его называем (Васильев и др.,1986), широко примененный Берри (Berry,1963, 1964, 1986) и его последователями. В нашей работе этот метод является ключевым и универсальным при проведении фенетического анализа популяций и внутрипопуляционных групп.

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. Например, морфотип рисунка жевательной поверхности щечного зуба полевок определяется многими характеристиками, важнейшими из которых считаются складчатость, число и расположение замкнутых пространств (Большаков и др., 1973, 1980). Каждый такой признак (характеристика) может иметь несколько дискретных вариаций — фенов, а их сочетание формирует морфотип рисунка жевательной поверхности зуба. Этот морфотип уже будет представлять собой дискретность второго по-

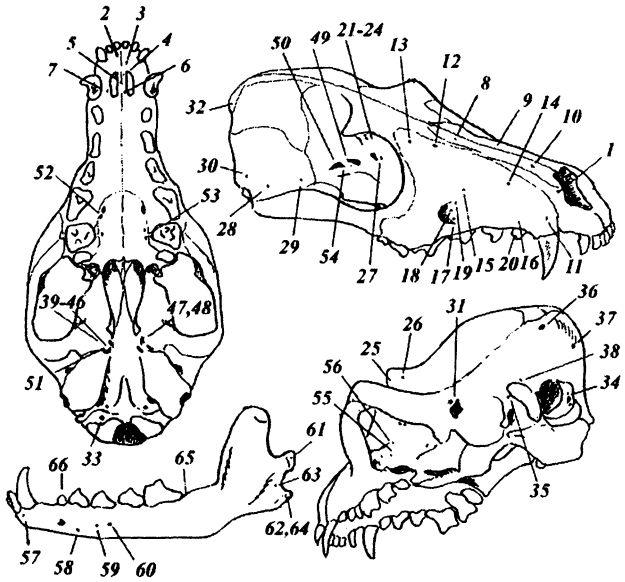


Рис. 3.10. Схема размещения фенов (1–66) неметрических пороговых признаков черепа лисицы Vulpes vulpes (по Васильев и др., 2004). Частично использованы признаки, приведенные в работе Т. Съевольда (Sjøvold, 1977) по норвежским лисицам (10 фенов из 19).

Фены: 1 — *FPman*, 2 — *FPmlaan*, 3 — *FPmI*, 4 — *FPmII*, 5 — *FPmIII*, 6 — *FPmIV*, 7– *FPmlapo*, 8 — *FNspo*, 9 — *FNsme*, 10 — *FNsan*, 11 — *FMxan*, 12 — *FMxsuI*, 13 — *FMxsuII*, 14 — *FMxI*, 15 — *FMxII*, 16 — *FMxIII*, 17 — *FIoacif*, 18 — *FIoacim*, 19 — *FIoacsu*, 20 — *RdPm1du*, 21 — *FLrdu*, 22 — *FLrsu*, 23 — *FeFpl*, 24 — *FLrve*, 25 — *FSodu*, 26 — *FSopo*, 27 — *FEtdu*, 28 — *FTm*, 29 — *FTman*, 30 — *FTmpo*, 31 — *FPgl*, 32 — *CoPlp*, 33 — *FHgdu*, 34 — *FCntr*, 35 — *FCnve*, 36 — *FOcsuI*, 37 — *FOcsuII*, 38 — *FCnac*, 39 — *MgFOvbc*, 40 — *MgFOvlg*, 41 — *PrBsI*, 42 — *PrBsII*, 43 — *FOvacan*, 44 — *FOvacpo*, 45 — *FOvacex*, 46 — *FOvaccd*, 47 — *PrPtac*, 48 — *FPtpo*, 49 — *FiOrbi*, 50 — *FOpac*, 51 — *FOvacex*, 52 — *FPldu*, 53 — *FPlmidu*, 54 — *FSpl*, 55 — *FPlorI*, 56 — *FPlorII*, 57 — *FMtandu*, 58 — *FMtI*, 59 — *FMtII*, 60 — *FMtIII*, 61 — *FMbar*, 62 — *FMbacpo*, 63 — *FMbagIdu*, 64 — *FMbagII*, 65 — M^3(-), 66 — *RdPm1du*

рядка. Проблемы 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» независимо варьирующих фенов составляющих их признаков. Некоторые композиции, однако, могут обладать устойчивыми сочетаниями фенов разных признаков и коррелированно проявляться в их определенной аранжировке, и их вполне можно

рассматривать в качестве аналога фена. Возможно, что именно таким устойчивым композициям фенов соответствует термин «морфа», а сочетание свойств формируется как особый путь развития, или «морфоз». Поэтому анализ сочетанных композиций фенов — «морфозов» — позволяет обнаружить в популяции реализованные альтернативные пути, отражающие структуру эпигенетического ландшафта популяции, а следовательно, проявление биоразнообразия на популяционном уровне.

В завершение отметим, что фенетический анализ в традиционном понимании является редукционистским подходом, нацеленным на рассмотрение отдельных дискретных элементарных вариаций признаков — фенов, по частотам которых делалась попытка косвенно оценить генетические различия между популяциями (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). При этом вновь подчеркнем, что редукционизм является важным этапом познания, поскольку поиск элементарных явлений, структур и отношений — это необходимое начальное звено любого исследования (Жерихин, 2003). Чтобы понять состав или общее устройство сначала нужно что-то разобрать на части, редуцировать для того, чтобы сравнить и в повторении найти закономерности, требуется вновь многократно собирать эти элементы в целое, т.е. построить их композиции. Это очевидные шаги познания: сначала анализ, а затем синтез, т.е. воссоединение (далее в разделе 3.9 мы вновь вернемся к данной проблеме). После того как мы выяснили, что проявление фенов обусловлено эпигенетическими пороговыми ограничениями, а их частота характеризует в первую очередь особенности регуляторной эпигенетической системы и организации морфогенеза в конкретной популяции, трактовка выявляемых различий становится несколько иной.

По частотам фенов — устойчивых состояний пороговых неметрических признаков, или их индивидуальным сочетаниям — фенетическим композициям, становится возможно косвенно оценивать особенности пороговой организации и структуры эпигенетической системы популяции. Многомерный анализ индивидуальных фенетических композиций позволяет косвенно визуализировать специфику эпигенетического ландшафта сравниваемых популяций. Для этого проводится, например дискриминантный анализ значений главных компонент индивидуальных композиций фенов (Васильев и др., 2003; Васильева и др., 2005; Васильев, Васильева, 2005). Подробнее об этом методе сравнения будет сказано позже. Такой подход является иным композиционистским решением и действительно позволяет многомерно визуализировать допустимые альтернативные пути морфогенеза в популяции, характеризовать проявление биоразнообразия на популяционном уровне и проводить сравнительный эпигенетический анализ внутривидового и межвидового разнообразия.

3.6. Экспериментальное изучение устойчивости эпигенетической системы на примере линейных мышей и полевок

Рассмотрим возможность экспериментального изучения устойчивости эпигенетической системы естественных групп животных, имеющих общее происхождение и сходных в генетическом отношении. Решение этого вопроса традиционно связывается с проблемой соотношения генотипического и фенотипического разнообразия при изучении естественных группировок животных. В процессе решения целого ряда задач эволюционной экологии, популяционной биологии и систематики возникает необходимость оценки генетического разнообразия популяций и филогеографических отношений внутривидовых форм и видов. Применяемые методы молекулярно-генетического анализа, включая методы электрофореза белков, гибридизации ДНК, а также широко используемые в последние годы методы PCR-анализа аминокислотных и нуклеотидных последовательностей отдельных митохондриальных и ядерных генов (не только экзонов, но и интронов), несмотря на большие ожидания, дают на основе разных молекулярных носителей весьма противоречивую информацию.

Специальные расчеты, проведенные молекулярными биологами, показали, что только при использовании не менее 20 генов оценки становятся более устойчивыми. Однако это пока большая роскошь, и использование такого числа генов для генетического сравнения встречается крайне редко. Обычно сравнивают по 3–5 особей, которые должны характеризовать подвид, вид или даже род, в лучшем случае — по 5–7 генам. Естественно, что для полноценного генетического PCR-сравнения нескольких больших популяционных выборок (по 50–100 особей), причем с анализом у каждой особи не менее 20 разных генов, пока еще нет ни технических, ни вычислительных, ни финансовых возможностей. Поэтому неудивительно, что изучение генетической гетерогенности популяций, о которой мечтали популяционные генетики в первой четверти XX в. по-прежнему недостижимая мечта. За небольшим исключением эту оценку приходится выполнять косвенными методами, пытаясь по разнообразию фенотипов судить о генетических внутри- и межпопуляционных различиях. При работе с гетерогенными природными популяциями очень трудно вычленить, какая доля их общего фенотипического разнообразия обусловлена генетическими факторами, а какая — условиями среды в процессе развития, не говоря о реализационной компоненте наблюдающейся изменчивости (Астауров, 1974; Струнников, Вышинский, 1991). В то же время представляется возможным выяснить масштабы этих явлений на относительно однородных в генетическом отношении модельных объектах — линиях лабораторных мышей.

Используя животных разных инбредных линий, заведомо генетически различных, и экспериментально изменяя условия их содержания в процессе развития, можно косвенно приблизиться к решению этой проблемы. Методологически выяснение относительной роли генотипических и средовых факторов в изменчивости конкретных признаков сводится к сопоставлению внутри- и межлинейных различий. Хотя следует помнить, что фенотипическая реакция высокоинбредных линейных животных, в силу их специфической эпигенетической конституции, теоретически должна быть более контрастной по сравнению с гетерогенными природными популяциями, где эпигенетические процессы забуферены в значительно большей степени (Grüneberg, 1963; Berry, 1963). С другой стороны, именно эти свойства линейных животных и позволяют вычленить генотипическую компоненту фенотипической изменчивости.

Возможность использования неметрических вариаций признаков скелета для изучения межлинейной дифференциации и правомерность генетической интерпретации получаемых различий была обоснована еще в работах английских генетиков 50–60-х годов XX в. и обобщена Грюнебергом (Grüneberg, 1963). Он, как уже отмечалось, сформулировал представление о пороговой «квазинепрерывной» природе этой изменчивости. Позднее Берри и Сиэл (Berry, Searle, 1963) назвали это явление «эпигенетическим полиморфизмом», подчеркивая роль эпигенетических пороговых органичений в онтогенетическом проявлении дискретных вариаций неметрических признаков. Резкие различия в частотах многих признаков между разными инбредными линиями мышей и связь их проявления с рядом крупных мутаций позволили сделать вывод о том, что рассматриваемые признаки находятся под генетическим контролем (Grüneberg, 1963). Известны попытки использовать методы количественной генетики в применении к пороговым признакам скелета, в которых показана высокая наследуемость этих вариаций (Hilborn, 1974; Self, Leamy, 1978), однако схемы количественных методов регрессионного анализа, включая регрессию потомков на среднего родителя, малоприемлемы для дискретных вариаций, имеющих пороговую природу (Mather, 1953; Мазер, Джинкс, 1985). Поэтому более правильны ранние оценки Грюнеберга, который использовал корреляцию этих вариаций с проявлением крупных мутаций, генетическая природа которых изучена в деталях. Наш подход принципиально не отличается от анализа, предложенного Грюнебергом, и в качестве реперов для оценки масштаба генетических различий используются заведомо межлинейные различия.

Решение вопроса о степени устойчивости проявления неметрических пороговых признаков к средовым воздействиям имеет принципиальное методическое значение для исследователей природных популяций и требует специальной экспериментальной проверки на модельных объектах. В этой связи

совместно с И.А. Васильевой, В.И. Стариченко и Н.М. Любашевским мы провели экспериментальное изучение влияния условий пренатального развития через изменение нейроэндокринного статуса материнского организма на изменчивость неметрических и морфометрических признаков скелета у потомства мышей линии BALB/c и сопоставили эти данные с уровнем межлинейных различий. Таким образом можно было оценить соотношение средовых и генотипических факторов в варьировании фенов неметрических пороговых признаков скелета мышевидных грызунов.

Основные эксперименты, о которых далее пойдет речь, были проведены в весенние месяцы на мышах линии BALB/c/Sto (исходный материал был получен из питомника лабораторных животных АМН СССР «Столбовая»). В качестве факторов использованы: включение в диету метилтиоурацила (МТУ-ингибитора щитовидной железы); инъекции гормональных препаратов (ПТГ-паратиреоидина и АКТГ-адренокортикотропного гормона), а также два режима охлаждения, экстремальные по отношению к природным ситуациям. Опыты поставлены на взрослых, ранее не рожавших самках (Васильев и др., 1986). Весь скелетный материал исходно классифицировали по 27 фенам неметрических признаков, которые были представлены вариациями в расположении и числе отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервов, дополнительными костными структурами, выпадениями определенных фрагментов костей, редукцией третьих верхних и нижних коренных зубов и др. (рис. 3.11). Частоты встречаемости фенов подсчитывали на левой и правой сторонах черепа отдельно как «наличие» или «отсутствие», а их встречаемость для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон (Астауров,1974; Hartman, 1980). В отдельных случаях для небилатеральных (медиальных) фенов использовали расчет частот не на сторону тела, а на особь.

Связь проявления фенов с полом, возрастом, размерами тела и друг с другом оценивали на основе расчета непараметрических коэффициентов корреляции Спирмена. После проведения такой процедуры небольшую часть признаков, проявивших сильную или среднюю значимую связь с указанными факторами, полностью исключали из дальнейшего анализа, что уменьшает вероятность получения артефактов за счет смещения оценок, обусловленных названными причинами, и повышает надежность косвенной генетической интерпретации фенетических различий. В итоге этого предварительного анализа в окончательных сравнениях использовали 25 рабочих фенов (см. рис. 3.11).

Для оценки масштаба изменений, вызванных экспериментальными (средовыми) воздействиями, провели сопоставление их с уровнем межлинейных (заведомо генотипических) различий по тем же весовым, размерным и неметрическим признакам. С этой целью изучен скелетный материал и весовые и размерные характеристики от 45-дневных животных двух других инбредных

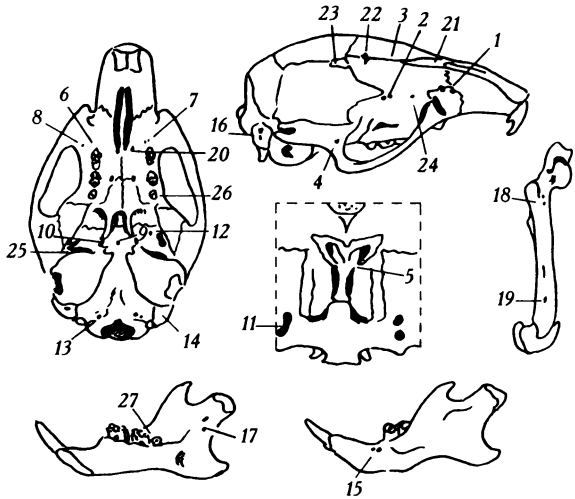


Рис. 3.11. Схема размещения фенов неметрических признаков на черепе, нижней челюсти и бедренной кости линейных мышей (по Васильев и др., 2000).
Фены: 1 — *FPodu*, 2 — *FFrdu*, 3 — *SIf1*, 4 — *FTm*, 5 — *RdMp(-)*, 6 — *FMx(-)*, 7 — *FMxdu*, 8 — *FMxII*, 9 — *FBsme*, 10 — *FAltac*, 11 — *FOv+FR*, 12 — *FRacan*, 13 — *FHgsi*, 14 — *FeMs(-)*, 15 — *FMtdu*, 16 — *FMsdu*, 17 — *FMbdu*, 18 — *FFmldu*, 19 — *FfmII*, 20 — *FMxVII*, 21 — *OIf*, 22 — *FnFr*, 23 — *OcIp*, 24 — *FFran*, 25 — *FOv+FLcla*, 26 — M^3 *(-)*, 27 — M_3*(-)*

линий: CBA/Rap и C57BL/6J/Sto, а также проанализирована выборка стока лабораторных мышей стадного разведения из питомника «Рапполово» («нелинейных»). Эти животные были изучены в осенние месяцы, что давало возможность оценить сезонные смещения в линии мышей BALB/c, эксперименты в которой проводились в весенние месяцы.

Результаты исследований показали, что потомство самок, подвергшихся каким-либо экспериментальным воздействиям, во всех группах имеет выраженную тенденцию к измельчанию (Васильев и др., 1986). Наиболее сильно это проявилось в группах «МТУ» и «ПТГ». Уменьшение массы тела в этих опытах по своему масштабу совпадает с данными Диола и Траслов (Deol, Truslove, 1957), полученными при содержании беременных самок на несбалансированной диете. При сравнении экспериментальных групп мышей BALB/c с контрольной по частотам фенов отдельных неметрических признаков только в 13 случаях из 100 обнаружено статистически значимое изменение частот, т.е. в 87,0% случаев частоты признаков оказались устойчивыми по отношению к примененным воздействиям (табл. 3.1). Расчет средних фенетических *MMD*-дистанций (по формуле Смита) между контрольной и эксперименталь-

ными группами был проведен по комплексу из 20 признаков (табл. 3.2). Однако в линии BALB/c пять признаков из 25 имеют частоту встречаемости, равную нулю, поэтому включение их в расчет оправдано лишь для сопоставления внутрилинейных дистанций с межлинейными.

Таблица 3.1. Встречаемость фенов неметрических признаков в контрольной и экспериментальной группах мышей линии BALB/c,%

Номер признака	Контроль n = 52	Экспериментальные группы				
		МТУ n = 26	АКТГ n = 90	ПТГ n = 50	Холод I n = 34	Холод II n = 96
1	21,2	26,9	7,8	10,0	8,8	13,5
2	71,2	61,3	60,0	62,0	50,0	47,9
3	3,9	23,1	4,4	4,0	5,9	2,1
4	28,8	30,8	28,9	36,0	32,4	35,4
5	0,0	7,7	12,4	0,0	5,9	3,1
6	5,8	0,0	7,8	4,0	17,6	16,7
7	26,9	23,1	17,8	16,0	14,7	17,7
8	67,3	69,2	66,7	66,0	64,7	65,6
9	50,0	53,8	80,0	64,0	64,7	58,3
10	16,0	16,7	6,9	0,0	0,0	8,3
11	16,0	8,3	19,3	14,0	12,1	10,6
12	72,5	72,0	70,8	76,0	64,7	61,1
13	40,4	38,4	51,7	35,4	38,2	54,2
15	11,5	15,4	8,9	12,0	11,8	15,8
17	34,6	30,8	43,3	38,0	47,1	29,5
18	62,2	69,2	60,0	60,0	50,0	60,4
19	68,6	61,5	73,3	64,0	73,5	62,5
20	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0
23	9,6	11,5	6,7	2,0	8,8	15,6
24	1,9	3,8	1,1	0,0	5,9	4,2

Значимые фенетические дистанции по комплексу неметрических признаков (*MMD*) были выявлены лишь при сравнении контроля с группами АКТГ (*MMD* = 0,040 ± 0,011) и Холод I (0,041 ± 0,018). Примечательно, что группа МТУ, не отличаясь от контроля, существенно удалена от всех остальных экспериментальных групп. Эти данные указывают на некоторую разнонаправленность изменения частот признаков у разных экспериментальных групп и слабую специфичность в действии факторов. Следует заметить, что наибольшая *MMD*-дистанция между контрольной и экспериментальными группами при расчете по 25 признакам составила 0,028 ± 0,011.

Таблица 3.2. Фенетические дистанции (*MMD*) по комплексу фенов неметрических признаков между контрольной и экспериментальными группами мышей линии BALB/c. В верхней треугольной матрице дистанций содержатся результаты расчетов по 20 признакам, а в нижней — усредненные среднеквадратические отклонения (*MSD*). Различия статистически значимы при *MMD* > 2*MSD*

Группа	Контроль	МТУ	АКТГ	ПТГ	Холод I	Холод II
Контроль	-	-0,003	0,041	0,022	0, 040	0,015
МТУ	0,021	-	0,037	0,049	0,051	0,036
АКТГ	0,011	0,018	-	0,030	-0,001	0,027
ПТГ	0,014	0,021	0,011	-	-0,002	0,045
Холод I	0,018	0,025	0,015	0,008	-	0,001
Холод II	0,011	0,018	0,018	0,011	0,014	-

Изменение частоты встречаемости при сравнении весенних и осенних животных отмечено лишь по трем признакам (табл. 3.3). В целом сезонные различия между контрольными группами оказались статистически недостоверными — 0,002 ± 0,011 (по 25 признакам).

Межлинейные фенетические дистанции по 25 признакам на порядок превышают максимальные различия, полученные в эксперименте, и варьируют от 0,674 ± 0,005 между BALB/c и CBA до 0,912 ± 0,005 между BALB/c и C57BL/6J. Наиболее удаленной от других оказалась линия C57BL/6J. Колония мышей стадного разведения (нелинейных) занимает промежуточное положение между всеми инбредными линиями, приближаясь к BALB/c (0,132 ± 0,005). Значительные различия между линиями CBA, BALB/c и A по частотам неметрических признаков скелета хорошо известны из литературы (Grüneberg, 1963; Howe, Parsons,1967). Сходный уровень различий обнаружил Р. Берри (Berry, 1964) при сравнении диких домовых мышей из географически удаленных районов Англии.

Поскольку наибольший интерес в данном случае представляло соотнесение размаха внутри и межлинейных различий, то для их визуализации мы провели многомерную ординацию сравниваемых выборок по частотам встречаемости фенов методом главных компонент (рис. 3.12).

На первые три главные компоненты пришлось 92,7% общей дисперсии. Вдоль первой и второй осей главных компонент наибольшие различия наблюдаются между представителями разных линий. Вдоль третьей оси, на которую приходится 7,1% дисперсии, резко уклоняется ордината нелинейных мышей. Внутрилинейные различия между экспериментальными группами оказались существенно меньше: их ординаты почти накладываются одна на другую. Однако, несмотря на достаточно сильное экспериментальное влияние на

Таблица 3.3. Встречаемость фенов неметрических признаков у линейных и нелинейных мышей (осенние выборки)

№ признака	Выборка			
	BALB/c n = 80	C57BL/6J n = 80	CBA n = 80	Нелинейные n = 80
1	17,5	16,3	12,5	13,8
2	63,8	37,5	26,3	37,5
3	17,5	80,0	10,0	20,0
4	23,8	47,5	37,5	42,5
5	5,1	100,0	12,0	31,2
6	6,3	36,3	53,8	28,6
7	33,8	2,5	1,3	5,0
8	73,8	40,0	63,8	71,3
9	42,5	7,5	84,6	12,5
10	10,3	19,0	0,0	5,2
11	32,9	3,8	75,0	35,1
12	76,3	42,5	68,8	37,5
13	48,8	32,5	15,0	41,3
14	0,0	17,5	0,0	2,6
15	15,0	37,5	16,3	11,3
16	0,0	0,0	18,8	2,6
17	36,7	2,5	8,8	17,5
18	62,0	52,5	63,8	62,5
19	53,2	45,0	90,0	43,0
20	0,0	3,8	43,8	5,0
21	0,0	85,0	85,0	0,0
22	0,0	17,5	12,5	0,0
23	6,3	0,0	0,0	1,3
24	3,8	21,3	48,8	13,8
25	0,0	20,0	0,0	0,0

нейроэндокринный статус материнского организма и соответственно условия пренатального развития потомства мышей линии BALB/c, эти воздействия не привели к существенному изменению частот фенов неметрических признаков скелета, т.е. не смогли отклонить морфогенез экспериментальных групп за пределы линии. Это свидетельствует о высокой устойчивости эпигенетической системы к сильным средовым воздействиям. Можно полагать, что в природной ситуации подобные средовые воздействия могут возникать чрезвычайно редко. Поэтому эпигенетическая система грызунов оказалась способна нивелировать и регулировать процесс развития при воздействии внешней среды в очень широких пределах.

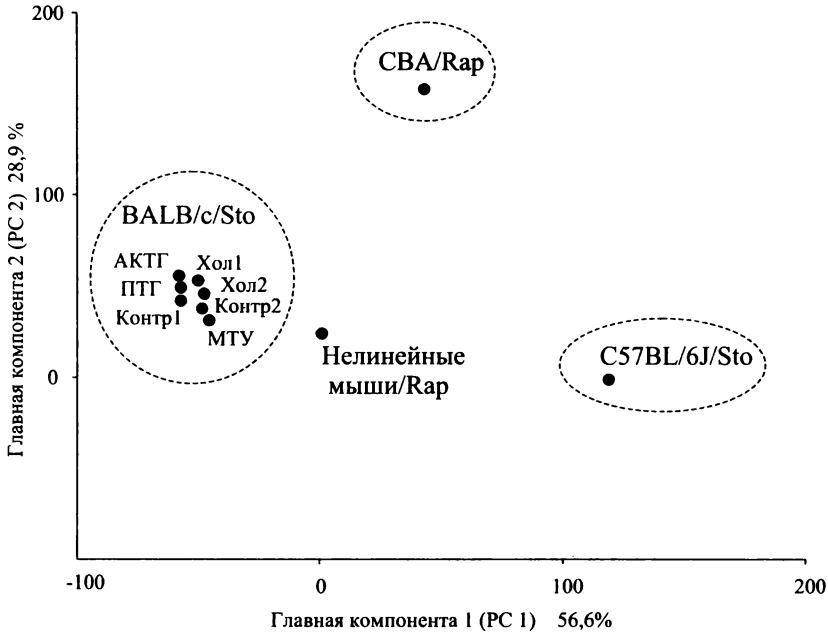


Рис. 3.12. Многомерная ординация центроидов линий мышей C57BL/6J, CBA, нелинейного рэндомбредного стока и экспериментальных групп линии BALB/c по частотам встречаемости 25 фенов неметрических признаков скелета методом главных компонент

Поскольку межлинейные различия по размаху на порядок больше, чем внутрилинейные, можно уверенно заключить, что генотипические различия в данном случае существенно выше, чем средовые. Выявленная нами относительно более высокая, чем это считалось ранее, устойчивость частот встречаемости неметрических признаков к средовым воздействиям позволяет проводить более надежную генетическую интерпретацию обнаруживаемых в природе межпопуляционных различий по комплексу фенов неметрических признаков при условии независимости их проявления от общих размеров животных.

Представляло интерес провести такую же экспериментальную проверку устойчивости фенооблика аборигенных исходных природных популяций грызунов при искусственном разведении зверьков-основателей, взятых из природы, и создании виварной лабораторной колонии. Без экспериментальной

проверки устойчивости частот встречаемости фенов в лабораторных условиях трудно судить о надежности и природе фенетических оценок при интерпретации межпопуляционных различий. Такой лабораторный анализ необходим для выработки более обоснованных количественных критериев принятия решений при попытке генетической интерпретации фенетических различий, а следовательно, возможности использования этой категории дискретных вариаций морфологических признаков для косвенной оценки генетической специфики популяционных группировок.

Для экспериментальной проверки устойчивости частот встречаемости фенов неметрических признаков черепа в 1988 г. нами была создана лабораторная колония рыжей полевки, основателей которой отловили в конце мая и начале июня в сакмарской популяции (пойменный лес р. Сакмары, окрестности г. Кувандык, Оренбургская область). Из отловленных в природе зверьков в виварии Института экологии растений и животных УрО РАН были сформированы шесть постоянных пар основателей колонии. Одна из самок уже была беременной и родила детенышей еще в дороге. Все детеныши от первого помета основателей выращивались до двухмесячного возраста (за это время полностью формируются основные дефинитивные структуры черепа). Забой животных проведен в возрасте 60–65 дней. Для дальнейшей работы использовали две серии черепов животных. Одна из них была представлена 34 экз. сеголеток, онтогенез которых протекал в условиях вивария, а другая, состоявшая из 84 сеголеток той же возрастной группы, была отловлена в сакмарской популяции во второй половине лета в местах весеннего отлова зверьков основателей виварной колонии. Таким образом, сопоставляя виварных зверьков и их сверстников из природы, мы имели возможность оценить степень смещения частот встречаемости фенов в лабораторной колонии рыжей полевки по сравнению с исходной природной популяцией.

Анализ материалов (табл. 3.4) показал, что различия проявились только по четырем признакам: 4 — наличие переднелобного отверстия, 11 — отверстие в верхней части затылочного мыщелка, а также по двум близко расположенным дискретным вариациям верхнечелюстных отверстий — 16 и 17 (рис. 3.13). Фенетическая дистанция между природной популяцией и лабораторной колонией оказалась сравнительно небольшой $MMD = 0{,}021 \pm 0{,}006$, но статистически значимой ($p < 0{,}001$).

Такой сдвиг эвивалентен средним сезонным изменениям частот, которые обычно наблюдаются между зверьками разных сезонных генераций или животными из разных микропопуляций (лучше называть их субпопуляциями), которые обитают в контрастных по условиям среды биотопах (см. материалы раздела 5.1.). Иногда такие смещения происходят в популяции в разные последовательные годы, отличающиеся по экологическим условиям: например,

Таблица 3.4. Фенетическое сравнение лабораторной колонии рыжей полевки с исходной аборигенной сакмарской популяцией (1988 г.)

№ признака	Аборигенная популяция			Лабораторная колония			*MMD*	Хи-квадрат
	K	*N*	%	*K*	*N*	%		
1	21	174	12,07	3	68	4,41	0,0488	3,40
2	38	174	21,84	8	68	11,76	0,0469	3,31
3	34	173	19,65	14	68	20,59	-0,0195	0,04
4	82	173	47,40	18	68	26,47	0,1650	9,10**
5	42	169	24,85	11	68	16,18	0,0220	2,07
6	4	171	2,34	2	68	2,94	-0,0172	0,15
7	2	169	1,18	3	67	4,48	0,0253	2,22
8	20	164	12,20	3	68	4,41	0,0507	3,45
9	4	166	2,41	3	68	4,41	-0,0052	0,74
10	31	163	19,02	14	68	20,59	-0,0186	0,09
11	125	155	80,65	64	68	94,12	0,1392	7,61**
13	84	154	54,55	38	68	55,88	-0,0204	0,03
14	51	155	32,90	21	68	30,88	-0,0194	0,07
15	77	173	44,51	21	68	30,88	0,0563	3,76
16	53	173	30,64	33	68	48,53	0,1138	6,58**
17	137	174	78,74	45	68	66,18	0,0601	3,95*
18	109	174	62,64	35	68	51,47	0,0303	2,49
19	67	174	38,51	22	68	32,35	-0,0047	0,76
20	90	174	51,72	30	68	44,12	0,0023	1,11
21	7	84	8,33	1	33	3,03	-0,0072	0,82
22	42	156	26,92	14	54	25,93	-0,0244	0,01
23	2	81	2,47	0	34	0,00	-0,0142	0,65
24	5	159	3,14	2	68	2,94	-0,0208	0,00
25	34	155	21,94	12	68	17,65	-0,0110	0,47
26	4	174	2,30	0	68	0,00	0,0170	1,84
27	1	174	0,57	2	68	2,94	0,0190	1,93
28	15	174	8,62	3	68	4,41	0,0025	1,12
29	75	174	43,10	36	68	52,94	0,0179	1,88
30	60	174	34,48	23	68	33,82	-0,0202	0,00

*Примечание: уровни значимости MMD-дистанций — * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.*

между аллохронными выборками сакмарской популяции теплого 1985 г. и холодного 1986 г. (0,029) или между различающимися по уровню численности пробами 1983 и 1984 гг. (0,019), однако они существенно ниже уровня характерных межпопуляционных различий и могут быть по своему размаху отнесены в данном случае к внутрипопуляционным.

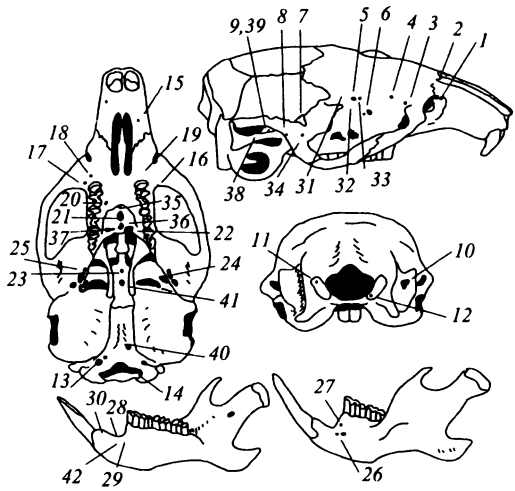


Рис. 3.13. Схема расположения фенов неметрических пороговых признаков на черепе рыжей полевки (по Васильев и др., 2000).

Фены: 1 — *FPodu*, 2 — *SNfl*, 3 — *FOran*, 4 — *FFran*, 5 — *FFrdu*, 6 — *FEtdu*,7 — *FeP*, 8 — *MeTmsu*, 9 — *MeTm(-)*, 10 — *FeMs*, 11 — *FCnsu*, 12 — *FCnif*, 13 — *FHgdu*, 14 — *FHgla*, 15 — *FPmpo*, 16 — *FMxI*, 17 — *FMxII*, 18 — *FMxIII*, 19 — *FMxIV*, 20 — *FMxV*, 21 — *FePl*, 22 — *MgPl2*, 23 — *FBsme*, 24 — *LtvFOv*, 25 — *FRacan*, 26 — *FMtdu*, 27 — *FMtsu*, 28 — *FMtme*, 29 — *FMtlg*, 30 — *FMtan*, 31 –*FFracan*, 32 — *FFracve*, 33 — *FFracpo* 34 — *FTm(-)*, 35 — *FePlan*, 36 — *FePlim*, 37 — *FePlpo*, 38 — *FBola*, 39 — *PrPgab*, 40 — *MeTmdu*, 41 — *FeBsme*, 42 — *Fmtlgdu*

Таким образом, развитие животных в резко отличающихся условиях вивария (стойловое содержание при повышенной локальной плотности, гиподинамия, регулярное стрессирование при чистке клетки и кормлении, несбалансированный по сравнению с природой рацион и др.) не привело к серьезному сдвигу частот фенов неметрических признаков. Можно отметить, что основные фенетические черты сакмарской популяции были полностью воспроизведены в лабораторной колонии, которая по комплексу частот фенов может быть безошибочно отнесена к исходной сакмарской популяции. Возможно, однако, что некоторые малообъяснимые отклонения частот фенов отдельных признаков (4 и 11) от средней нормы могут быть обусловлены эффектом принципа основателя Майра (1968), т.е. случайным подбором и тиражированием особей, носителей определенных морфозов, хотя нельзя исключить и иные варианты объяснений. Тем не менее эти отклонения мало влияют на величину средней фенетической дистанции (*MMD*), которая не превышает уровня средних сезонных или хронографических различий в одной и той же популяции.

Полученные для лабораторной колонии рыжей полевки результаты хорошо согласуются с данными экспериментальных исследований устойчивости системы неметрических признаков у линейных мышей в ответ на различные стрессирующие средовые факторы. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков у диких (гетерогенных) полевок оказываются такими же высокоустойчивыми к влиянию внешней среды, как и у инбредированных линейных животных. Следовательно, высокая устойчивость эпигенетической системы популяции, маркируемой частотами фенов пороговых неметрических признаков, к различного рода возмущающим воздействиям внешней среды обеспечивает популяции устойчивое воспроизведение особенностей фенооблика как во времени (низкий уровень хронографических различий), так и в пространстве (высокий уровень межпопуляционных различий).

Результаты проведенного эксперимента в сочетании с данными, полученными на линейных животных, позволяют интерпретировать межгрупповые различия по частотам встречаемости фенов неметрических признаков как проявление различий в организации эпигенетической системы у сравниваемых групп, а следовательно, их эпигенетической и генетической специфики. Устойчивое воспроизведение в потомстве небольшого числа пар основателей характерных фенетических особенностей (соотношения частот фенов) исходной родительской популяции, причем одновременно по большому числу признаков и в иных условиях развития, прямо указывает на высокую наследственную обусловленность формирования этой системы признаков и существование единой эпигенетической системы популяции, инвариантной для каждой особи.

3.7. Эпигенетическая система и рекурсивная программа онтогенеза

Эпигенетическая система, или эпигенотип (по Уоддингтону), на уровне отдельной клетки организма — это система функционирующего генома, включающая ядерные и неядерные ДНК, РНК и все продукты биосинтеза, которые находятся друг с другом в динамическом взаимодействии, обеспечивая устойчивость процессов жизнедеятельности, развития, деления и тканевой дифференцировки. На тканевом уровне эпигенетическая система объединяет всю совокупность активно функционирующих геномов и надгенетических (эпигенетических) продуктов внутри и вне клеточной массы, обеспечивающих тканевую дифференцировку и целостность функционирования ткани. Эпигенетическая система на уровне органов — это тоже все активно работающие клеточные геномы и их продукты внутри и между массами клеток тканей организма, обеспечивающие поток развития, поддержание целостности и функционирования органов. На уровне организма эпигенетическая система — это совокупность

активно функционирующих и взаимодействующих друг с другом геномов и их продуктов в клетках всех тканей, формирующих все органы и части организма, обеспечивающая событийный процесс развития — морфогенез, а также жизнедеятельность на всех этапах развития и участие особи в размножении.

Функционирование эпигенетической системы особи с момента образования зиготы обеспечивает эпигенез — сложнейший процесс самосборки организма с возможностью определенного выбора путей развития на каждом его иерархическом этапе относительно независимо на всех уровнях организации. Как уже отмечалось ранее, эпигенез можно определить как механизм осуществления онтогенеза. Вероятно, эпигенетические процессы и эпигенез — главные явления, которые обеспечивают существование и непрерывность Жизни. Такая постановка проблемы предполагает существование ситуативной рекурсивной эпигенетической программы развития с возможностью многочисленных разветвлений, путей продолжения и регулирования протекания всех процессов функционирования клеток.

Еще раз напомню, что эпигенез в отличие от преформистской модели развития (преформизма) является «развитием с новообразованием» (как его определил Каспар Фридрих Вольф еще в 1764 г.), т.е. каждый этап развития строится ситуативно, и появляются всегда новые, а не заложенные изначально структуры. Несмотря на это, повторяемость, иерархичность, эквифинальность и предсказуемость эпигенеза позволяют рассматривать его в некотором отношении как *рекурсивную программу* онтогенеза. Рекурсивный принцип создания компьютерных программ типичен, например, для программ, написанных на языках Паскаль, Си+ и многих других. В таких программах имеются иерархически вложенные подпрограммы, которые формируются не как линейная последовательность действий, а как заранее ожидаемая возможность неких процедур, которые могут возникнуть при определенных обстоятельствах и сами будут причиной включения или выключения других подпрограмм.

Событийное наполнение процесса онтогенеза позволяет визуализировать процесс самосборки организма в виде морфогенеза. В известном смысле можно говорить о том, что эпигенез материализуется в морфогенезе. Развитие и морфогенез параметризует не геном, а эпигенетическая система, включающая элементарные программы: создать в данный момент те или иные белки, приблизительно в нужном количестве, выключить или включить транскрибирование этой части генома и т.д. Превышение пороговых соотношений выключает или включает процесс производства — синтез нужных белков, РНК и других динамических факторов морфогенеза. Фактически функционирует рекурсивная эпигенетическая программа, которая вложена в виде генов — параметризаторов, возбуждение которых в нужное время и в нужном месте определяет выбор запуска того или иного ожидаемого блока реализации про-

граммы сборки макрофенотипа. Поэтому морфогенез — это не только механический процесс, запускаемый и контролируемый генами, а рекурсивный системный процесс, в котором присутствуют и явления механического давления клеточных масс, вызывающих те или иные события морфогенеза, и стохастика начальных условий, определяющих выбор пути развития.

В.В. Корона подчеркивал, что существует программированность морфогенеза (Корона, Васильев, 2000), и достаточное число примеров позволяет уверенно говорить об этом. Об эволюции, как явлении, основанном на бифуркации развитийных программ (bifurcations of developmental programs), писали Г. Остер и П. Олберч (Oster, Alberch, 1982). Далее мы неоднократно будем обращаться к идее программированного морфогенеза. В данном случае программированность морфогенеза хорошо согласуется с представлением о том, что эпигенез, являющийся основой морфогенеза, представляет собой именно рекурсивно функционирующую, но иерархическую программу развития и самосборки, т.е. программированность развития вовсе не отражает его жесткую детерминированность, а лишь общее направление и возможность оптимального выбора адекватных решений. При функционировании таких рекурсивных программ ожидается «эквифинальность» (Дриш, 1915) результата их работы, но заранее трудно планировать конкретный путь включения и весь набор включающихся и используемых подпрограмм. Следует еще раз подчеркнуть, что это процесс активного поиска развивающимся организмом морфогенетических компромиссов, позволяющих строить такую собственную конструкцию, которая для данных условий окажется близкой к оптимальной. Это и есть оптимальный фенотип для данной особи, однако он далеко не всегда будет оптимальным для популяции. С.С. Шварц (1968) свою идею «оптимального фенотипа» строил на том, что в популяции имеется набор генотипов, часть которых обеспечивает развитие с наименьшими потерями за счет адаптивных конструкционных особенностей и особенностей протекания процессов обмена. Опираясь на экспериментальные данные, Н.Д. Озернюк (1992) предложил принцип минимума энергии в онтогенезе, который предполагает минимизацию энергозатрат на обеспечение процессов жизнеобеспечения (E_k) и процессов адаптации к неблагоприятным условиям среды (E_a), что определяет минимизацию общих энергозатрат в процессе индивидуального развития на каждом его этапе: $E_k + E_a = \min$. Он также совместил в общей модели идею гомеоретической устойчивости развития в виде креода по Уоддингтону с предложенным принципом минимума энергии в развитии, полагая при этом, что общей чертой адаптационных процессов нужно рассматривать «расплату энергией» за приспособление к среде. Принцип Н.Д. Озернюка «минимизации энергозатрат организма на всех этапах онтогенеза» представляется весьма важным шагом вперед в понимании направленности эволюционного процесса и его экологической природы.

По мнению А.П. Расницына (1987), эволюционно более продвинутый фенотип — это тот, который обеспечивает не минимум, а максимум энергозатрат на собственное существование, поскольку имеет этот запас благодаря конструкционным особенностям и интенсивности общего обмена веществ. Если сравнить приблизительно равных по массе крокодила и льва, зная, что лев эволюционно более прогрессивен как живая система, то на поддержание собственного существования этим близким по массе организмам понадобится разное количество пищи и соответственно энергии (Расницын, 1987). Крокодил, как пойкилотермное существо, будет жить и питаться значительно экономнее, чем лев, которому для поддержания гомотермии и свойств обмена понадобится потратить значительно больший объем пищи, а следовательно, и энергии. При этом оба экстремума энергозатрат: минимальный и максимальный, можно считать оптимальными, поскольку обе формы далеки от вымирания.

Возвращаясь к обсуждаемой проблеме, можно утверждать, что в популяции может быть не один, а несколько оптимальных фенотипов (адаптивных норм по И.И. Шмальгаузену), которые обеспечат за счет стабилизирующего отбора поддержание соответствующих им дискретных путей развития. Более того, для популяции это может быть выгодно, поскольку позволит как экономить недостающие, так и тратить избыточные ресурсы. В любом случае оптимальность фенотипа означает такое его устройство, которое по сравнению с другими фенотипами обеспечивает ему некоторый запас бюджета времени-энергии (Кряжимский, 1988; Озернюк, 1992). Следует заметить, что существует иерархия различных компонент энергетического бюджета, которую Ф.В. Кряжимский (1998) графически представил как систему вложенных блоков (рис. 3.14).

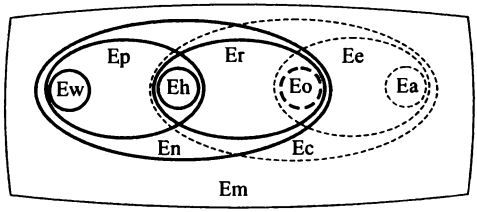


Рис. 3.14. Структура энергетического бюджета по Ф.В. Кряжимскому (1998).
Вся метаболизируемая энергия — Em иерархически представлена вложенными компонентами энергии: Ec — катаболизированной; En — величина чистого прихода энергии; Ew — величина энергетического дисбаланса (энергия, аккумулирующаяся в биомассе новых тканей); Ea — затраты на локомоцию; Ep — продуктивная энергия; Ee- энергией самоподдержания (существования); Er — суточная величина обмена в покое; Eo — энергозатарты на поддержание организма в покое; Eh — энергия скрытых процессов на синтез новых тканей и развитие. Сплошной линией выделены «статьи бюджета» энергии, идущие на процессы развития, роста и поддержания развивающегося организма, а штриховой — на остальные, в том числе базовые обменные процессы

Согласно взглядам Ф.В. Кряжимского, структура энергетического бюджета животных при наибольшей эффективности метаболизма из-за действия законов термодинамики и функциональных связей между разными энергетическими потребнностями является целостной, неразделимой и взаимообусловленной. Поэтому критерий оптимальности структуры энергобюджета должен быть композиционным — множественным. Требование максимальной эффективности энергообмена будет соблюдаться, если поток энергии через организм при данных условиях сохраняется максимально интенсивным. При моделировании этих взаимозависимостей энергобюджета он показал, что энергетические характеристики должны быть пропорциональны базовой величине обмена поддержания. Если, допустим, общая базовая величина обмена возрастает, то при этом может вынужденно возрастать и локомоторная деятельность для сброса излишка энергии по соответствующей статье энергобюджета (даже если в движении ситуативно нет большой необходимости) или часть энергии депонируется в новых тканях. Вероятно, этим могут быть обусловлены и некоторые автоматизмы развития, связанные с движениями эмбриона, которые в свою очередь стимулируют развитийные процессы. Взрослые животные с наиболее эффективным (оптимальным) бюджетом энергии могут иметь наибольшие индивидуальные участки, быть способными к более дальним миграциям или к активному генеративному или игровому поведению.

В конкретной ситуации в популяции может быть реализован некий класс объектов, развивающихся по такой траектории развития, которая действительно может быть близка к оптимальной для данных условий. Это будет означать, что у данной группы особей будет реализована такая структурно-функциональная организация (биоконструкция) фенотипов, которая обеспечит индивидуальную экономию энергетических и иных ресурсов (включая ресурсы бюджета времени-энергии), т.е. создаст некий страховочный энергетический и ресурсный запас на непредвиденные ситуации изменения условий среды обитания. В свою очередь группа индивидуумов, реализовавших данную траекторию развития, получит большую возможность активно противостоять давлению среды, а следовательно, оставить более многочисленное и/или более полноценное потомство в сложившихся экологических условиях. Среди них значительная часть особей может иметь более жестко зарегулированный эпигенетическими порогами определенный вариант программы развития, при котором данный путь развития будет реализовываться с большей вероятностью, чем остальные. Так будет формироваться общий для популяции спектр возможных путей развития (рекурсивных подпрограмм морфогенеза), главным из которых будет одна или несколько адаптивных норм.

3.8. Проблема связи ген–признак

Невероятная сложность процесса развития «оттолкнула» многих отцов генетики от весьма своевременно возникшей феногенетики В. Геккера (Haecker, 1918, 1925). Проще было просто исключить «индивидуальное развитие» как некую досадную помеху из рассуждений и от генов сразу шагнуть к дефинитивным признакам взрослого организма — к фенотипу. Исключение «развитийной компоненты» неизбежно отбросило и необходимость рассмотрения паттерна условий развития — «экологической компоненты», а «модификации», о которых речь шла выше, стали учитывать лишь для того, чтобы вместе с ошибкой измерения отбросить и их как очередную досадную помеху, возникающую при оценке «генетической компоненты» изменчивости. Еще раз подчеркнем, что во главу угла в СТЭ поставили «мутации», которые, как оказалось, далеко не бесконечны и ограничены, часто повторялись и выглядели в большинстве точно так же, как и многие «модификации» — «фенокопии» (Goldschmidt, 1940). Мутации одновременно рассматривались и как морфоз, и как его молекулярно-генетическая причина. Многие авторы отмечали подмену в этих случаях действующего фактора его эффектом, и наоборот, эффекта фактором. Хорошо известна критика рассуждений о прямой связи «ген-признак» (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966), а также селекции случайных мелких мутаций, как магистрального пути эволюции (Мейен, 1975, 1988), или, напротив, сальтационных макромутаций — как невероятно удачных совпадений и угадываний мутантом новой среды (Чайковский, 1990). Под новой удачно угаданной мутантом средой при этом понимается ценотическая роль будущей популяции, шлейф ее адаптаций к новой среде, способность утилизации ресурсов, фенология и физиология размножения и др., что представляется крайне маловероятным. Все эти важные аспекты, по-прежнему актуальны и практически не решены. Ключевым из них следует считать проблему связи «ген-признак».

Миф о том, что конкретный ген порождает конкретный признак взрослого организма, весьма живуч. Однако до сих пор, несмотря на многочисленные примеры определенного влияния изменений строения тех или иных генов на структуру и функцию белков, некоторые свойства клеток и даже морфогенез, существует огромный пробел в понимании связи между генами и морфогенетическими процессами, ведущими к формированию тех или иных фенотипических структур. По словам И.Р. Пригожина и И. Стенгерс (1986, с. 234), «...проблема биологического порядка включает в себя переход от молекулярной активности к надмолекулярному порядку в клетках. Эта проблема далека от своего решения». В то же время вполне очевидно, что в целом связь между генами и биологическими структурами, возникающими в процессе индивидуального развития, несомненно существует (и это обстоятельство вряд ли кто-то оспарива-

ет), однако как осуществляется взаимодействие между генами (тренскрипционными единицами генома) и сложными морфогенетическими процессами, а также какова их природа пока не ясно. Известные сегодня модели феноменологичны, наглядны, убедительны, но не могут объяснить во всей полноте природу и иерархию линейных и нелинейных связей в морфогенезе (Чураев, 1975, 2005; Salazar-Ciudad et al., 2001a,b; Salazar-Ciudad, Jernvall, 2002, 2004; Черданцев, 2003). Использование холистических представлений Уоддингтона о том, что работает весь эпигенотип, а все гены обусловливают в той или иной степени все признаки, также ничего пока не прояснило. Однако эпигенетическая схема морфогенеза по Уоддингтону представляется более гибкой и надежной, чем жесткая детерминистская и редукционистская схема Моргана.

С другой стороны, как уже отмечалось, морфозы, далеко уклоняющиеся от нормы, а поэтому весьма редкие, часто без особых процедур скрещиваний генетики называют «мутациями». В тех немногочисленных по отношению к числу видов случаях (но не в селекционных работах), когда скрещивания особей из природных популяций специально проводили с целью генетического анализа, т.е. изучения характера наследования некоего признака или определения числа генов, которые его «детерминируют», важным являлось обеспечение строгого наследования отдельного состояния признака (устойчивого воспроизведения его потомками). Данное состояние признака сразу называлось фенотипом (приравнивалось к его многомерному облику). Оно длительно, т.е. в течение ряда поколений могло поддерживаться в «гомозиготе» (по данному аллелю, поскольку иной трактовки не предполагается). При такой предварительной «чистке» и «гомозиготизации», т.е. определенной системе скрещиваний, экспериментаторами создаются сублинии, в которых параллельно ведется искусственный отбор по фенотипам. Это приводит к тому, что признак начинает устойчиво воспроизводиться потомками, и его развитие все более канализируется. Устойчивое воспроизведение признака потомками при разных условиях развития и является, по М.А. Шишкину (1984 б, 1988), наследованием признака. Выбираются устойчивые морфогенетические (онтогенетические) траектории, с большой вероятностью приводящие к появлению данного признака («фенотипа»). При такой канализации развития происходит неизбежная деформация развитийной системы в направлении реализации данного состояния признака. По модели-аналогии К.Х. Уоддингтона происходит углубление канала эпигенетического ландшафта, не позволяющее в ходе развития переключиться на альтернативный путь морфогенеза. Естественно, что за такое углубление отвечает значительная часть эпигенотипа (взаимодействующие друг с другом модули генома и его продукты в ходе развития), а не какой-то один аллель (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). Хотя именно этот аллель, как нелинейный геном-параметризатор (Белоусов, 1987) развития дан-

ного признака, скорее всего, будет той самой заклинившей стрелкой, по вине которой станет виноват морфогенез-стрелочник, пустивший развитийный поезд по другому пути или под откос.

Измененные после такого отбора на «чистоту» состояний признаков гомозиготизированные «чистые» линии будут подвергнуты скрещиванию. В итоге в первом поколении образуется гибридная эпигенетическая система, которая должна содержать целые «развитийные блоки»- модули в виде отдельных фрагментов зарегулированных отрезков развития (о блочной природе организации генома в последние годы много пишут: см. Ратнер, 2001; Инге-Вечтомов, 2004). Морфогенез в этой системе, естественно, не будет строго канализован гибридным эпигенотипом, и у гибридов будут «спонтанно» проявляться всевозможные еще незарегулированные альтернативные пути развития. Гибридная система в таком виде представляет собой сборку из двух родительских эпигенотипов, один из которых обеспечивает в эпигенетическом ландшафте появление данного стазиса признака (своеобразную эпигенетическую долину), а другой — его отсутствие (аналог запирающей канал развития эпигенетической горы). Подобная сборка неизбежно даст либо промежуточный вариант состояния признака (эпигенетическое плато), что очень часто наблюдается на практике, либо один из родительских вариантов будет доминировать.

Если «эпигенетический ландшафт» исходных форм проследить теперь у гибридов, то он будет иметь вид мозаики (по одним свойствам будут зарегулированы свойства одной формы, а по другим — другой). В первом поколении неизбежно, из-за большого исходного эпигенетического различия между исходными «чистыми линиями», в объединенной эпигенетической модели развития будет доминировать (зарегулированно проявляться) соответствующее фенотипическое свойство. Допустим, что мы имели редкий вариант строения *A* и более частый *B* в одной популяции, а в другой географически удаленной популяции, напротив, редким был вариант *B*, а частым и обычным вариант *A*. Теперь проведем длительную селекцию для того, чтобы в потомстве первой популяции всегда проявлялось свойство *B* (этот вариант здесь «обычно» доминирует). В другой популяции отберем аналогичным образом устойчивое воспроизводство варианта *A* (он здесь тоже встречается исходно часто). После этого проведем скрещивание полученных вариантов. Возникнет гибридный эпигенетический ландшафт, где в первом поколении конфигурационно не могут быть сформированы два доминирующих канала, регулирующих развитие одной и той же структуры (но разных ее вариантов строения). Поэтому в первом поколении неизбежно будет реализован тот путь развития, который в процессе морфогенеза начинает эпигенетически и событийно регулироваться раньше, т.е. более стабилизирован (возможно, возник раньше или подвергался более жесткому отбору). Этот путь и будет приводить к доминированию только одного из двух исходных пу-

тей развития в первом поколении. Возможно, именно таким образом может выглядеть эпигенетический механизм, объясняющий доминирование, которое обнаружил Грегор Мендель в отношении формы горошин (это не касается признаков их окраски). После скрещивания гибридов первого поколения, т.е. во втором поколении, возникнет компромиссный эпигенетический ландшафт, представляющий собой некое компромиссное взаимодействие и усреднение обоих эпигенетических ландшафтов исходных линий. Новый ландшафт уже будет содержать возможности реализовать оба пути развития, которые приводят к обоим вариантам структуры — *A* и *B*. Легко можно предположить и частотное воплощение 3: 1, а также любое иное, которое будет зависеть от параметризации развития гибридным геномом. Аллель-»стрелочник», переключающий процесс развития в этой новой гибридной генетической среде, будет осуществлять нелинейное воздействие на морфогенез признака, вызывая его проявление в фенотипе в близком соответствии с одной из вероятностей, вытекающей, например, из законов Менделя.

На молекулярно-генетическом уровне законы Менделя, по-видимому, «обязаны работать», поскольку гены — это гомологичные антимерные участки ДНК, которые бинарно представлены у каждой особи и должны передаваться благодаря законам комбинаторики в соответствии с биномом Ньютона. Однако трудно представить, что от работы одного небольшого участка ДНК внутри клетки будет детерминироваться весь процесс морфогенеза, ведущий к закладке той или иной макроструктуры. Странно, что за многие десятилетия у генетиков почти не возникало серьезных сомнений в реальности связи молекулы ДНК, информационно обеспечивающей жизнедеятельность одной клетки, с экспрессией того или иного морфоза, возникающего на уровне целого фенотипа. Связь примерно такая же, как между формой кирпича и финальным зданием, возникшим по воле архитектора с учетом нюансов реализации его замысла строителями. Конечно, если кирпич имеет такую форму, что из него трудно построить здание, то это существенно повлияет на процесс сборки. Однако форма окон и крыши не может быть этим полностью детерминирована. В этой связи важно напомнить вывод, сделанный А.А. Любищевым (1982, с. 229): «Современные биологи — представители СТЭ, генетики и молекулярной биологии — повторяют все ошибки Кельвина: чрезмерное доверие к эксперименту, игнорирование данных, лежащих вне эксперимента и всех тех возражений, которые выдвигались выдающимися учеными против редукционистской догматики» и далее: «Не уподобляются ли все догматические редукционисты тому госамскому мудрецу, который продавал дом и принес кирпич в качестве образца» (с. 231).

В то же время в последние годы при использовании методики «нокаута» (knock-out) генов получены прямые доказательства локальной регуляции мор-

фогенеза некоторых структур скелета. Гены и генные каскады регулируют сходным образом формирование так называемых конденсаций клеток или морфогенетических единиц (Hall, Miyake, 2000). Эксперименты по «нокауту» генов на линиях мышей показали, что ряд генов (goosecoid, TGFβ-2, Msx-1 и некоторых других) действует только на отдельные морфогенетические единицы (аггрегации или объединения клеток), вызывая у них сходные изменения (MacDonald, Hall, 2001). Мыши, у которых «нокауту» был подвергнут ген Msx-1, не формировали зубы и связанные с ними костные альвеолы, т.е. ген Msx-1 необходим для формирования альвеолярных морфогенетических единиц. При «нокауте» гена goosecoid происходит резкое уменьшение дефинитивных размеров углового и венечного отростков нижнечелюстной кости, но этот ген не влияет на развитие сочленовного отростка, т.е. goosecoid необходим для нормального развития двух конкретных отростков. Если подвергнуть «нокауту» ген TGFβ-2, то у мышей не закладываются все три отростка. Из этих экспериментальных данных Б.К. Халл (Hall, 2003) делает вывод о том, что морфогенез и рост морфогенетических единиц нижнечелюстной кости находятся под раздельным генным контролем. Непосредственное действие генов goosecoid, TGFβ-2 и Msx-1 на скелетогенные клетки было показано на многих линиях мышей (однако не на всех, хотя большее число линий относится к одному виду *Mus musculus*).

Химерные эмбрионы мышей, полученные при смешивании экспрессирующих и не содержащих ген goosecoid клеток, имели такие же дефекты носовой полости и нижней челюсти, как и мутанты, у которых goosecoid был подвергнут «нокауту». Причем у химерных мышей эти морфогенетические эффекты были выражены пропорционально доле клеток, исходно содержащих и не содержащих данный ген (Hall, 2003). Таким образом, необходимо заключить, что наличие непосредственной связи экспресии конкретных генов с морфогенезом определенных макроструктур фенотипа строго доказано. Тем не менее Б.К. Халл подчеркивает, что пока неясно, как осуществляется влияние генов goosecoid, TGFβ-2 и Msx-1 на развитие морфогенетических единиц скелета. Поскольку есть все основания считать, что они влияют и на действие формирующихся мышц, эффект воздействия может носить эпигенетический характер. Об этом важно помнить, поскольку до сих пор неясно, как непосредственный генетический контроль сочетается с эпигенетическими сигналами при морфогенетических закладках определенных структур.

Б.К. Халл считает, что на клеточном уровне фундаментальными развитийными и селективными единицами (морфогенетическими единицами) являются конденсации клеток (модули), которые обеспечивают промежуточные взаимодействия как между генотипом и фенотипом, так и эволюционные развитийные механизмы. Он полагает, что как внутренние, так и наружные развитийные процес-

сы действуют на конденсации клеток для модуляции морфогенетических изменений в процессе онтогенеза и филогенеза. Вероятно, роль эпигенетических процессов в морфогенезе еще предстоит изучить и оценить. Можно полагать, что эта роль велика, поскольку у одной и той же особи могут на разных сторонах тела одновременно и проявиться и не проявиться соответствующие антимерные модульные структуры — фены (аналогичные описанным выше проявлению или непроявлению отростков нижней челюсти). Все это позволяет считать, что гены и признаки связаны весьма опосредованно и, как правило, нежестко.

Существует довольно много соображений и фактов, доказывающих, с одной стороны, отсутствие жесткой детерминации генотипом фенотипа, а с другой, реальность существования регулирующей (параметризующей) развитие эпигенетической системы. Рассмотрим некоторые из этих аргументов.

1). *Фенотипическая изменчивость по представлениям многих генетиков существенно меньше генотипической.* Феномен известнен со времен работ четвериковской школы московских генетиков, и, особенно, из работ Н.В. Тимофеева-Ресовского и вынуждает полагать, что существует регулирующая развитие система (эпигенетическая система), не позволяющая проявиться всему генотипически возможному в фенотипе. Данные соображения были отражены И.И. Шмальгаузеном в представлении о стабилизации адаптивной нормы и легли в основу эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина.

2). *В условиях «провокационного фона» (экстремально измененных условий развития) проявляется широкий, скрытый в норме спектр фенотипической изменчивости (мобилизационный резерв изменчивости).* Данное явление известно из исследований С.М. Гершензона, а также было экспериментально доказано Н.В. Глотовым. Фактически этот аспект вытекает из предыдущего и также указывает на регуляцию развития в норме, но неспособность регулировать развитие в экстремальных условиях.

3). Поскольку генетика утверждает, что нет двух полностью идентичных генотипов из-за существования соматических мутаций, а мутации — это генетические изменения особей, то формально (по М.А. Шишкину) все особи по отношению друг к другу, строго исходя из генетических определений, являются мутантными. Из этого следует, что *«нормальных» в генетическом отношении особей вида быть вообще не может, все они в генетическом отношении «мутанты». Каким же образом в ходе развития в популяциях формируются и воспроизводятся из поколения в поколение, как правило, фенотипически нормальные и сходные особи?* Это возможно только за счет существования единой регуляторной эпигенетической системы, обусловливающей морфогенетический процесс, и отсутствия жесткой связи между фенотипом и генотипом.

4). *Факт широкого распространения феномена флуктуирующей асимметрии билатеральных структур сам по себе допускает отсутствие жест-*

кой детерминации генотипом структур в развитии. Это явление было экспериментально изучено Б.Л. Астауровым (1974), который подчеркивал, что «...не может возникнуть никаких сомнений в том, что генотипическая структура обеих половинок одной и той же особи одинакова; в то же время трудно предположить, что различные стороны одной и той же особи вполне независимо друг от друга испытывают влияние каких-то обусловливающих проявление внешних условий» (с. 39). Исходя из экспериментальных исследований проявления мутации tetraptera у дрозофил, он, как уже отмечалось, пришел к выводу, что в основе этого феномена лежит особая изменчивость, которую позднее назвали реализационная изменчивость (Струнников, Вышинский, 1991).

5). *Проявление реализационной изменчивости, которая не связана ни с генотипом, ни с условиями внешней среды, а обусловлена, по мнению Б.Л. Астаурова, открывшего это явление в конце 20-х годов XX в., механикой развития*. Данное явление прямо указывает на отсутствие однозначной связи между генами — параметризаторами (в понимании Л.В. Белоусова) и дискретными вариациями признаков и хорошо согласуется с представлениями о существовании эпигенетической системы, которая порождает такого рода внутрииндивидуальную изменчивость. Это соответствует и свойствам диссипативных структур, позволяющих при заданных значениях параметра параллельно реализовать несколько устойчивых состояний системы.

6). *Флуктуирующая асимметрия у однояйцевых и разнояйцевых «близнецов» проявляется практически на том же самом уровне, что подтверждает независимость реализационной изменчивости от генотипа и косвенно указывает на существование регулирующей развитие эпигенетической системы*. Проявление независимости реализации признака на разных сторонах особи, т.е. корреляция проявления признака на сторонах, близкая к нулю и соответствующая максимальному проявлению флуктуирующей асимметрии, указывают на существование единой, параметризующей развитие обеих сторон особи, эпигенетической системы.

7). *Понятие «широта (ширина) нормы реакции» подчеркивает возможные пределы регуляторных возможностей эпигенетической системы при развитии того или иного признака.* Существование модификационной изменчивости как явления указывает на то, что возможна системная, адекватная требованиям среды, регуляция развития с выбором того или иного пути развития.

8). *Явление фенокопий и генокопий доказывает первичность эпигенетической системы развития, обусловливающей их реализацию в фенотипе, и вторичность среды и генотипа в процессах регуляции развития*. Сходство развитийных реакций у разных особей (=генотипов) популяции, независимо от их наследственной зарегулированности, предполагает, что они имеют общую системную организацию (параметризуются сходным образом).

9). *Наличие промежуточной (близкой к 50%) встречаемости фенов неметрических признаков скелета в высокоинбредных гомозиготизированных линиях мышей малообъяснимо в случае реальности модели сравнительно жесткой генетической детерминации признаков*. Если бы существовала жесткая детерминация фенотипа генотипом, этого не могло бы произойти, и преобладающая часть особей всегда проявляла бы одно состояние признака — определенный фен.

10). *При наличии жесткой связи гена и признака или генотипа и фенотипа сложно объяснить эксперименты Г.Х. Шапошникова по искусственному формированию за один сезон «рас» из клональных потомков тлей при культивировании на чужих растениях-хозяевах.* Эксперименты доказывают, что идет отбор активированных морфозов, а не генотипов, так как генотипы практически одинаковы. Открытый позже феномен эндомейоза, наблюдающийся у клональных тлей, не может объяснить такой высокий темп и направленность фенотипических преобразований, выявленный в опытах Г.Х. Шапошникова (1966): за короткий срок у представителей исходной «расы» стабилизируется устойчивое воспроизведение морфологического облика другой «расы» при перенесении исходных тлей на ее растение-хозяина. Те же эффекты, по-видимому, наблюдались в экспериментах К.Х. Уоддингтона по генетической ассимиляции признака, а также в опытах Л.А. Васильевой с коллегами по влиянию тяжелого теплового шока в сублиниях дрозофил, маркированных мутацией ri (radius incompletus).

11). *Многие «хорошие» с точки зрения популяционной генетики мутации при определенных условиях среды в гомозиготных по ним сублиниях полностью или почти полностью могут не проявляються в фенотипе*. С точки зрения эмбриолога и/или морфолога выделенные генетиками мутации — это, как правило, морфозы, обычно резко бросающиеся в глаза, т.е. нарушения морфогенеза, проявляющиеся в чистой линии почти регулярно. Однако при определенных средовых условиях такие морфозы в гомозиготной чистой линии могут почти не проявляться, как например известная мутация Bar при определенной температуре развития.

12). *Очень малые молекулярно-генетические различия между близкими видами могут сопровождаться чудовищными различиями в их форме и размерах*. Например, такие эффекты известны для галапагосских черепах, для Дарвиновых вьюрков. Молекулярно-генетические различия между человеком и ближайшими к нему видами современных гоминид чрезвычайно малы, тогда как морфологические и физиологические крайне велики. Сходство структур ДНК, не сопровождающееся фенотипическим сходством, указывает на то, что причина этого заключается не в молекулярно-генетической структуре, а в работе эпигенотипа, в специфике функциони-

рования эпигенетической системы, и свидетельствует об огромной роли регуляторной эпигенетической системы в формообразовании и географическом видообразовании.

13). *Существенные молекулярно-генетические различия между видами-двойниками сопровождаются их высоким фенотипическим сходством.* В данном случае нельзя говорить о том, что наблюдаются пропорциональность генотипических и фенотипических различий и линейная связь между генотипом и фенотипом.

14). *Инвариантность свойств генов при разных вариантах скрещиваний не сохраняется, а свойства генов зависят от их генетического окружения (генетической среды).* Большинство генетиков считали и считают, что эти ранние представления, положенные в основу многих популяционно-генетических моделей, являются явным упрощением (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Левонтин, 1978).

15). *C- и G-парадоксы, открытые недавно молекулярными биологами как проявление кратных различий в числе генов и пар нуклеотидов в геномах у близких видов эукариот, а также отсутствие у них корреляции между этими характеристиками и сложностью фенотипа прямо указывают на отсутствие жесткой связи между генами и признаками, или генотипом и фенотипом.*

Этот список можно продолжать, но уже перечисленных аргументов на мой взгляд, вполне достаточно, чтобы нелинейность отношений между генами и признаками стала очевидной. Наибольшая проблема связи гена и признака состоит в том, что геном, исходно одинаковый для всех клеток организма, должен проявить свое параметризующее влияние на морфогенез, который осуществляется как надклеточный макропроцесс, т.е. на иерархически более высоком уровне. Промежуточные фазы между тотипотентным молекулярным геномом клетки и геномом, функционально измененным при дифференцировке тканей, не связывают напрямую молекулярные процессы, происходящие внутри клеток, и макропроцессы, характеризующие аллометрический рост органов за счет различных векторов нарастания клеточной массы дифференцирующихся тканей, формирующих эти органы. Макрофенотип («феном»), т.е. то, что характеризует в структурном и размерном отношении весь организм в процессе морфогенеза или на дефинитивной стадии его развития во взрослом состоянии, с позиций генетики, прослеживающей молекулярную основу становления фенотипа, почти не предсказуем. Становится ясно, что связь между генами и фенами неметрических признаков, или генотипом и фенотипом, не является строго однозначной. Более подробно эти нелинейные процессы организации развитийных систем будут рассмотрены в следующей главе.

3.9. Две фазы фенетического исследования и соотношение понятий «изменчивость» и «биоразнообразие» на популяционном уровне

Сразу определим некоторую терминологическую разницу использования понятий «фенотипический» и «фенетический» по отношению к явлению биологического разнообразия. Если несколько перефразировать классическое определение В. Иоганнсена, то фенотип можно рассматривать как некий динамический результат развития (эпигенеза — развития с новообразованием), продукт взаимодействия эпигенотипа с условиями развития особи. В таком понимании он относится к характеристике всех структур и функций отдельных особей, является элементом описания индивидуальной изменчивости или элементарного, т.е. в собственном смысле слова, фенотипического разнообразия. Однако очевидно, что как нет двух одинаковых генотипов, так в идеале нет и двух полностью одинаковых фенотипов, включая однояйцевых, партеногенетических и клональных «близнецов». Поэтому одновременно уменьшая полноту описания фенотипа до использования отдельных признаков и их вариаций, что обычно и наблюдается на практике, и поднимаясь на уровень группового и межгруппового анализа индивидуальной изменчивости, мы переходим к *фенетическому* описанию популяций, выявлению их фенетического разнообразия. Таким образом, термины «фенотипический» и «фенетический», хотя на первый взгляд почти и синонимы, отражают два разных аспекта, две разных плоскости проблемы. Фенотип — это целостное проявление всех свойств особи, полное описание которых почти недостижимая, идеальная задача, но, используя методологию фенетики, 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.

Фенетика оперирует признаками и их вариациями на популяционном (групповом) уровне и фактически описывает фенетическое разнообразие как по качественным, так и по количественным признакам. Следовательно, изучение фенетического разнообразия есть реальный путь к описанию фенотипического разнообразия. Образно говоря, это редукционизм на службе у композиционизма. Хорошо понятно, что синтез невозможен без анализа: описание целостного фенотипа нереально без разложения его на элементарные признаки и их состояния. Исходя из этого в фенетическом исследовании можно выделить две фазы: 1 — аналитическую, когда фенотип для своего описания редуцируется до совокупности отдельных признаков и их состояний; 2 — синтетическую, когда по отдельным признакам делается попытка многомерного

воссоздания целостных фенотипов, которые затем группируются в классы сходных фенотипов по тем или иным биологическим отношениям.

Ранее В.Н. Беклемишев (1994) рассматривал эти два важных аспекта морфологического исследования соответственно как тектологический и архитектонический подходы. Тектологическая фаза морфологического исследования подразумевает поиск в объекте повторяющихся в пространстве или времени частей и их классификацию по сходству и различию (Беклемишев, 1994, с. 71): «Тектология отыскивает сходные части, т.е. структурные единицы, из которых оно /целое/ слагается, и описывает их на основе сходств и отличий; тектология есть прежде всего систематика частей в пределах целого; и если притом она отвлечется от существования целого — она становится просто систематикой организмов соответствующего порядка». Архитектоническая фаза после того, как будет создана система «подчиненных частей», предполагает, что мы «стараемся найти их общее расположение, общий план Целого и указать место каждой из частей в пределах этого плана, таким образом реконструируем целое» (Там же, с. 75). Очевидно, что фенетическое исследование и предполагает два взаимосвязанных стазиса: тектологический и архитектонический, которые друг друга дополняют так же, как анализ и синтез. Понятия морфологии: «тектология» и «архитектоника» по своему содержанию и нацеленности значительно глубже, чем только две стороны фенетического анализа, но в фенетике, действительно, следует рассматривать тектологический и архитектонический аспекты исследования.

Первая аналитическая (тектологическая) фаза фенетического исследования может не завершаться второй. В этом случае отдельно взятые признаки многослойно маркируют разнообразие фенотипов в популяциях, и при пространственно-географическом анализе возникает так называемая проблема «слоеного пирога», когда разные признаки «помечают» разные совокупности особей. Этот прием анализа, несмотря на сложности практического применения и использования, дает неожиданно интересный эволюционно-экологический «выход»: позволяет выявлять пространственные агрегации родственных особей разного уровня биохорологической иерархии. Основой для такого анализа являются фены «разного масштаба» (по терминологии А.В. Яблокова и А.С. Баранова).

Прекрасным примером этого сложного, но перспективного эволюционно-экологического анализа в рамках возможностей фенетики является изучение фенов рисунка и окраски прыткой ящерицы, проведенное А.В. Яблоковым, А.С. Барановым и А.С. Розановым (1981 а, б, в). Авторы изучали популяционную структуру прыткой ящерицы в течение многих лет на стационарных площадках на большой сплошной территории, где проводилось картирование поимок особей и изучались пространственное распределение и частоты встречаемости более сотни фенов-маркеров, относящихся к особенностям

паттерна окраски и фолидоза ящериц. В результате были выделены биохорологические группировки пяти уровней естественной иерархии. Минимальное объединение особей — семья, временная агрегация с длительностью существования 1–2 поколения (уровень обмена особями между ними более 50% на поколение). Группа семей объединяется в дем и может существовать несколько поколений. Более высокий уровень — группа демов, где обмен составляет лишь 3–4% особей на поколение. Такое объединение может, по мнению исследователей, существовать десятки поколений. Далее идет объединенная группа демов, или популяция, между которыми обмен особями не превышает сотых долей процента на поколение, а ориентировочная длительность существования — сотни поколений. Предполагается и более высокий уровень структурированности — группа родственных популяций. Авторы полагают, что уже третий уровень — группа демов, или популяция, может считаться достаточно сбалансированной генетической системой и это подтверждает наличие промежуточных «гибридных» зон на границе объединений (Яблоков и др., 1981в). Необычное фенетическое разнообразие на таких участках рассматривается как результат нарушения сбалансированных генных систем при их взаимодействии.

Аналогичные результаты получены для растений. А.И. Видякин (2004) изучил популяционную структуру сосны по совокупности признаков генеративных органов и их дискретных состояний — фенов. При этом он рассматривал форму, размеры и структуру шишек, а также их частей. Изучал окраску и строение семян, микростробилов и апофизов чешуй. В пределах ареала им обследовано более 200 опытных участков, на которых проанализировано более 100 000 генеративных органов по 10 промерам и 7 индексам шишек, семян и чешуй, а также по 13 дискретным фенам. Было показано, что форма шишек и их частей, оцениваемых индексами, стабильна как в разные годы, так и в кроне дерева, т.е. устойчиво наследуется. Затем, опираясь на работы И.В. Петровой и С.Н. Санникова (Петрова и др., 1989; Петрова, 2002), А.И. Видякин использовал смежные болотные и суходольные группировки сосны как заведомо разные популяции, а признаки, различающие эти популяции, рассматривал как характеризующие популяционный уровень различий. Напротив, по тем признакам, которые не изменялись, характеризовался надпопуляционный уровень. Оказалось, что популяционный масштаб позволяют оценить фены окраски первого и третьего слоя семян, типа развития апофиза, окраски шишек и микростробил. Фены окраски второго слоя семян, индексы формы шишек, формы семенного крылышка и семян, а также числа семядолей могут рассматриваться как маркеры различий надпопуляционного масштаба.

А.И. Видякин локализовал на карте частоты признаков-меркеров для всех изученных выборок. Первыми на карте были размещены частоты фена отсутствия третьего слоя окраски семян, а смежные выборки со сходными частотами

оконтурены. Этим группировкам был присвоен популяционный уровень, причем оказалось, что они хорошо соответствуют физико-географическим районам. Далее проводилась проверка соответствия частот всех остальных фенов популяционного масштаба выделенным популяционным группировкам. В большинстве случаев внутрипопуляционные различия частот были незначимы, а при межпопуляционных сравнениях частоты достоверно различались. Аналогично по значениям индексов формы шишек и апофизов, было проведено и пространственное выделение иерархически более высоких внутривидовых группировок сосны. Для этого автор разбил вариационные ряды значений индексов в выборках на три класса, а затем сравнил частоты встречаемости вариантов первого интервального класса у разных выборок в пространстве. Оказалось, что границы групп популяций первого надпопуляционного уровня совпадают с границами крупных орографических структур: возвышенностями, равнинами и т.д. Второй надпопуляционный уровень объединил крупные интразональные группировки популяций, которые автор назвал миграционными зонами. Видовой масштаб, по мнению А.И. Видякина, имеют фены окраски второго слоя семян, частоты которых на всем изученном участке ареала не изменяются.

Использование фенов и пропорций генеративных органов сосны как маркеров популяционной структуры позволило автору проследить наиболее вероятные пути расселения вида из ледниковых рефугиумов, установить связь популяционной структуры с физико-географическими районами, а также вполне обоснованно определить размеры популяций (Видякин, 2004).

Рассмотренные выше фенетические работы зоологов и ботаника, на наш взгляд, важны для эволюционной экологии, так как выявленные естественные биохорологические группировки свидетельствуют о реальности популяционной организации вида и дают возможность реконструкции популяционной структуры вида, даже опираясь только на аналитическую (тектологическую) область фенетики (Васильев, Большаков, 1994; Васильев и др., 2000).

Возвращаясь ко второй — синтетической, или композиционной, фазе фенетического исследования (архитектонической): многомерной реконструкции целостных фенотипов и их классификации по естественным классам сходства, мы неизбежно приходим уже к изучению фенотипического разнообразия, т.е. собственно биоразнообразия на популяционном уровне. Как будет показано нами далее, биоразнообразие фенотипов часто обусловлено в популяции альтернативными путями развития.

На элементарном уровне изучения, т.е. внутри отдельной популяции легко заметить, что понятие биоразнообразия (индивидуального разнообразия фенотипов) сближается с понятием индивидуальной изменчивости. В этой связи необходимо строго различать эти близкие понятия, характеризующие разные и часто противоположные аспекты неоднородности организмов.

Начиная с исследований Ю.А. Филипченко (1920, 1923) под изменчивостью обычно понимают «явление некоторого различия между собой даже близко родственных особей и групп особей» (Филипченко, 1978, с.8). Известно подразделение изменчивости, предложенное Ю.А.Филипченко, на изменчивость как процесс и как состояние. Мы намеренно будем рассматривать в данном контексте лишь изменчивость как состояние.

А.В. Яблоков при характеристике изменчивости склоняется к определению, данному Дж. Симпсоном (1948): «наличие различий между особями в пределах скрещивающейся популяции» (Яблоков, 1966, с. 9). При этом он подчеркивает два важных обстоятельства: «Говоря об изменчивости выборки или популяции в целом, я везде имею в виду изменчивость только по конкретному исследованному признаку» и далее: «Из определения ясно, что рассматриваемая в таком плане изменчивость проявляется не как свойство организма, а как свойство или характеристика популяции» (Там же, с. 9).

Из определений изменчивости по А.В. Яблокову (1966) вытекает четкий критерий различения собственно изменчивости и биоразнообразия. Наряду со сходством этих понятий как популяционной характеристики, между ними существует принципиальная разница. Если изменчивость есть свойство популяции, которое анализируется по отдельному признаку (или, как замечательно определил М.В. Мина (1986): изменчивость — «способность к изменениям»!), то биоразнообразие на популяционном уровне есть проявление разнокачественности групп особей по комплексу признаков (или, если продолжить мысль М.В. Мины, разнообразие — «устойчивая реализация способности к изменениям»). Поэтому феноменологически следует согласиться с определением разнообразия, данного М.В. Миной (1986, с. 12): «Разнообразие — это свойство совокупности объектов, суммарное выражение различий между ними, видимое проявление изменчивости». Последнее, т.е. «видимое проявление изменчивости», можно считать, скорее всего, избыточным дополнением, поскольку явление изменчивости — это «реализация способности к изменениям» и должно нивелировать различия между совокупностями объектов, т.е. затрудняет задачу описания разнообразия — «суммарных различий» между ними, а не обусловливает их.

Многомерность описания индивидуального фенотипа при рассмотрении биоразнообразия на популяционном уровне существенно отличается от одномерного анализа изменчивости. Последовательность многомерной характеристики биоразнообразия в популяции сводится к многомерной ординации, многомерной реконструкции целостного фенотипа и классификации индивидуумов по естественным биологическим отношениям.

Еще одно различие понятий «изменчивость» и «биоразнообразие» состоит в том, что при описании индивидуальной изменчивости главный инте-

рес сводится к поиску различий между особями по данному признаку. Напротив, при описании биоразнообразия в популяции идет поиск групп фенотипически сходных между собой особей, а уже потом оцениваются их групповые различия. Само существование биоразнообразия на популяционном уровне предполагает наличие в рассматриваемом множестве изучаемых объектов не менее двух сходных по свойствам и функциям групп особей, которые в то же время отличаются при межгрупповом сравнении друг от друга. Другими словами, атрибутом биоразнообразия является сочетание внутригруппового сходства выделенных по какому-то основанию классов особей с межгрупповыми различиями этих классов.

Проявление биоразнообразия на уровне популяции эмпирически обычно иллюстрируется многочисленными примерами различных проявлений полиморфизма в популяции. Существование «биоразнообразия» в популяции означает наличие в ней двух или более классов однородных фенотипов (например «морф» по Форду, «фенонов» в понимании Э. Майра или «биотипов» по Иоганнсену), которые естественным образом выделяются по каким-либо биологическим отношениям (Глубоковский, 1995). Наиболее общепринято отнесение к категории биоразнообразия на популяционном уровне таких явлений, как полиморфизм (Ford, 1940). Известны разные проявления полиморфизма в популяции, генетическая природа которого не всегда очевидна, но отчетливо проступает эпигенетическая природа этой фенотипической разнокачественности.

Характерный пример «эпигенетического полиморфизма» приводит Э. Майр (1968) для каст общественных насекомых: муравьев, пчел, термитов, у которых в ходе онтогенеза происходит переключение процесса развития на дискретные альтернативные пути, ведущие к резко различным классам фенотипов. В результате возникают, как известно, функционально различные касты «солдат», «рабочих» и др. Э. Майр, отличая «эпигенетический полиморфизм» от жестко детерминированного генетического полиморфизма, предлагает его называть «полифенизм».

При детальном изучении полиморфизма обычно обнаруживается его адаптивный и часто функциональный «экологический» смысл. Таковы примеры классического окрасочного полиморфизма *Adalia bipunctata*, отнесенного Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Ю.М. Свирежевым (1966) к явлению адаптационного полиморфизма. Сходный случай адаптивных колебаний окрасочных морф по сезонам отмечен С.М. Гершензоном (1946) у обыкновенного хомяка. Не менее известен случай «индустриального меланизма» березовой пяденицы в крупных городах Великобритании. Многочисленные примеры полиморфизма окраски покровов известны и для многих других видов насекомых (см. Новоженов, 1979, 1980, 1982; Новоженов и др., 1973; Батлуцкая, 1993, 2003; Захаров, 1995; Корсун, 1999; Васильев, Лобанова, 2002; Гилев, 2002; Захарова, 2002; и др.). Все эти примеры гово-

рят о четкой «экологической» специализации морф, их важной адаптивной роли для популяции. Элементами биоразнообразия на популяционном уровне могут являться не только различные адаптивные морфы, но и сезонные генерации (r- и K-стратеги), внутрипопуляционные структурно-функциональные группы (мигранты — оседлые, устойчивые к заражению — неустойчивые, толерантные к фактору — нетолерантные, этологически различные классы особей). Многие из этих примеров мы специально рассмотрим в главе 7.

Несмотря на то, что при характеристике морф обычно в качестве маркирующего выбирается одно свойство фенотипа (один признак), совершенно очевидно, что целый комплекс признаков связан с маркирующей полиморфизм чертой. По этой причине при описании полиморфизма обычно избегают использовать термин изменчивость, касающийся варьирования отдельного маркирующего признака, и предпочитают говорить о разнообразии фенотипа как целого.

Поэтому главное отличие биоразнообразия от изменчивости состоит в том, что при характеристике биоразнообразия на популяционном уровне фенотип выступает как целое: или индивидуум (неделимый) или в случае фенетической реконструкции — как многомерное подобие фенотипа. Многомерность рассмотрения автоматически приводит к дискретности фенотипов, которая может быть доведена до неповторимого сочетания признаков у каждого индивидуума. Однако наряду с этой «случайной» неодинаковостью в популяции проявляются естественные отчетливые классы сходных фенотипов. Термин «фенотип» (буквально, «кажущийся тип»), предложенный Иоганнсеном, очень удачен для описания данного явления. Сходство внутри фенотипического класса между индивидуумами всегда выше, чем между разными классами (биотипами).

Можно утверждать также, что другой атрибут существования биоразнообразия на популяционном уровне — наличие механизмов поддержания устойчивости и целостности его элементов. По Уоддингтону, таким основным механизмом поддержания устойчивости фенотипа в развитии, как уже отмечалось, является эпигенетический ландшафт, или совокупность альтернативных канализованных путей развития. Следовательно, эпигенетический ландшафт популяции, скорее всего, и есть тот главный фактор, который обусловливает стабильность поддержания и регулярного воспроизведения «биотипов» в популяции.

Таким образом, понимая изменчивость в общем виде как *реализацию законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков, можно определить биоразнообразие на популяционном уровне как многомерное отражение в фенотипах особей альтернативных путей развития, присущих эпигенетическому ландшафту популяции* (Васильев, 1996).

При сравнении разных внутривидовых форм, т.е. поднимаясь на более высокий уровень внутривидовой иерархии, элементом биоразнообразия выступает сама популяция, целостность которой также обусловлена ее эпигенетичес-

ким ландшафтом. Группы популяций, обладающие сходством развитийных систем, формируют подвиды и расы, которые на этом гамма-таксономическом уровне образуют самостоятельные элементы биоразнообразия. Сравнение представителей одного рода, которые близки и по организации процесса развития, предполагает рассматривать в качестве элемента биоразнообразия вид.

3.10. Популяционная эпигенетика и соотношение роли «мутаций» и «модификаций» в эволюционных преобразованиях адаптивной нормы

Подытожим некоторые высказанные выше моменты с позиций популяционной эпигенетики. На уровне популяции эпигенетическая система — это исторически формирующаяся и интегрирующаяся за счет скрещиваний и отбора единая (общая) для всех особей данной популяции программа развития (креод) — «адаптивная норма», включающая все основные пути ее реализации (субкреоды). Эпигенетическая система параметризует (в понимании Л.В. Белоусова) морфогенетические процессы. Принципиально важно, что *каждая особь в популяции обладает* такой *общей, характерной для данной популяции эпигенетической системой* (Васильев, 1996), а следовательно, и набором всех возможных вариантов и путей развития, которые в ней рекурсивно запрограммированы. Это не означает, что все особи в популяции генетически идентичны, напротив, каждая особь по большому счету имеет геном, который уникален в молекулярно-структурном отношении. Поскольку эпигенетическая система забуферена и весьма устойчива к различным воздействиям как внутренней (молекулярно-генетической), так и внешней среды, это позволяет ей почти всегда адекватно регулировать процесс развития. Существование единой эпигенетической системы, несмотря на индивидуальные геномные различия, может приводить к формированию у любой из особей данной популяции сходных фенотипов в виде фенокопий и генокопий (Шмальгаузен, 1938; Stubbe, 1938; цит. по Гаузе, 1984; Кирпичников, 1940; Goldschmidt, 1940).

Классическое понимание генокопий и фенокопий дает Г.Ф. Гаузе (1984, с. 28): «...ненаследственные модификации могут независимо существовать в природе в форме наследственных генотипических признаков. Иными словами, одно и то же соматическое свойство организма может в одном случае представлять собой ненаследственную модификацию, или морфоз, возникшую в результате реакции особи на изменение внешней среды, а в другом случае явиться наследственной мутацией, наблюденной в контрольных условиях при отсутствии специфического изменения внешней среды». Природа этого явления по Гаузе такова: «С точки зрения эколога, первой непосредственной реак-

цией организма на изменение среды будет морфоз, основанный на индивидуальной приспособляемости. Этот морфоз ненаследственный, но он может копироваться случайными наследственными вариациями, которые появляются в популяции того же самого вида в контрольных условиях без всякого воздействия внешней среды» (Там же, с. 29).

Ранее в разделе 3.2 отмечалось, что генокопии возникают в том случае, когда регуляторные возможности эпигенетической системы у данной особи в чувствительный момент (критический период) развития мутационно (механически) нарушены и отсутствует возможность выбора иного пути развития (см. рис. 3.2). При этом всегда реализуется лишь один из возможных путей развития. Таковы изогенные или высокоинбредные стоки линейных животных, которые имеют весьма небольшой допустимый структурно-функциональный «люфт» в развитии и достаточно строго реализуют свой типичный для данного стока фенотип. У таких групп особей основной креод настолько жестко зарегулирован эпигенетическими порогами и параметризован геномом, что их развитие оказывается почти линейно запрограммированным. Молекулярно-генетическая фиксация данной траектории развития весьма опасна, поскольку не позволяет адекватно переключать (модифицировать) развитие при изменении условий. Вероятно, это и есть причина общей низкой жизнеспособности высокоинбредных линий.

Контролируемые, относительно постоянные условия развития, создаваемые, например, во время морфогенеза линейных дрозофил, сыграли дурную шутку с генетиками. Они создали у экспериментаторов иллюзию, что мутантные особи, т.е. те, которые стабильно реализуют только один из путей развития (он у них генетически зафиксирован), в принципе могут быть более успешными и конкурентоспособными по сравнению с особями-»модификантами», т.е. теми, у которых этот путь развития не зарегулирован и не воспроизводится потомками в иных условиях, а значит, «не наследуется» или «плохо наследуется». Поскольку в природе условия развития почти не бывают постоянными, то «успешные мутанты», искусственно отобранные для экспериментальных условий развития в фиксированном узком диапазоне условий, никогда не будут более конкурентоспособными по сравнению с «широкими модификантами», способными регулировать выбор путей развития в колеблющейся природной среде.

Данную ситуацию можно сравнить с движением автомобиля при рулевом управлении без люфта и с люфтом. Все современные автомобили имеют рулевую систему с люфтом, т.е. у водителя есть возможность быстрее отреагировать на ситуацию и успеть начать поворачивать руль, прежде чем колеса выполнят эту команду. Такой баланс позволяет относительно плавно и без зигзагов управлять движением машины. При отсутствии люфта у руля автомобиль будет двигаться зигзагами и не сможет плавно повернуть. «Мутантная»

особь с зарегулированным и зафиксированным путем развития будет напоминать в нормальной и постоянно изменяющейся среде движение автомобиля не только без люфта руля, но и с заклиненным рулевым управлением. Автомобиль будет двигаться по извилистой дороге по прямой, почти не реагируя на управление, что почти неизбежно приведет к катастрофе. «Модификантная» особь, напротив, будет чаще всего «правильно» реагировать на все изменения среды, причем в процессе морфогенеза выбор пути развития будет осуществляться с некоторым запаздыванием, т.е. с люфтом. Это позволит особи адекватно реагировать на серьезные флуктуации среды, либо приостанавливая, либо ускоряя развитие, либо «активно» выбирая иной, более подходящий путь.

Таким образом, отбор в пользу «мутантных» особей, которые устойчиво наследуют определенную зафиксированную («заклиненную») траекторию развития, по отношению к «модификантным», имеющим большой выбор путей развития (широкую норму реакции, как говорили генетики в XX в.), в принципе почти нереален. При этом селективный выигрыш удачных и наиболее жизнеспособных «мутантов» оказывается иллюзией. Вполне понятно, что этот важнейший постулат синтетической теории эволюции о роли мелких «мутаций» как основы создания новаций в эволюционном процессе — «сердце» СТЭ, на практике с эволюционно-экологических позиций оказывается неверным. В динамически изменяющихся условиях среды должны иметь преимущество те особи, которые способны к активным модификациям развития (адекватным и гибким переключениям морфогенеза), т.е. не имеющие генетически жестко зафиксированного пути развития, что типично для «мутантов» и многих высокоинбредных линий и сортов. Важно подчеркнуть, что «мутанты», реализующие определенное фиксированное состояние признака, могут быть полезны селекционеру для получения необходимых свойств породы или сорта, но к эволюционному процессу, вернее, к его главному «механизму», они имеют очень отдаленное отношение.

Из приведенных выше рассуждений становится ясно, что «мутантные» генотипы с единственным наследственно зафиксированным путем развития, вероятно, не могут быть либо крайне редко будут элементарным материалом для создания эволюционных новшеств. Однако имеющиеся в составе синтетической теории другие идеи могут быть полезными: принцип естественного отбора как тиражирование наиболее активно приспосабливающихся и удачно сконструированных (жизнеспособных) генотипов (дифференциальное размножение эпигенотипов); эволюционно-экологическое значение пространственной изоляции и изоляции расстоянием в формообразовании; принцип географического формообразования; роль популяционно-экологических процессов в утилизации и создании морфогенетических новшеств (популяционные волны С.С. Четверикова или динамика численности популяции); феномены определенной и нео-

пределенной изменчивости (как отражение возможностей эпигенетической системы); явление наследственности, но понимаемое вслед за М.А. Шишкиным (1988) как устойчивое воспроизведение потомками фенотипа родителей: «Унаследование новой особенности не означает ничего иного, кроме стабилизации ее онтогенетического осуществления (с. 176). Без этих канонических моментов СТЭ, а их значительно больше, чем было перечислено выше, нам никак не обойтись при построении нового здания общей теории эволюции — ОТЭ (GET — General Evolution Theory), которая предполагает обобщение наиболее конструктивных достижений дарвинизма, номогенеза, ламаркизма и иных теорий, опираясь на открытия в области молекулярной эпигенетики (эпигеномики) и заложенные М.А. Шишкиным основы эпигенетической теории эволюции.

Таким образом, несложный анализ роли «мутаций» и «модификаций» в эволюции, проведенный с позиций эпигенетической теории, показывает, что «мутанты» по сравнению с «модификантами» в экологическом отношении неизбежно проигрывают и не могут считаться основным материалом для эволюционного процесса. С другой стороны, гибкость функционирования эпигенетической системы в ходе развития, которая обеспечивает наиболее адекватный выбор морфогенетического пути из доступных и должна рассматриваться как способность к модификациям, является необходимым атрибутом формирования адаптивной нормы в понимании И.И. Шмальгаузена.

В этой связи примечательно напомнить рассуждения М.А. Шишкина о мутациях и модификациях, частично рассмотренные в разделе 3.2. По его словам, понятие мутация получает смысл только при наличии генотипа-эталона (некоего типа, с которым можно проводить сравнение), но поскольку все генотипы различаются друг от друга по тем или иным структурным особенностям (полагают, что не существует двух полностью одинаковых генотипов, так как даже однояйцевые близнецы и партеногенетические клоны тлей соматически неодинаковы), то в популяции не существует ни одного такого строгого генотипа-эталона (Шишкин, 1984 б). Как уже отмечалось выше, в таком понимании все генотипы в популяции являются мутантными по отношению друг к другу. Использование фенотипического критерия (метчика) не всегда эффективно, так как один и тот же генотип в разных условиях развивается по-разному, причем пенетрантность и экспрессивность того или иного «аллеля» существенно зависят от реальной генотипической среды (а она различна у всех особей). Отсюда следует, что термин «мутация» имеет смысл лишь по отношению к жизни одной особи. Устойчивость фенотипического воспроизведения особей определенной линии зависит не от мутации, а от ее эпигенетической системы (эпигенотипа).

С другой стороны, как полагает М.А. Шишкин, понятие «модификация» тоже оказывается нестрогим, если рассуждать исходя из традиционных генетических представлений. Модификации в строгом смысле слова представля-

ют собой разные пути развития в онтогенезе одного и того же генотипа при разных условиях внешней среды. Поскольку в популяции нет двух одинаковых генотипов, то не существует и одинаковых модификаций как общей характеристики популяции (Шишкин, 1984 б) — все они при последовательной генетической трактовке явления — представляют собой индивидуальные свойства отдельных особей. Как только условия развития изменятся настолько, что реализация адаптивной нормы для всех или большинства особей популяции станет невозможной, генотип каждой особи будет представлять собой индивидуальный морфоз, который следует рассматривать как компромиссную, но не адаптивную (инадаптивную) модификацию развития в данных условиях. Проявление незарегулированных морфозов проходит апробацию естественным отбором и вполне возможно, что какой-либо вариант морфоза окажется перспективным при длительном изменении условий среды и будет подхвачен, творчески усилен и стабилизирован отбором. Важно подчеркнуть, что наиболее вероятно появление подобных морфозов в популяциях, обитающих в техногенно нарушенных экосистемах.

Развивая эти представления, можно утверждать, что причинно-следственное генетическое понимание мутаций и модификаций приводит к организмоцентрической картине, поскольку «популяционизм», традиционно считавшийся главным достоинством популяционной генетики, на практике оказывается «организмоцентризмом», рассматривая популяцию как сумму особей, носителей суммы генов. В то же время эпигенетическая трактовка мутаций и модификаций, напротив, является действительно «популяционной» и системной. Существование единого эпигенетического ландшафта популяции обеспечивает возможность формирования сходного спектра путей развития у всех особей данной группировки, а именно за счет этого, т.е. за счет сходной расстановки эпигенетических порогов, и проявляется устойчивость частот дискретных структурных вариаций — фенов, характерная для популяции. Как уже отмечалось ранее, если бы особь могла прожить много жизней, то ее «модификационное пространство» во многом соответствовало бы модификационному пространству популяции, представляющему собой все допустимые для нее варианты развития. При этом адаптивная норма, типичная для популяции, была бы реализована с наибольшей частотой встречаемости. Таким образом, каждая особь может потенциально реализовать почти весь набор вариантов развития, характерный для данной популяции.

В этом отношении фенотипический (модификационный) потенциал эпигенотипа каждой особи сопоставим с потенциалом популяционной эпигенетической системы, или эпигенетического ландшафта популяции. Поэтому модификация представляет собой потенциальную или реализованную возможность осуществления определенного пути развития в данной популяции и будет при-

суща каждой особи, вероятно, за исключением крайне редких индивидуальных морфозов. Мутацией эпигенетической системы популяции следует считать именно эти редкие индивидуальные морфозы, которые еще не стали достоянием всей эпигенетической системы, т.е. еще не зарегулированы. Большая часть таких мутаций должна быть, по-видимому, летальной. В молекулярно-генетическом отношении при определенной системе скрещиваний можно получить такие структурные изменения эпигенотипа, которые резко сужают модификационное пространство, доводя его по конкретным свойствам до фиксации одной модификации, которая отлична от адаптивной нормы. Именно эту генетически зафиксированную модификацию (морфоз) и рассматривают на практике как традиционную мутацию (молекулярную композицию эпигенотипа, параметризующую развитие уникального морфоза в нормальных, а не в экстремальных условиях), что вряд ли оправдано. Тиражирование данной модификации=мутации при близкородственном скрещивании ведет к созданию определенного фенотипа линии. Искусственный отбор производителей в этой линии приводит постепенно к эпигенетической стабилизации проявления данной модификации как основного фенотипа и превращения ее в инадаптивную норму.

Адаптивное изменение регуляторной эпигенетической системы, конечно, теоретически возможно и за счет «удачных» поломок генома — молекулярных «мутаций» и активного «поиска» адекватного решения «на краю хаоса» (по модели С. Кофмена, см. глава 4), но исторически отлаженные репаративные модули генома должны эффективно исправлять большинство этих нарушений. Более эффективной в подобном механическом преобразовании генома представляется роль рекомбинаций и транспозиций мобильных элементов. В то же время мобильные элементы генома, вероятно, представляют собой тоже хорошо отлаженную систему эпигенетических переключателей и модификаторов морфогенеза на основе обратных связей, которая исторически возникла за счет отбора (Zuckercandl, 2002), поэтому их транспозиции не могут рассматриваться как полностью случайные перестройки генома и хорошо коррелируют с определенными фенотипическими изменениями (см. Васильева и др, 1995 а, б). Можно также предполагать, что рекомбинации представляют собой нивелирующий эколого-генетический механизм, препятствующий сужению диапазона и спектра модификационных возможностей особей в пределах исторически сформировавшейся эпигенетической системы.

Таким образом, один из наиболее ключевых аспектов популяционной генетики и СТЭ — проблема соотношения мутаций и модификаций, а в более широком смысле — наследственной и ненаследственной изменчивости, оказывается принципиально важной и для эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ). Рассмотрение особей как отдельных генотипов-кирпичиков, в сумме представляющих генофонд популяции, не является в строгом смысле популя-

ционным подходом, так как сводит «популяционизм» только к статистическим методам анализа частот «аллелей». Э. Майр, как известно, критиковал подобные представления, называя их «генетикой мешка с бобами» (beanbag genetics), подчеркивая роль межгенных взаимодействий, единства функционирования генотипа и роли генетической среды в определении относительной жизнеспособности. Основная идея Майра заключалась в обосновании необходимости создания «генетической теории относительности» («genetic theory of relativity») из-за слишком больших упрощений генетики при создании количественных моделей в отношении взаимодействий генов и роли уникальной генетической среды особей в связи с оценкой их относительной жизнеспособности (Mayr, 1957; De Winter, 1997). С другой стороны, как уже ранее отмечалось, на смену традиционным популяционно-генетическим исследованиям пришли многочисленные работы по филогеографии, основанные на использовании PCR-методов анализа нуклеотидных последовательностей отдельных генов, где редукционистская компонента существенно выше, чем та, которая прослеживалась раньше у традиционных генетиков. В последние годы критика популяционной генетики и ее моделей усилилась, но это почти не влияет на традиционные представления. Примеры, которые переходят из одного учебника генетики в другой, представляющие собой попытки подтвердить тот или иной характер наследования отдельного признака, с современных холистических позиций при рассмотрении фенотипа, вызывают только исторический интерес. Многочисленные модели соотношения рецессивных и доминантных «признаков» в первом и втором поколениях могут рассматриваться лишь как исторические этапы развития генетики на пути познания природы наследования и дискретных проявлений изменчивости. Тем не менее эти весьма важные экспериментальные работы могут быть в полной мере востребованы и использованы, но лишь при некотором изменении исходной точки зрения на природу изменчивости и наследственности, при изменении «познавательной модели», как пишет Ю.А. Чайковский (1990).

Популяционной генетикой, популяционной цитогенетикой и фенетикой за годы исследований в XX в. и начале нового столетия был накоплен огромный фактический материал, который при несколько ином взгляде на вещи и иной теоретической платформе может оказать большое влияние на дальнейшее развитие эволюционной теории, эпигенетики и биологии развития.

Поскольку все познавательные модели преходящи и имеют историческую преемственность, иногда сосуществуя или пересекаясь в одном и том же историческом времени, говорить о том, что в настоящей работе будет предложен единственно правильный взгляд на природу изменчивости *макрофенотипа*, конечно, ошибочно. Все мы, по-видимому, должны стремиться к построению той картины природы, которая представляется сегодня наиболее правдопо-

добной и непротиворечивой. Не исключено, что «завтра» она окажется неполной или даже ошибочной. Иногда, «отстранившись» во времени, природа научных баталий становится удивительно понятной и трактуемой, тогда как в момент научных споров решение просто невозможно было найти из-за того, что одни полемисты исходили из механистической, а другие — из статистической познавательной модели, в то время как наиболее интересное и многообещающее решение лежало в плоскости уже следующей, исторически новой по отношению к ним системной познавательной модели (Чайковский, 1990).

На основе проведенных в течение XX в. многочисленных популяционно-экологических, популяционно-морфологических и популяционно-генетических исследований становится ясно, что популяция — реальная надорганизменная система, элементами которой являются определенные структурно-функциональные группы особей, формирование которых обусловлено исторически сформировавшейся развитийной системой популяции (см. Шварц, 1973, 1980; Глотов, 1975, 1983, 1988; Магомедмирзаев, 1977, 1990; Шилов, 1977, 1997; Глотов, Семериков, 1978; Васильев, 1988, 1992, 1996; Петрова, 2002; Оленев, 2002, 2004; Видякин, 2004). Поэтому следует осторожно и бережно проводить ревизию достижений популяционной генетики, чтобы не повторить того, что американские генетики во главе с Т.Х. Морганом на заре становления этой науки предприняли в отношении морфологии, эмбриологии и механики развития, на долгие годы отбросив их с магистрального пути науки (Гилберт и др., 1997).

С другой стороны, эпигенетические представления о мутациях и модификациях пока еще находятся в стадии становления и пока не позволяют отойти от традиционных редукционно-каузальных взглядов, доминирующих у сторонников СТЭ. Наряду с работами М.А. Шишкина пересмотру традиционных взглядов на эволюционную роль мутаций и модификаций с эпигенетических позиций может способствовать представление о популяционном онтогенезе и эпигенетическом ландшафте популяции (Васильев, 1988, 2004). Напомню, что эти аспекты были подробно рассмотрены в разделе 3.4.

Эпигенетический ландшафт популяции моделирует возможность реализации основного набора модификаций развития для каждой особи, что отражает диапазон популяционной адаптивной нормы. Каждая модификация как альтернативный путь развития в данной популяции формировалась исторически (представляет собой исторически созданный «продукт») и отражает некий диапазон характерных фенотипических свойств и реакций в ответ на требования среды, которые складывались на протяжении существования данной популяции. Наиболее типичные фенотипы отражают адаптивный спектр модификаций, соответствующий современным требованиям среды. Однако среди этого спектра модификаций имеются относительно редко проявляющиеся, которые

отражают либо прошлую, либо потенциально ожидаемую адаптивную норму при изменении условий обитания. Тем не менее каждая особь в данной популяции потенциально способна реализовать любую из этих характерных модификаций при флуктуациях условий среды обитания, «стремясь» при этом к реализации существующей адаптивной нормы. Определенная изменчивость в понимании Ч. Дарвина, как известно, отражает возможность всех особей реализовать общие черты фенотипа в ответ на развитие в определенных условиях среды, отклоняющихся от нормальных (Камшилов, 1974), т.е. сформировать определенный набор сходных морфозов-модификаций. Поэтому основной путь эволюционной перестройки популяционных эпигенетических систем должен лежать в их перенастройке (деформации) при отборе адаптивных морфозов и стабилизации их в одну или нестолько «адаптивных норм», наиболее адекватных изменяющимся биотическим и абиотическим условиям. Веер имеющихся модификаций, параметризуемых эпигенетической системой как библиотека готовых бифуркационных решений, позволяет значительно ускорить этот адаптивный процесс активного формирования новых морфологических диссипативных структур — макрофенотипов и сделать его во многом закономерно направленным, а не полностью случайным и хаотичным (см. главу 4).

3.11. Направленные адаптивные перестройки эпигенетической системы и эффект «Болдуина-Моргана-Осборна»

Эпигенетическая система параметрически весьма жестко зарегулирована, и ее изменение возможно только при длительном ремоделировании молекулярно-генетической системы управления и иерархии взаимодействий генных сетей, поэтому преемственность эпигенотипа и устойчивость спектра реализуемых им модификаций весьма высоки. В то же время ситуативное рекурсивное программирование морфогенеза для определенных условий развития на основе единой для популяции эпигенетической системы, собственно, и обеспечивает определенную изменчивость особей, направляя их развитие в наиболее адекватном условиям среды направлении. Лишь катастрофическое изменение условий среды, с которым ни вид, ни его конкретная популяция исторически никогда не встречались, может привести к исчерпанию адаптивной нормы и вызвать либо массовую гибель, либо проявление инадаптивных морфозов, т.е. компромиссных, но не сбалансированных вариантов развития. Обычно их рассматривают как естественные тераты. Такие морфозы возникают у растений при формировании химер — прививании побегов одного вида на другом и получении плодов. Существуют особого рода морфозы при изме-

нении функционирования эпигенотипа растения при внедрении биохимических стимуляторов со стороны насекомых-галлообразователей. Взаимодействие эпигенотипа хозяина и прокормителя может быть более сложным, когда происходят взаимные перестройки в его функционировании. Подобные эффекты наблюдаются при сезонных переселениях некоторых американских тлей с одного растения-прокормителя на другое. При этом происходит не только характерное изменение фенотипа переселяющихся тлей, но и изменение соответствующих частей растений-прокормителей, формирующих галлы («орешки») и другие структурные образования, которые в норме не появляются. Аналогичное эпигенетическое взаимодействие геномов животного и растения происходит также и при морфогенезе галлиц и минируемых ими листьев.

Известны, например, экспериментальные зоологические работы Моргана начала XX в. по изучению жизненного цикла у одного из клонально-панмиктических видов американских тлей, обитающих попеременно то на орешнике, то на березе. Примечательно, что эти факты очень важны для понимания сущности открытого Г.Х. Шапошниковым (1961, 1965, 1966) экспериментального «формообразования» у тлей. Морган установил, что из зимовавших яиц, за неделю до появления листьев орешника, выходят молодые тли, которые усаживаются на нижнюю поверхность молодых растущих листьев и «вонзают свои хоботки в его мякоть». Через несколько дней на листе появляются так называемые «орешки» — галлы, которые быстро приобретают коническую форму и увеличиваются в размерах. В галлах поселяются особи — «родоначальницы», которые растут и трижды линяют, после чего партеногенетически приносят большое число молоди, которая развивается на внутренней стороне галлов. Затем «родоначальница» вновь линяет и превращается в крылатую особь. Крылатые особи постепенно в течение июня перелетают на красную американскую березу. Каждая такая тля приносит до 50 зародышей. Перебравшись на березу, она откладывает яйца на нижней стороне листьев. Развившиеся из этих яиц партеногенетические потомки представляют третье поколение и отличаются от «орешниковых»: имеют плоскую форму и окружены слоем белесых тонких палочек, напоминающих белый порошок. Вырастая, они порождают подобную себе молодь четвертого поколения, которые в свою очередь дают пятое поколение аналогичного вида. Особи пятого поколения производят на свет крылатую молодь, которая внешне отличается от предыдущей крылатой фазы. Это шестое поколение, достигнув дефинитивных размеров, к концу августа перелетает вновь на орешник, где рождает половые формы самцов и самок, которые не имеют крыльев. Самки после спаривания с мелким самцом, едва достигающим половины длины их тела, несут по 5–10 зимних яиц, которые откладывают вокруг листовых почек орешника. Из этих яиц весной появятся новые родоначальницы, и цикл повторится.

Анализ этого сложного процесса морфологических превращений в серии партеногенетических поколений показывает, что несколько раз в течение всего цикла морфогенетическая программа ситуативно переключается. Видимо, на первом этапе слюнные выделения тлей стимулируют эпигенетическую систему листьев орешника к развитию аномального варианта морфогенеза тканей, что приводит к формированию некоего грубого подобия орехов, но в виде специфических галлов. Затем в «искусственно» созданной новой среде внутри галла (имитация ореха, возможно, стимулирует поступление в галл особых питательных веществ) возникает возможность для существования и защиты молоди, которая реализует особый путь развития, ведущий к крылатой форме, перелетающей на березу. В новой среде на листьях березы у растущих потомков могут включиться две специфические программы морфогенеза. Одна программа приводит к формированию белых мучнистых потомков, а при некотором последующем изменении констелляции условий развития (главные из них, по-видимому, фотопериод и завершение роста и появления листьев на побегах) тли вновь способны переключить морфогенез потомков. При этом реализуется путь формирования крылатых особей, но специфического облика: они резко отличаются по строению головы и пропорциям тела от первых крылатых особей, исходно заселявших березу. Наконец, включение у их потомков последней альтернативы морфогенеза приводит к формированию резко различного фенотипа самцов и самок. Весенние «родоначальницы» обладают, по-видимому, тоже специфическими особенностями морфогенеза, поскольку способны сами переключать развитие листьев орешника, ведущее к формированию галлов.

Таким образом, можно насчитать 6–7 подпрограмм морфогенеза у самих тлей, а также два варианта развития тканей у листьев орешника после взаимодействия с тлями, которые явно имеют эпигенетическую природу регуляции, т.е. этот вид тлей способен многократно переключать пути развития, обеспечивая как метаморфоз одной и той же группы особей, так и разовые переключения развития очередного поколения потомков. Наличие множества подпрограмм развития типично для данного вида, что проливает свет на результаты опытов Г.Х. Шапошникова (1961, 1966) по реципрокному переносу представителей двух рас другого вида тлей, обитающих на разных растениях-хозяевах (Колесова и др., 1980). Можно предполагать, что и в этом случае имеется скрытый набор нескольких подпрограмм развития, включение которых в тех или иных условиях связано с эпигенетической регуляцией функционирования генома, а в случае разных «рас» представляет собой длительные модификации эпигенетической природы. Вероятно, аналогичные явления были обнаружены И.В. Кожанчиковым (1941) при выращивании жуков-листоедов на непривычном корме, М.М. Камшиловым (1941) — в опытах по созданию холодостойких групп дрозофил, а также хорошо известны ихтиологам как эпи-

генетические группировки лососевых (проходные, озерные, речные, неотенические формы) и других видов рыб (Глубоковский, 1995).

Представления о ведущей роли модификаций в эволюционном процессе после Жана-Батиста де Моне шевалье де Ламарка придерживались многие исследователи. В принципе эту идею разделял Чарльз Дарвин, обобщивший модификационную изменчивость в форме определенной изменчивости, но он всегда подчеркивал особое значение неопределенной изменчивости как поставщика новшеств для отбора, признавая особую роль природы самого организма в появлении таких морфозов. Чарльз Дарвин (1937) в этой связи писал: «...должно различать два фактора: природу организма и природу условий. Первый, по-видимому, наиболее существенен, так как совершенно сходные изменения возникают при условиях, насколько мы можем судить, совершенно различных, а с другой стороны, несходные изменения возникают при условиях, по-видимому, совершенно однородных» (с. 110). Далее он изящно развивает эту мысль: «Из многих тысяч почек, производимых из года в год одним и тем же деревом при однородных условиях одна внезапно получает совершенно новый характер (признак. — А.В.); с другой стороны, случается, что почки, появившиеся на деревьях, росших при разных условиях, дают начало одной и той же разновидности, как это было в примере появления нектарин на персиковых деревьях и в примере появления моховых роз на обыкновенных розах. Исходя из этих фактов, мы вправе заключить, что природа условий имеет в произведении каждого данного изменения менее значения, чем природа самого организма; быть может первая влияет не более существенно, чем природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала, влияет на свойства вспыхивающего пламени» (с. 112). Исходя из эпигенетических представлений эти доводы Дарвина подчеркивают, с одной стороны, спонтанный и нелинейный характер появления редких незарегулированных морфозов (традиционных мутаций), а с другой, факт их повторного независимого появления у совершенно разных особей на основе существования общей для них морфогенетической траектории, обусловленной, как мы теперь можем понимать, единой внутривидовой эпигенетической системой (природой организма в понимании Дарвина).

Среди наиболее значимых концепций для развития эволюционной теории, в которых ведущую роль играют модификации, известен гипотетический принцип органического, или совпадающего, отбора К.Л. Моргана — Д.М. Болдуина — Г.Ф. Осборна (см. Болдуинъ, 1911), независимо сформулированный тремя авторами в 1896 г., согласно которому модификации (Джеймс М. Болдуин называл их аккомодации) являются основой для формирования новых эволюционных изменений. Основной механизм в этом случае состоит в замене модификаций аналогичными по фенотипическому выражению наследственными изменениями (в традиционном понимании — мутациями).

Интересно, что логика в этом случае противоположна логике сторонников СТЭ, где мутации — т.е. «все», а модификации — почти «ничто». В данном случае уже существующая полезная модификация за счет творческого отбора наследственно фиксируется и становится зарегулированной адаптивной нормой, тогда как мутации — это редкие и маловажные морфозы. Собственно, почти такой же общий механизм предложен И.И. Шмальгаузеном (1938, 1941, 1946) при замене внешних морфогенетических факторов внутренними при действии стабилизирующего отбора и «совпадающих мутациях». Экспериментально этот же феномен был продемонстрирован в опытах на дрозофиле К.Х. Уоддингтоном (Waddington, 1957) как явление генетической ассимиляции признака. К этим представлениям склонялись также В.С. Кирпичников (1935, 1940, 1944) и Г.Ф. Гаузе (1984). Близкую позицию по поводу замены фенокопий генокопиями занимал и М.М. Камшилов (1974). В более позднее время модификация эффекта Болдуина предлагалась в работе канадского энтомолога Рюиши Матсуды (Matsuda, 1982, 1987; цит. по Hall, 2001) для объяснения эволюции в меняющихся условиях. Массовые модификации рассматривались Л.С. Бергом (1977) как основа направленных эволюционных изменений, поэтому можно до некоторой степени присоединить к упомянутым представлениям и его взгляды, хотя механизм естественного отбора он при этом категорически не использовал. Поскольку все эти работы являются классическими, а изложенные в них аспекты достаточно хорошо известны, мы не будем детально на них останавливаться.

Однако некоторые определения сущности органического, или совпадающего, отбора по Д.М. Болдуину (1911) следует процитировать, поскольку данная работа в настоящее время представляет библиографическую редкость и почти неизвестна российским биологам. Болдуин вначале критикует и неоламаркизм, и неодарвинизм (времен 1902–1906 гг.). Относительно дарвиновского естественного отбора одно из его сомнений заключается в том, что новые свойства должны подхватываться естественным отбором, но новые свойства и признаки должны быть вначале выражены крайне слабо. В связи с этим возникает вопрос о том, как отбор сможет подхватить и усилить то, что еще не проявилось в такой степени, чтобы дать хоть какие-то преимущества своему носителю. Возможно, именно это обстоятельство и натолкнуло его на идею органического отбора, которая, по его представлениям должна была примирить неоламаркизм и неодарвинизм. По словам Болдуина (1911, с. 235–236): «Этот принцип (органического отбора. — А.В.) можно в самой общей форме охарактеризовать следующим образом. Приобретенные признаки, или видоизменения, или индивидуальные приспособления — все то, с чем мы познакомились в предыдущих главах под понятием аккомодации, — хотя и не передаются непосредственно наследственным

путем, однако косвенно имеют важное значение для определения направления развития. Такие видоизменения и аккомодации сохраняют жизнь определенным животным, охраняют их, как носителей известных прирожденных видоизменений, от уничтожающего действия естественного отбора и создают возможность, чтобы в ближайшем и в последующем поколениях эти видоизменения усиливались в том же направлении; напротив, видоизменения в других направлениях не сохраняются и погибают». Далее он развивает эту мысль: «Следовательно, род будет идти дальше в том направлении, которое было намечено первоначально прирожденным видоизменением, и будет постепенно накапливать именно это видоизменение, первоначально существовавшее лишь у отдельных индивидуумов. В отношении этих черт результат будет тот же, как если бы аккомодации непосредственно передавались наследственным путем, и то обстоятельство, что они могут сохраняться и наследственно передаваться, окажется в этих случаях вполне объясненным» (Там же, с. 236). Завершая определение сущности органического отбора, Болдуин заключает: «Этот принцип очень пригоден для того, чтобы примирить обе соперничающие теории, так как он может лишить силы те возражения, которые выдвигаются против обеих» (Там же, с. 236).

Таким образом, роль модификаций в эволюционных изменениях в данном случае является ведущей, а разделяющая грань между ламаркизмом и дарвинизмом, по мнению Болдуина, стирается. Интересно, что в предложенной идее совпадающего отбора содержится рациональный подход, который представляется достаточно конструктивным и в наши дни. Безусловно, о стирании граней между ламаркизмом и дарвинизмом говорить, по-видимому, преждевременно, но, как теперь стало известно, некоторые аспекты ламарковского приобретенного наследования вполне доказательно подтверждены в целой серии недавних экспериментальных молекулярно-генетических работ по метилированию, фосфорилированию и ацетилированию ДНК (Яблонка, Лэмб, 2003; Животовский, 2003), иммуногенетике (Стил и др., 2002), а также при изучении роли мобильных элементов генома в формировании длительных модификаций у дрозофилы (Васильева и др, 1995 а, б; Забанов и др., 1995).

Далее Болдуин постепенно приходит и к идее направленности эволюционных изменений, что во многом близко к появившимся позднее в 20-х годах XX в. номогенетическим эволюционным представлениям (Берг, 1922; цит. по Берг, 1977; Любищев, 1925, 1968). Он пишет: «Все влияния, помогающие животному получить приспособленность и аккомодацию, соединяются, чтобы придать ходу развития определенное направление. Мы можем назвать эти влияния направляющими или «ортопластическими», а тот факт, что развитие благодаря органическому отбору получает определенное направление, мы обо-

значим словом «ортоплазия» (Болдуинъ, 1911, с. 240). Практически те же мысли по поводу этой особой формы отбора независимо высказал Конвей Ллойд Морган (Conwy Lloyd Morgan), причем Джеймс М. Болдуин (James M. Baldwin) это неоднократно подчеркивает в третьем издании своей книги. Параллельно очень похожие идеи предложил Генри Фэйрфилд Осборн (Henry Fairfield Osborn) при обсуждении явления аристогенеза (Osborn, 1933, 1934). В итоге концепция органического отбора «совпадающих видоизменений» Моргана–Болдуина–Осборна на основе ведущей роли отбора модификаций и дальнейшей их наследственной фиксации достаточно конструктивно сближает все три главенствовавшие в XX в. теории эволюции: ламаркизм, дарвинизм и номогенез. Тем не менее С.В. Мейен (1975) — один из наиболее ярких сторонников номогенеза, разбирая явление параллелизма модификационной и генотипической изменчивости, указывает, что «... этот феномен остается неясным. Его селекционистское объяснение через «совпадающий отбор» правдоподобно, но спекулятивно. К сожалению, при обсуждении возможных механизмов, приводящих к эффекту Болдуина–Моргана–Осборна, обходится стороной вопрос о системных ограничениях структурных преобразований и неизбежном параллелизме в ходе любой полиморфизации» (с. 90). Критика вполне справедлива, однако в момент описания этого эффекта системные представления либо еще не появились, либо только намечались (Малиновский, 1968, 1970, 2000), поэтому неудивительно, что они не рассматривались. Важнее подчеркнуть то, что в целом С.В. Мейен согласился с правдоподобностью такого механизма.

Со стороны представителей синтетической теории эволюции изредка возникали замечания по поводу эффекта Болдуина, но они были противоречивыми. Если Симпсон (Simpson, 1953) критически отнесся к этому механизму, признавая, однако его правдоподобие, то Хаксли (Huxley, 1942) и Харди (Hardy, 1965) считали органический отбор реальным механизмом эволюции. Эрнст Майр сначала выступил против, но затем с определенными оговорками принял эффект Болдуина. По его словам (Mayr, 1976, p. 320): «Эксперименты по «выведению генотипа» (генетической ассимиляции) проливают свет на так называемый эффект Болдуина и показывают возможность того, что модификация фенотипа является эволюционно значимой, но если только она осуществляется благодаря скрытым полигенам и приведет к их аккумуляции в генном пуле». В последние годы Брайан Халл (Hall, 2001), один из наиболее активных сторонников нового эволюционного направления, обозначенного «Evo-Devo», посвятил эффекту Болдуина большую обзорную статью, в которой подчеркнул серьезность аргументов в пользу данного механизма, и отметил, что он опирается на явления пластичности фенотипов, пластичности поведения животных при выборе местообитания или образа жизни и пластичности эмбрионального развития.

В то же время, согласно эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина: «...Материал эволюции составляют однотипные индивидуальные реакции (модификации), продуцируемые частью нормообразующих генотипов популяции при данных условиях развития. С некоторым нарушением строгости понятий ...они могут рассматриваться как одна из запороговых модификаций нормы. Отбор среди носителей данной реакции, оказавшейся полезной в новых условиях, будет направлен на повышение устойчивости ее осуществления при максимуме случайных колебаний внешней и генетической среды» (Шишкин, 1984 б, с. 204). Справедливо утверждение М.А. Шишкина о том, что «устойчивость признаков создается не мутированием, а только отбором на устойчивость» (Там же, с. 207), поэтому «...эволюция через экстремальное модифицирование нормы, т.е. отбор индивидуальных однотипных реакций преадаптивного характера, продуцируемых нормообразующими генотипами, и последующая их ассимиляция в ходе стабилизирующего отбора — это главный, если не единственный, путь преобразования нормы в условиях панмиксии...» (Там же, с. 214). Фактически и в этом случае в основе эволюционных изменений лежит принцип, во многом напоминающий действие эффекта Болдуина–Моргана–Осборна, и который может быть использован для объединения на базе эпигенетической теории эволюции многих важных положений, развивавшихся ламаркистами, дарвинистами и номогенетиками.

В заключение отметим, что развитие популяционной эпигенетики, нацеленной на сравнительное внутри- и межвидовое изучение процессов развития на популяционном уровне и опирающейся на групповой анализ внутрииндивидуальной изменчивости морфогенетической реализации билатеральных морфологических структур, может способствовать дальнейшему практическому изучению роли модификаций, мутаций и поведения в эволюционном процессе и направленном активном становлении новой адаптивной нормы, в том числе в антропогенно измененной среде. Эпигенетические представления, лежащие в основе фенетики, позволяют перейти от редукционистских позиций, свойственных ранней ее стадии, к композиционистским холистическим воззрениям, а также к осознанию важности сочетания редукционизма и композиционизма (анализа и синтеза = тектологии и архитектоники) в изучении процессов морфогенеза в контексте «Evo-Devo», опираясь на представления об эпигенетическом ландшафте популяции и эпигенетической изменчивости.

Глава 4

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ «НА КРАЮ ХАОСА»

Существует громадный разрыв представлений между знаниями о работе ДНК в клетке (Hall, 2003), где гены (речь идет о транс-аллелизме структурных генов) функционируют всегда кодоминантно (Митрофанов, 1977, 1990), и пониманием процессов, протекающих в огромных массах клеток в сформированных при клеточной дифференцировке тканях (Черданцев, 2003), которые телеономично закладывают структуру и функционирование всего многомерного фенотипа — морфопроцесса (по В.Н. Беклемишеву, 1994).

Л.В. Белоусов в своей фундаментальной монографии «Биологический морфогенез» (1987) на основе анализа различного рода эмбриональных регуляций, т.е. восстановления нормальной структуры особи после экспериментального изменения строения зародыша (удаления, добавления или перемещения элементов его структуры), пришел к важному выводу: «Очевидно, что изменение судьбы большинства или всех элементов зародыша непосредственно указывает на отсутствие жестких судьбоопределяющих причинно-следственных цепей, идущих из прошлого к каждому из этих элементов. Если, например, элемент 1 должен был в норме развиться в структуру А, элемент 2 — в структуру В, а в ходе регуляций каждый из элементов дал нечто иное, значит, ни один из них в отдельности не имел однозначно детерминированной судьбы» (с. 17). Замечу, что описанные мной ранее различия в дефинитивном строении антимерных структур билатеральных неметрических признаков являются непосредственной иллюстрацией такой возможности неоднозначной морфогенетической реализации признака на разных сторонах одной и той же осо-

би. Поскольку «генотип» и условия развития признака для левой и правой сторон тела особи практически одинаковы, это свидетельствует об отсутствии жесткой детерминации развития данного признака и указывает на возможность «случайных» ошибок или сбоев регуляции развития, т.е. на их эпигенетическую природу (Астауров, 1974; Васильев, 1988, 1996).

Л.В. Белоусов выделил крайние характерные типы таких эмбриональных регуляций в ответ на экспериментальное воздействие: дришевские и гольтфретеровские. Доминируют обычно дришевские регуляции (названные так по имени Г. Дриша, который одним из первых провел подобные эксперименты). В этом случае судьба всех или почти всех элементов зародыша может изменяться по сравнению с тем, как это происходит в нормальных условиях развития. Гольтфретеровские регуляции (названные по имени обнаружившего их И. Гольтфретера), напротив, стойко сохраняют исходную судьбу клеток-элементов, однако встречаются они значительно реже и проявляются при перемешивании неоднородного эмбрионального материала. Однако, если исходная судьба отдельных элементов при дришевских регуляциях обычно не сохраняется, то судьба целого зародыша (организма), как известно, определена практически однозначно — эквифинально (Дриш, 1915). Поэтому относительная свобода выбора изменений (модификаций) частей, т.е. отсутствие, как правило, жесткой детерминации судьбы отдельных элементов-клеток, и позволяет, по мнению Л.В. Белоусова, достигать в конце развития однозначной (эквифинальной) детерминации целого. Поскольку дришевские регуляции проявляются «на самых разных стадиях развития у подавляющего большинства организмов», Л.В. Белоусов приходит к выводу о том, что однозначная детерминация элементов зародыша — редкое явление и не может быть главной причиной индивидуального развития. Следовательно, генетический детерминизм не может быть непосредственной причиной морфогенеза зародыша, и главную роль играют системные регуляторные надгенетические (эпигенетические) взаимодействия, которые в конечном счете обеспечивают эквифинальность развития организма как целого.

Во времена Г. Дриша в естествознании доминировала каузально-механическая картина мира, поэтому открытое им явление не укладывалось в рамки этого мировоззрения и заставило его прийти к виталистической идее и невозможности биологические явления описывать методами других (небиологических) областей естествознания. Если бы во времена Дриша существовали системные и синергетические идеи, ему бы не пришлось обращаться к аристотелевской «энтелехии» и «витализму». Поэтому, если заменить в его книге все упоминания «энтелехии» и «виталистических явлений» на понятия, характерные для теории систем и синергетики, то его взгляды будут совершенно актуальными и не вызовут резкого неприятия, как это было во времена формулирования «витализма». Только сейчас становятся понятны глубина и важность от-

крытых Г. Дришем явлений и закономерностей эмбрионального развития (Шишкин, 1984 а, б, 1988; Белоусов, 1987; Гилберт и др., 1997; Голиченков и др., 2004). Предшественником современных представлений о самоорганизации с позиций синергетики, т.е., как выразился Л.В. Белоусов, «досинергетического класса моделей», является закон Г. Дриша (1915, цит. по Белоусов, 1987, с. 90), гласящий, что «...судьба части зародыша есть функция ее положения в целом». Другими словами, разное положение элементов-частей в развивающемся целом является источником его самоорганизации в направлении самоусложнения. Причем, «...если судьба каждой в отдельности клетки зародыша может быть изменена микрохирургическим воздействием, явно не модифицирующим ее геном, но целый зародыш сохраняет при этом свою структуру, включая и генетические признаки, то отсюда следует, что и геном по отношению к развитию выступает как целостный фактор, а не как набор независимых и жестких программ поведения отдельных клеток» (Белоусов, 1987, с. 18).

С другой стороны, очевидно и то, что эта целостная причина развития обладает важным свойством, которое воспринимается как существование «биологического поля» (Гурвич, 1944, 1991), где части организма взаимодействуют друг с другом, создавая целое, а «каждому акту дифференцировки предшествует детерминация целого» (Шишкин, 1988, с. 148). По мнению М.А. Шишкина (1988), это вытекает из закона К.М. Бэра, гласящего, что «общее в развитии предшествует специальному», а также отражено в генетике в виде гипотезы генного баланса, по которой каждый признак определяется всем геномом, а не детерминируется отдельным геном. Согласно эпигенетической теории эволюции, из этого следует важный вывод. Поскольку устойчивость развития (эквифинальность) определяется целостными системными свойствами зародыша, влияющими на его клетки, каждая из которых при дришевских регуляциях не является жестко детерминированной, имеет сама по себе неопределенную судьбу и зависит от положения (это и обеспечивает целостные свойства развития), то «нормальный фенотип», соответствующий адаптивной норме, «будет осуществляться в пределах широкого спектра геномных вариаций» (Шишкин, 1988, с. 149). Поэтому при формировании адаптивной нормы (стабильного итога развития) «естественный отбор неизбежно создает на ее основе генетическую вариабельность» (Там же, с. 149), которая будет скрыта адаптивной нормой до момента ее дестабилизации.

Таким образом, опираясь на законы К.М. Бэра и Г. Дриша, а также с позиций синергетики и эпигенетической теории можно утверждать, что регуляция развития осуществляется на основе функционирования всей эпигенетической системы как целого, т.е. активно работающих эпигенотипов в каждой клетке развивающегося организма, а не на основе детерминации отдельных признаков отдельными генами. Различия между разной активностью генома в

разных клетках, неизбежно возникающие при взаимодействии увеличивающихся в числе клеток, в том числе и взаимного механического давления, обеспечивают эпигенетическую самоорганизацию частей целого развивающегося (самоусложняющегося) организма.

Советский биолог Эрвин Бауэр (1935), по-видимому, первым отчетливо осознал и сформулировал суть самоорганизующихся живых систем, понимая жизнь как устойчивое неравновесное состояние. К сожалению, его замечательная книга «Теоретическая биология» не оказала большого влияния на развитие биологии ни в нашей стране, ни за рубежом. Значительно позже эта идея заново пришла из нелинейной неравновесной термодинамики и теории катастроф (Том, 1970; Николис, Пригожин, 1979; Пригожин, 1980, 1991; Хакен, 1980; Пригожин, Стенгерс, 1986), так как уже успела возникнуть концептуальная основа для восприятия научным сообществом идеи самоорганизации на основе устойчивых неравновесных систем под общим названием *синергетика*. Математические понятия синергетики, или теории самоорганизации, сформировались в русле качественного анализа дифференциальных уравнений, когда уравнения не решаются путем интегрирования, а исследуется качественная структура соответствующих им векторных полей (Белоусов, 1987).

Широко известны работы бельгийского ученого российского происхождения — Ильи Романовича Пригожина, в которых изложены основы возникновения самоорганизации устойчиво неравновесных систем, в том числе и биологических. Эти нелинейные неравновесные термодинамические системы способны формировать так называемые *диссипативные структуры* (Пригожин, 1980). И.Р. Пригожин указал на возможность спонтанного возникновения порядка и структурной организации из беспорядка и хаоса в результате процесса самоорганизации (Пригожин, 1980). И.Р. Пригожин и И. Стенгерс отметили: «...мы ввели новое понятие — диссипативная структура, чтобы подчеркнуть тесную и на первый взгляд парадоксальную взаимосвязь, существующую в таких ситуациях, с одной стороны, между структурой и порядком, а с другой — между диссипацией, или потерями (Там же, с. 197) и уточняют: «...все диссипативные структуры по существу отражают глобальную ситуацию в порождающей их неравновесной системе. Описывающие их параметры — макроскопические... Временные масштабы также другие: они соответствуют не молекулярным масштабам (например, периодам колебаний отдельных молекул, т.е. порядка 10^{-15} с), а макроскопическим, т.е. секундам, минутам или часам» (Там же, с. 198). Важно дополнить, что при заданных граничных условиях в пределах сильно нелинейной системы могут существовать не одно, а несколько устойчивых (стационарных) состояний, причем, «переход из одного состояния в другое играет важную роль в механизмах управления, встречающихся в биологических системах» (Там же, с. 206).

По словам В.А. Васильева с соавт. (1982, с. 82–83): «... при увеличении потока энергии и энтропии в них (термодинамически открытых системах. — А.В.) возможно возникновение неустойчивости, приводящей к образованию стабильных пространственно-неоднородных состояний — так называемых диссипативных структур (Гленсдорф, Пригожин, 1973). Подчеркнем, что момент возникновения неустойчивости должен управляться в объекте (соответствующие контуры управления обычно не входят в такие модели), однако в дальнейшем путь процессов определен практически однозначно. Такую регуляцию и соответственно записи информации о ней можно считать параметрической».

Качественный анализ дифференциальных уравнений вида $\dot{x}_t = f(X^n) + C$ показывает, что признаки самоорганизации все отчетливее проявляются при росте нелинейности этих уравнений, т.е. при возрастании показателя степени n при переменной X. Рассмотрим в этой связи некоторые примеры, приведенные Л.В. Белоусовым (1987). При $n = 0$ уравнение $\dot{x}_t = kx + C$, т.е. скорость процесса константна (постоянна) и не зависит от величины X. Такая система, которая, например, может описывать равномерное расходование или накопление вещества, не обладает внутренней динамикой и не способна к самоорганизации. Пусть при $n = 1$ уравнение выглядит как $\dot{x}_t = kx - C$, где x — динамическая переменная, а величина k, которая постоянна или на порядок медленнее изменяется по сравнению с переменной x, называется параметром. Это еще линейная система, так как $n = 1$, но если параметр $k > 0$ и $x < C/k$, то $\dot{x}_t > 0$, однако если $x > C/k$, то $\dot{x}_t < 0$. Векторы, выражающие x_t, по обе стороны от точки $x = C/k$ расходятся в бесконечность. Однако если параметр $k < 0$, то векторы в данной точке, наоборот, сходятся. В первой ситуации точка с координатой $x = C/k$ является неустойчивым узлом, а во второй — устойчивым. Появление устойчивых и неустойчивых узлов в динамической системе следует рассматривать как некоторые зачатки или предпосылки ее самоорганизации. В первом случае, при параметре $k > 0$, система усиливает все заданные снаружи сдвиги x из одного равновесного, но неустойчивого состояния, а при $k < 0$ все значения x сталкивает в равновесную устойчивую точку. Поэтому возможность данной системы к самоорганизации является, как отмечает Л.В. Белоусов, «еще весьма рудиментарной», так как она либо стремится в одно устойчивое состояние, либо сваливается в бесконечность. Однако и в этом случае уже видна роль параметра k при регуляции поведения данной динамической системы, т.е. роль параметрической регуляции.

При переходе в область нелинейности можно рассмотреть квадратичное дифференциальное уравнение $\dot{x}_t = kx^2 + C$. В этом случае при любом значении параметра $k \neq 0$ один из двух корней уравнения будет устойчивым узлом, а другой — неустойчивым. При переходе параметра k через нулевое значение устойчивый и неустойчивый узлы будут меняться местами, а изменение

параметра в зоне $k = 0$ чревато сдвигом в бесконечность. Сдвиг переменной x системы в бесконечность произойдет и при смещении вправо от неустойчивого узла при положительных k или соответственно влево при отрицательных ($k < 0$). При кубическом порядке систем нелинейность резко возрастает, как и способность к самоорганизации. Например, в системе вида $\dot{x}_t = -kx - k_1x^3$, где $k_1 > 0$, при $k > 0$ имеется один действительный корень $x = 0$, который соответствует одному устойчивому состоянию (рис. 4.1, А), а при $k < 0$ возможны три действительных корня, среди которых x = 0 становится неустойчивым состоянием, а устойчивы два крайних корня: $x_{1.2} = \pm\sqrt{-k/k_1}$ (рис. 4.1, Б).

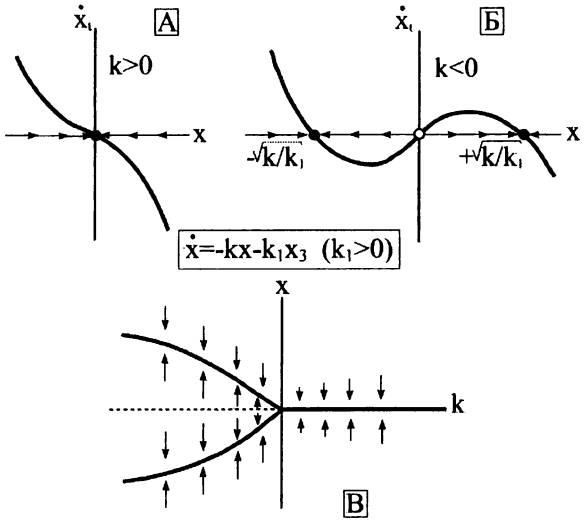


Рис. 4.1. Исследование дифференциального уравнения вида $\dot{x}_t = -kx - k_1x^3$, где $k_1 > 0$. А — один корень и одно устойчивое состояние системы при k > 0; Б — три действительных корня и три состояния при k < 0, одно из которых (белый кружок) неустойчиво; В — бифуркационная диаграмма, отражающая возможные состояния переменной x при разных значениях параметра k. Стрелки указывают направление движения системы в сторону «притягивающего» устойчивого состояния (по Белоусов, 1987, с дополнениями)

Следовательно, при переходе параметра k через нулевое значение в область отрицательных значений прежнее устойчивое состояние $x = 0$ становится неустойчивым, но возникают два новых устойчивых состояния, и система дифференцируется, усложняется за счет явления бифуркации, т. е. «разъединения» исходного устойчивого состояния на два, что хорошо видно на бифуркационной диаграмме (рис. 4.1, В). После изменения значений управляющего

параметра k через область неустойчивости (где $k = 0$ и $x = 0$) в сторону отрицательных величин γ системы возникает возможность выбора, и она может осуществить ту или другую траекторию бифуркационной диаграммы. При этом выбор будет зависеть от значений переменной x, так как при любых положительных значениях система будет стремиться (притягиваться) к верхним бифуркационной траектории и устойчивому состоянию (рис. 4.1, В), а при отрицательных — к нижним.

Притягивающее влияние определенной области значений динамических переменных называется аттрактором. Аттракторы устойчивых систем — это известные после классических работ Ляпунова и Пуанкаре некоторые характерные точки и линии, определяемые как фокусы и предельные циклы (Пригожин, Стенгерс, 1986). В.А. Васильев с соавторами (1982, с. 99) полагают, что «... диссипативная структура является мощным аттрактором. Чем дальше система уходит от положения термодинамического равновесия, тем надежнее и более детерминированно происходит образование структур. Создание таких притягивающих состояний может обходиться системе дешевле, нежели поддержание мощных источников градиентов». По их мнению, особое значение имеет то, что: «...размеры системы управляются как параметрически, так и через внешние условия. Однако второй способ не столь эффективен. Поэтому, как правило, размеры диссипативных систем определены значениями параметров, причем их малые изменения приводят к малым изменениям размеров» (Там же, с. 101). Важно заметить, что размерность множества, которое представляет собой аттрактор, всегда меньше размерности самого фазового пространства, так как это множество состояний системы остается инвариантным в процессе «движения» (Николис, Пригожин, 1990).

В трехмерных системах появляются особые аттракторы, которые называются странными аттракторами. Рост числа устойчивых состояний при росте управляющего параметра системы будет соответствовать все более сложным колебаниям. По словам И. Пригожина (1991, с. 47): «В странном аттракторе система движется от одной точки к другой детерминированным образом, но траектория движения в конце концов настолько запутывается, что предсказать движение системы в целом невозможно — это смесь стабильности и нестабильности». В соответствии с известной моделью «пекаря» странный аттрактор, возникающий при периодических колебаниях путем наложения последовательно удваивающихся периодов (Арнольд, 1990), можно представить себе следующим образом. По этой модели-аналогии капля чернил падает на раскатанное тесто, затем «пекарь» начинает месить тесто: перегибать и многократно раскатывать, последовательно «удваивая периоды колебаний». Постепенно окрашенный слой раскатывается почти до микронной толщины и на поперечном разрезе куска готового теста можно увидеть его исчерченность — множество

окрашенных тонких слоев. Если мысленно перемещаться по всему слою, повторяя все изгибы, возникшие при действиях «пекаря», то расстояние от одного до другого края исходной капли чернил будет очень велико, а перемещение воображаемой точки по слоям будет соответствовать некоторой запутанной траектории, которая в некоторых местах будет очень сильно сближаться с другими ее частями, проходящими по удаленным (если двигаться вдоль данной траектории) слоям. В конце концов возникает странный аттрактор — «множество близких друг другу периодических траекторий, которое в целом устойчиво при том, что каждая траектория по отдельности неустойчива» (Белоусов, 1987, с. 36). Вполне можно представить себе, что по случайным причинам в области сближения двух частей траекторий произойдет перескок перемещающейся точки с исходной части траектории на другую пространственно сблизившуюся, но линейно отдаленную часть траектории (виток). По другой модели «горного серпантина» можно представить, что вместо спуска с горы вдоль по дорожному серпантину произойдет катастрофическое перемещение вниз по склону на ближайший виток серпантина, расположенный ниже. Если вспомнить о дришевских регуляциях, то явление странного аттрактора может косвенно объяснить возможность целого (системы) устойчиво определять судьбу отдельных частей (элементов), каждая из которых неустойчива, но способна регулироваться. При этом, по словам Л.В. Белоусова, «можно думать, что широкая изменчивость (вариабельность) многих биологических процессов (в том числе онтогенетических) имеет в своей основе как раз устойчивые стохастические множества типа странных аттракторов» (Там же, с. 36).

При изменении управляющего параметра системы может наблюдаться каскад последовательных бифуркаций, а если переменная x будет рассматриваться как пространственная координата, то без всякого внешнего воздействия на данную систему только за счет параметрической регуляции при плавном изменении значений управляющего параметра будет снижаться порядок ее симметрии (Белоусов, 1987), т.е. будет возникать структура и/или изменяться форма объекта. В точках бифуркаций термодинамическая ветвь неустойчива и способна к флуктуациям, а между точками бифуркаций поведение системы становится детерминируемым и устойчивым. Неустойчивое стационарное состояние часто соответствует порогу между двумя устойчивыми состояниями. При приближении вплотную к точкам бифуркации флуктуации становятся аномально сильными, причем амплитуда флуктуаций микроскопических элементов системы имеет такой же порядок значений, что и у макроскопических элементов. Это сопровождается тем, что частицы, которые удалены друг от друга на макроскопические расстояния, в таких условиях перестают быть полностью независимыми, система функционирует как единое целое и возникает явление дальнодействия.

И. Пригожин и И. Стенгерс (1986) так характеризуют это явление: «Одной из наиболее интересных особенностей диссипативных структур является их когерентность. Система ведет себя как единое целое и как если бы она была вместилищем дальнодействующих сил. Несмотря на то, что силы молекулярного взаимодействия являются короткодействующими (действуют на расстоянии порядка 10^{-8} см), система структурируется так, как если бы каждая молекула была «информирована» о состоянии системы в целом» (1986, с. 229).

Появление таких дальнодействующих корреляций элементов (когерентности) наблюдается в момент (в точке) перехода от равновесного состояния к неравновесному, причем сами дальнодействующие корреляции успевают организовать всю систему еще до того, как происходит макроскопическая бифуркация (Пригожин, 1985; Пригожин, Стенгерс, 1986). Существенно то, что в сильно неравновесных условиях системы начинают «воспринимать» влияние внешних полей, например гравитации, а эта особенность создает возможность отбора конфигураций систем. Благодаря флуктуациям «системы приобретают способность «прощупывать» фазовое пространство и блуждать около состояния, предсказываемого решением феноменологического, детерминистического уравнения» (Николис, Пригожин, 1990). В связи с этим, вероятно, возможна «активная» подстройка флуктуирующей системы к окружающей среде в сильно неравновесных условиях.

Важно также подчеркнуть, что «активность» самоорганизующейся материальной системы, формирующей каскад бифуркаций и соответствующих диссипативных структур обусловлена неравновесными условиями, порождаемыми самой системой (Пригожин, Стенгерс, 1986), что также явно согласуется с законом Г. Дриша (1915). Активный поиск наиболее удачной («адаптивной») конфигурации в то же время может поддерживаться существованием «памяти» у системы, находящейся в устойчивом неравновесном состоянии. В.А. Васильев с соавт. (1982) полагают, что «...возможность запоминания возникает в системе только тогда, когда она имеет несколько стационарных состояний. Собственно попадание в одно из нескольких возможных стационарных состояний и есть акт запоминания» (с. 95).

Таким образом, если в равновесных системах с позиций термодинамики производство энтропии, а также потоки и действующие силы равны нулю, то системы, в том числе биологические, в сильно неравновесных условиях при достаточно мощных потоках вещества и энергии могут спонтанно и активно создавать набор устойчиво неравновесных динамических состояний — диссипативных структур, т.е. самопроизвольно дифференцироваться, порождая структурное разнообразие и сложность. При этом, как отмечает Л.В. Белоусов, «возникают вполне определенные структуры, развернутые как во времени, так и в пространстве и обладающие свойствами целостности». Таким образом, стано-

вится возможным говорить о двух разных картинах мира, построенных на разных принципах: мире однозначного детерминизма и самоорганизующемся мире, причем первый укладывается во второй как его частный случай (Белоусов, 1987). Сравнение свойств двух этих картин мира показано в табл. 4.1.

Обсуждая возможности использования теории диссипативных структур для изучения развития биологических систем В.А. Васильев с соавт. (1982) полагают, что «...рассматриваемые ...автономные модели из теории диссипативных структур показывают: 1) возможность описать существенные потери симметрии объекта при его автономном развитии; 2) управляемость ростом и регенерацией (репарацией. — А.В.); 3) возможность образовывать иерархию структур; 4) вариабельность путей установления структуры и эквифинальность процессов даже при наличии значительных флуктуаций; 5) возможность в рамках распределенных моделей клеточной дифференцировки типа триггеров Жакоба-Моно связать эпигенез и формообразование...» (с. 83). В то же время эти авторы высказывают сожаление по поводу малого внимания биологического научного сообщества к теории диссипативных структур: «До сих пор развитие теории диссипативных структур и ее приложение к решению проблем структурообразования в биологии не находит должного понимания со стороны большей части исследователей-биологов» (Там же, с. 99) и далее заключают: «Конечно, теория диссипативных структур не решает, да и не может решить всех проблем индивидуального развития организма. Однако понимание ее возможностей несомненно принесет определенную пользу» (Там же, с. 99).

Представления о самоорганизации («морфогенезе») диссипативных структур пригодны, однако, не только для биологических, но и для многих абиотических явлений: от химических автоколебаний концентраций реагентов (известная модель Брюсселятора, реакция Белоусова — Жаботинского с периодическим изменением цвета раствора, работающая как химические часы) и систем атмосферных явлений до динамических систем формирования Вселенной.

Можно полагать, что все живые организмы являются диссипативными структурами и находятся в устойчивых неравновесных состояниях, которые динамически «длятся» в виде самоорганизующейся макроскопической флуктуации на основе протекающих через них потоков вещества и энергии. В.А. Васильев с соавт. (1982), в частности, замечают, что «...в клеточных системах ... может возникать диффузионный барьер...в таких системах даже с однородными параметрами в результате внешних надпороговых воздействий могут образовываться устойчивые локализованные диссипативные структуры... При этом система запоминает место воздействия. Укажем также, что в однородных однокомпонентных клеточных системах возможны устойчивые структуры, тогда как непрерывные системы их не имеют. То же самое относится к системам с триггерной точечной кинетикой, которые важны в связи с пробле-

Таблица 4.1. Сравнение двух картин мира: однозначного детерминизма и самоорганизации (по Л.В. Белоусову, 1987, с. 44)

№	Мир однозначного детерминизма	Самоорганизующийся мир
1	Одна причина имеет не более чем одно следствие; следствия соразмерны причинам; порядок симметрии не понижается	Причина может иметь более чем одно следствие. Малые причины могут порождать несоразмерно большие следствия, и наоборот. Порядок симметрии может спонтанно понижаться
2	Процессы полностью обратимы и консервативны: процесс можно обернуть вспять и вернуться точно к начальному состоянию со всеми его свойствами	Процессы необратимы и неконсервативны. Их поступательное движение сопровождается рассеянием энергии. Точно к начальному состоянию вернуться нельзя
3	Мир неограниченно предсказуем. Новой информации в нем не возникает. Только ограниченность наших знаний препятствует полной предсказуемости. Соответственно все события предетерминированы и всякая свобода выбора отсутствует	Мир предсказуем лишь ограниченно — до ближайшей неустойчивости. В областях неустойчивости возникает принципиально новая информация, которая не могла быть заранее предсказана. Соответственно в мире существует определенная свобода выбора, хотя обычно и между ограниченным количеством дискретных вариантов
4	Мир не имеет истории, если понимать ее как необратимую последовательность неповторимых событий	Мир имеет уникальную историю, которая не может быть предвычислена, но оказывает мощное, хотя и неоднозначное влияние на будущее
5	Мир является негрубым: в нем существует непрерывный спектр состояний, плавно переходящих одно в другое (образ гладкой плоскости)	Мир является грубым: в нем существуют дискретные устойчивые состояния, разделенные неустойчивыми промежутками (образ горной страны)
6	Свойства системы полностью определяются индивидуальными свойствами ее элементов, на которые поэтому и должно быть обращено основное внимание. Чем ближе до уровня отдельных элементов доведено разложение системы, тем полнее наше знание о ней	Система проявляет в своем поведении более или менее ясные черты целостности. Поведение элементов определяется в большей степени структурой этой системы в целом и положением элементов в структуре, нежели их индивидуальными свойствами. Поэтому, разлагая систему, мы рискуем утратить информацию о ее функционировании
7	Внешние шумы (хаотические процессы) являются нежелательными помехами, нарушающими закономерный ход событий	Шумы — необходимое условие закономерного функционирования. Из хаоса может возникнуть порядок
8	Все переменные имеют близкие характерные времена, а если эти времена и различаются, то данные различия незакономерны и несущественны для функционирования системы	Существует четкая иерархия характерных времен (уровни переменных системы). Это совершенно необходимо для ее функционирования

мами эпигенеза. Таким образом, наличие диффузионного барьера может быть важным фактором, стабилизирующим структуру» (с. 92).

Живой и развивающийся фенотип напоминает формирование и поддержание определенного набора структур, спонтанно возникающих в виде поперечного среза турбулентной волны — буруна, который образуется на поверхности озера вслед за движущейся с ускорением моторной лодкой. При отсутствии ветра и постоянной скорости вращения лопастей винта на поверхности воды будет возникать и поддерживаться определенный набор спонтанно возникающих «морфологических» состояний — типичный для этой динамической модели волны. Если остановить воздействие вынуждающих колебаний, обусловливающих поток вещества и энергии и вызывающих устойчиво неравновесную флуктуацию, то живая диссипативная структура придет к равновесию и рассеется (диссипируется), как стоячие волны в сосуде, стоящем на крышке работающей центрифуги или как волна за кормой катера. Диссипативные структуры часто возникают на границе сред при постоянных потоках вещества и энергии. Типичными диссипативными структурами, например, являются морозные узоры на стекле, напоминающие причудливые листья растений (Любищев, 1982). Имеются все основания заключить, что все фенотипы фактически представляют собой диссипативные структуры, динамически формирующиеся и существующие лишь при устойчивом сохранении неравновесного состояния. Равновесие со средой для живых систем означает их гибель.

Фены в таком смысле представляют собой определенные допустимые состояния диссипативной структуры (фенотипа). В основе некоего порядка их возникновения лежат хаотические внутри- и межклеточные процессы дифференцировки тканей и морфогенеза, параметризуемые работой эпигенотипа. Поэтому фены могут либо проявляться, либо не проявляться у особей, а их появление (для пороговых структур) в основном не коррелирует на разных сторонах тела особей (подвержено флуктуирующей асимметрии), иногда их возникновение в фенотипе совершенно непредсказуемо и, как принято считать, случайно. По данным В.А. Кизеля (1980), у ряски есть правая и левая формы, но при половом размножении семенами знак асимметрии не наследуется (реализуется случайно), а при вегетативном — сохраняется. В первом случае фенотипические свойства развивающихся из семян рясок отражают стохастичность и возможность случайного выбора системой одного из двух эпигенетически возможных (допустимых) фенотипических состояний. Во втором случае очевидной причиной является эпигенетическая наследственность передающейся потомкам уже «определившейся с выбором» вегетативной системы. В этом отношении весьма интересны в структурном отношении вегетативные химеры растений, возникающие при взаимодействии разных видовых эпигенетических систем в результате прививки побега одного вида пло-

дового дерева на другой (известные опыты И.В. Мичурина и его последователей). В итоге происходит взаимодействие разных видовых эпигенетических систем, их функциональная молекулярно-генетическая «гибридизация», итогом которой является возникновение либо промежуточных свойств «гибридного» плода, листьев и других частей побега, либо «доминирование» одной из этих систем, аттрактивные свойства которой сильнее. Не исключено, что в таких ситуациях активируется система мобильных элементов генома, обеспечивающая возрастание флуктуаций эпигенетической системы, и происходит активный поиск необходимого «компромиссного» в энергетическом и информационно-конструкционном отношении состояния возникающей «гибридной» диссипативной структуры в морфогенезе данного растения. Эта проблема далека от своего решения и может дать глубокое понимание синергетической и эпигенетической природы процессов морфогенеза.

Однако, как уже неоднократно отмечалось выше, если бы была возможность заставить одну и ту же особь развиваться много раз с самого начала (аналогом могут служить метамерные структуры растений, например листья), то мы смогли бы отобразить трансформационное «поведение» данной морфологической структуры в фазовом пространстве: построить для нее реальную бифуркационную диаграмму, характеризующую возможность проявления того или иного сценария развития и формирования фенов при изменении того или иного управляющего параметра. В известном смысле такая возможность реально существует, например, при сравнении реализации антимерных структур у метамеров на левой и правой сторонах тела. На вопрос о выборе развивающейся системой левого или правого варианта структуры И. Пригожин и И. Стенгерс (1986) заключают: «Каким образом система выбирает между правым и левым? В этом выборе неизбежно присутствует элемент случайности: макроскопическое уравнение не в состоянии предсказать, по какой траектории пойдет эволюция системы. Не помогает и обращение к микроскопическому описанию. Не существует также различия между правым и левым. Перед нами — случайные явления, аналогичные исходу бросания игральной кости» (с. 218–219).

В этой связи уместно рассмотреть возможный системный механизм формирования разных фенов на разных сторонах тела одновременно. На мой взгляд, проявление разных фенов на разных сторонах особи, как и вообще проявления дискретных фенов в фенотипе, объясняется системными механизмами бифуркации исходя из представлений неравновесной нелинейной термодинамики и синергетики. Роль бифуркаций в морфогенезе блестяще показана Л.В.Белоусовым (1987), поэтому достаточно отметить лишь самые важные моменты в фазовом портрете системы, который называется бифуркационной диаграммой. Пример бифуркационной кривой, дающей несколько решений при увеличении управляющего параметра лямбда (слева) и объемное (трехмерное) механическое

изображение явления бифуркации, как модели, объясняющей формирование разных фенов, как устойчивых решений (состояний) *a*, *b*1 и *b*2, возникающих при разных уровнях управляющего параметра лямбда, показан на рис. 4.2. Управляющим параметром λ может быть любая медленно меняющаяся количественная основа варьирования структуры: общее количество пигмента, масса нервной или костной ткани и др. Для нас важно, что до того, как будет достигнут критический пороговый уровень (λ_c), будет существовать только одно устойчивое состояние признака — одно решение, а в критической точке (λ_c) возникает неопределенность и становится возможным множественное решение, появление двух устойчивых состояний: либо *b*1, либо *b*2.

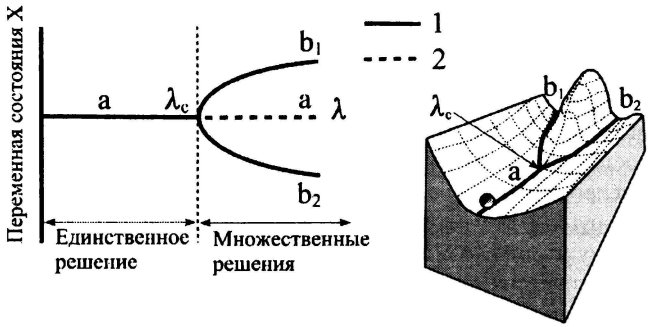


Рис. 4.2. Бифуркационная диаграмма (по Николис, Пригожин, 1990).
При достижении критического значения управляющего параметра λ_c возникает бифуркация и возможны одновременно все три решения (a, b_1, b_2), из которых устойчивыми являются b_1 и b_2 (см. пояснения в тексте)

На рисунке 4.2. также показана иллюстрация, взятая из книги Г. Николис и И. Пригожина (1990), которая весьма напоминает модель-аналогию развития в виде ледяного желоба с развилками, рассмотренную мной 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. Этим, собственно, и обусловлено явление флуктуирующей асимметрии, о которой речь пойдет в следующей главе.

Глубокий современный обзор представлений о соотношении энтропии и информации термодинамических процессов в биологических системах сделал Э.О. Амон (2002), обсуждая применение энтропийно-информационных мер в биостратиграфии. Некоторые взгляды автора книги оказались настолько созвучными моим собственным представлениям, что я посчитал необходимым кратко остановиться на некоторых из них, однако не для целей биостра-

тиграфии, а для рассмотрения некоторых аспектов функционирования и трансформации популяционных эпигенетических систем. Мы не будем касаться важной предыстории создания теории информации Норбертом Винером и Клодом Шенноном. Шеннон, введя в научный обиход знаменитую формулу, приемлемую для измерения количества энтропии H и/или информации I:

$$H_p = -\sum_{i=1}^{N} p_i \log p_i$$

сделал серьезный прорыв, позволяющий найти эквивалент между единицей «физической энтропии» и информации: 1 Дж/К (единица энтропии) приблизительно составляет 10^{24} бит. Н.М. Бажин с соавт. (2000) подчеркивают, что в некотором отношении эта эквивалентность не менее важна, чем эквивалентность массы и энергии в знаменитой формуле Альберта Эйнштейна: $E = mc^2$. Однако эквивалентность единиц «физической энтропии» и информации справедлива лишь по отношению к макроинформации для макроскопического уровня системы (для информации о реализации в данный момент одного из возможных состояний системы), поскольку микроинформация вообще не может быть зафиксирована из-за постоянного быстрого перехода из одного микросостояния в другое в силу неустойчивости микроскопических движений и энергетических флуктуаций (Амон, 2002).

В биологических системах существует иерархия характерных времен (уровней переменных) в иерархии элементов их структурной организации. На низших уровнях организационной сложности в фазе молекулярно-генетической структурированности могут протекать столь быстрые процессы, которые относительно процессов более высоких уровней иерархии структур, например характерных времен клеток, могут считаться в значительной степени хаотическими и неустойчивыми. Для систем органов индивидуумов клеточные процессы также являются крайне неустойчивыми и быстрыми, и на этом уровне высшие системы организации по отношению к низшим или микроскопическим будут макроскопическими. Можно продолжать эту иерархию времен и структур, но из этих двух примеров видно, что в системах существуют макроскопический и микроскопический уровни, которым соответствуют свои характерные времена процессов. Существует связь характерных времен процессов с характерными линейными размерами определенного уровня (молекулярного, субклеточного, клеточного, тканевого и др.). Л.В. Белоусов (1987) считает, что «если за характерный размер данного уровня принять размер зоны, в пределах которой переменные данного уровня остаются приблизительно постоянными», то «временная и размерная иерархии практически совпадут». Этот характерный размер он предложил назвать размером однородности — РО. По его мнению, геном вида или популяции относится к высшему иерархическому

уровню характерных времен в связи с тем, что частота обратного мутирования (изменения генома) на несколько порядков выше времени жизненного цикла особи. В то же время «РО этого уровня можно считать равным суммарному размеру генетически однородной популяции, что заведомо превышает размеры отдельной особи» (Белоусов, 1987, с. 47). Отсюда, по его словам, «уже по чисто формальным признакам геном попадает в разряд *параметров* (курсив мой. — А.В.) онтогенеза» (Там же, с. 47). Данный вывод носит принципиальное значение, так как, по мнению Л.В. Белоусова, «... признание параметрической функции генома сразу устраняет все трудности и противоречия, накопившиеся при попытках понять морфогенетические (т.е. пространственно неоднородные) эффекты генетических факторов, расположенных, за редчайшими исключениями, практически однородно в пространстве организма. Становится понятным также и отсутствие однозначных связей между отдельными признаками» (Там же, с. 47).

Если геном является высшим уровнем и параметризует морфогенез, то на другом, нижнем, уровне иерархии развития располагаются очень быстрые, например субклеточные процессы, которые характеризуют динамические переменные. Для этих уровней характерные времена длятся не более десятков секунд, а РО составляет несколько нанометров. Между самым нижним и самым верхним иерархическими уровнями существуют промежуточные. Например, Б. Халл (Hall, 2003), как было сказано ранее, указывает на существование промежуточного уровня клеточной конденсации. По его мнению, конденсаты клеток как некие модули являются фундаментальными развитийными и селективными единицами морфологии (морфогенетическими единицами), которые обеспечивают промежуточное взаимодействие между генотипом и фенотипом. В иерархии эмерджентных процессов генные сети и генные каскады (генетические модули) связывают генотип с такими морфогенетическими единицами, как клеточные конденсации, тогда как эпигенетические процессы — эмбриональные индукции, тканевые взаимодействия и функциональная интеграция — связывают морфогенетические единицы с фенотипом (рис. 4.3).

Ранее мы рассматривали аналогичный промежуточный уровень клеточных агрегаций на примере естественных клеточных модулей, которые Г.А. Савостьянов (2001) назвал «гистионами». По мнению Л.В. Белоусова (1987), каждый промежуточный иерархический уровень параметризуется расположенным выше уровнем, а также подвергается динамическому воздействию расположенного ниже иерархического уровня. Он полагает, что в наиболее простой двухуровневой системе развития возможны четыре сочетания режимов: 1) процессы верхнего уровня устойчивы к возмущениям и параметризуют процессы нижнего уровня, являющегося неустойчивым (Л.В. Белоусов предложил назвать такие системы дришевскими); 2) процессы нижнего уровня устойчивы, а верхнего —

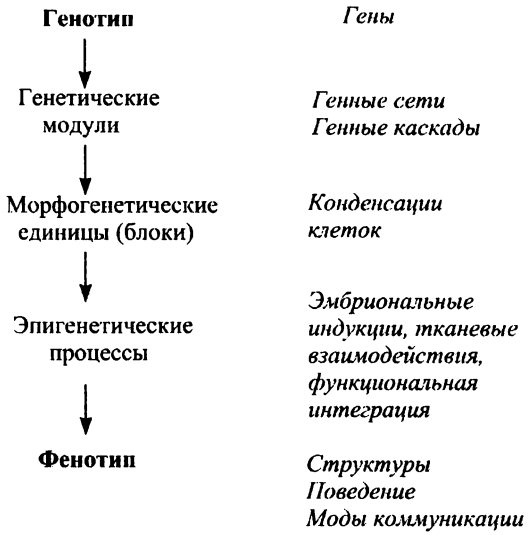


Рис. 4.3. Обобщенное представление (по Hall, 2003) единиц (объектов) и процессов, которые лежат внутри «черного ящика», связывающего генотип и фенотип (слева), и иерархических единиц, оперирующих на каждом уровне (справа)

неустойчивы, в которых нижележащие элементы сохраняют свои свойства и могут влиять на поведение целого (эмерджентные или эмергентные системы); 3) процессы обоих уровней устойчивы, что наблюдается при росте или поддержании слоистых структур (гольтфретеровские системы); 4) процессы обоих уровней неустойчивы, т.е. являются наиболее информационно емкими, но наименее надежными (эпигенетические системы). Наиболее устойчивыми самоорганизующимися системами являются дришевские, поэтому все остальные должны так сшиваться с ними последовательно или иерархически, чтобы вышестоящий уровень относился к дришевским системам. Чаще всего в развитии встречаются связки быстро сменяющих друг друга дришевских и эмерджентных систем, которые, как полагает Л.В. Белоусов, можно в известном приближении рассматривать как эпигенетические.

Существует предположение о том, что явление неравновесности в системе возникает только на макроскопическом уровне, а на микроскопическом уровне осуществляются стремительные по отношению к макроскопическому процессы релаксирования всех частей микросистемного уровня к устойчивому состоянию (Бажин и др., 2000; Амон, 2002). Иными словами, релаксация систем на микроскопическом уровне осуществляется быстрее других нерав-

новесных процессов, что характерно для неравновесных термодинамических процессов, протекающих в сложных системах (Амон, 2002). Эта множественность характерных времен и приводит к возможности появления инерционности неравновесного состояния системы на макроскопическом уровне, т.е. самой возможности появления устойчивого неравновесного состояния. Эту устойчивость обеспечивают диссипативные процессы, происходящие в системе (Пригожин, 1980), а диссипативные, т.е. необратимые, процессы приводят в свою очередь к возникновению диссипативных структур.

Известно, что ценность информации определена ее неизбыточностью или незаменимостью. Как отмечает Э.О. Амон, избыточность информации на более высоких уровнях организации устраняется кодировкой общей информации более низкого уровня организации. При этом каждый последующий уровень организации структуры, хранящей информацию, уменьшает количество незаменимой информации. Следовательно, на более высоких уровнях организации возрастает ценность содержащихся в их элементах информации по сравнению с низшим первичным уровнем. Поэтому информационная ценность элемента более высокого уровня больше, чем ценность элемента более низкого уровня, следовательно, с уровнем организации повышается степень незаменимости элемента (Бажин и др., 2000; Амон, 2002).

Любая живая система с точки зрения термодинамики очень сложна, поскольку некоторые процессы и реакции протекают в слабо неравновесных условиях, а другие — в сильно неравновесных. Поток энергии, проходящий через живую систему, во многом напоминает течение реки, которое то спокойное, то ускоренное или образует водопад, высвобождающий часть накопленной энергии (Пригожин, Стенгерс, 1986). Невероятная сложность живых систем неизбежно приводит к их необратимым изменениям, поскольку энтропийный барьер таких сложных систем бесконечно высок и нельзя обратить морфогенез вспять, а также точно повторить его на той же самой эпигенетической системе даже у однояйцевых близнецов. По словам И. Пригожина и И. Стенгерс (1986, с. 325), «...в настоящее время ни у кого не вызывает сомнений, ..., что необратимость существует на макроскопическом уровне и играет важную конструктивную роль», и далее они заключают (Там же, с. 363): «Необратимость есть источник порядка на всех уровнях. Необратимость есть тот механизм, который создает порядок из хаоса».

Без моделирования устойчивых неравновесных состояний поведение системы и формирование диссипативных структур действительно кажутся хаотическими. В последние годы считается, что, поскольку живые структуры — это некий порядк, возникший из хаоса, то их эволюция принципиально возможна, а также осуществляется лишь «на краю хаоса» («the edge of chaos» или EOC), как было предложено рядом авторов (Kauffman, 1993; Bonabeau, 1997). Живые диссипативные структуры представляют собой именно такой динамический поря-

док и действительно должны эволюировать «на границе хаоса», что затрагивает и природу коэволюционных процессов в сообществах (Kauffman, Johnsen, 1991). Полагаю, что это обстоятельство может оказаться полезным при дальнейшем развитии теории филоценогенетики (Жерихин, 2003).

Гипотеза ЕОС опирается на представление о том, что наибольшая приспособляемость системы возникает в окрестностях точки ее нестабильности (бифуркации), т.е. на границе стабильности и хаоса. В принципе эти идеи в рациональной, а не в такой, как у С. Кофмена, радикальной форме несколько раньше предлагались и обсуждались В.А. Васильевым с соавт. (1982) и Л.В. Белоусовым (1987, 1990). Однако, к сожалению, работы российских исследователей далеко не всегда или с большим опозданием, возможно, из-за языкового барьера, становятся известными мировой научной общественности. Развиваемые Стюартом Кофменом (Kauffman, 1993) представления при несомненной правильности самой постановки данного вопроса, по-видимому, слишком упрощают картину происходящего на границе хаоса, отдав большую часть процессов, связанных с эволюцией упорядоченных живых структур, на откуп исключительно «стохастическим силам» самоорганизации живого. Тем не менее, эти исследования, несмотря на их абстрактный характер, весьма интересны и требуют более подробного рассмотрения.

Основной подход Кофмена состоит в использовании в качестве моделей идеальных сложных булевых сетей (Boolean networks) с множественными связями (рис. 4.4). Такие модели обычно называются «клеточными автоматами» и исходно разрабатывались для проверки свойств самоорганизации диссипативных динамических систем (Николис, Пригожин, 1990). Модель способна к самоорганизации, поскольку в ее основе лежит диссипативная динамическая система и существуют аттракторы. Аттракторы, соответствующие режимам самоорганизации, возникают из-за присутствия нестабильностей в условиях нарушения симметрии, что порождает в системе новые (эмерджентные) свойства, выходящие за пределы суммы свойств отдельных операторов (узлов). Эти системы управляются, по крайней мере, тремя параметрами: числом узлов — «nodes» (N), числом связей («connections»), приходящихся на узел (K), и числом булевых функций, управляющих узлами (P). Состояние булевого узла представлено либо в виде 1 (включен) или 0 (выключен). Изменение системы зависит от состояний на узлах входа (начальных состояний) и булевой переключающей функции, т.е. состояние данного узла на шаге $t + 1$ будет определяться состояниями разных узлов на момент t и функцией, которую узел вычислит. Функция «and» будет включена у элемента на следующем цикле, если все связанные с ним входящие узлы находятся в положении «включено» на текущем цикле. Функция «or» должна быть включена в следующем цикле, если хотя бы один из входящих узлов будет находитья в состоянии «включено» в текущем цикле.

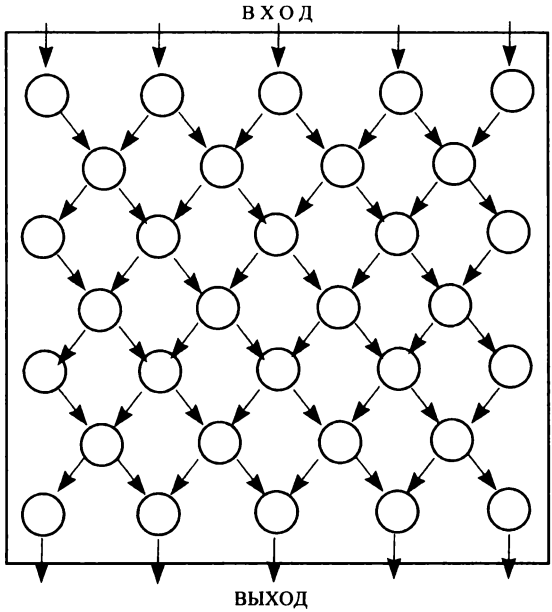


Рис. 4.4. Модель сложной булевой сети процессоров (узлов), каждый из которых обрабатывает данные, полученные локально от своих непосредственных соседей

Сортируя такие системы, Кофмен в конечном итоге оценивает их сложность, используя сотни и тысячи регулируемых узлов сети и булевы функции, зависящие от множества входов, т.е. моделирует «типичное» поведение булевых сетей при данных параметрах. Он систематически варьирует значения параметра от $K = 0$ (когда ни один элемент не регулирует другой) до $K = N$ (в этом случае каждый элемент связан с другим) и проводит поиск систематических динамических различий. Генерация свойств случайных NK систем таким образом обеспечивает особый род «статистической механики» (термин Кофмена) для сложных систем. При N узлах, где возможно 2^N возможных конфигураций узлов, существует 2^N отдельных состояний в фазовом пространстве для системы с N узлами. Поскольку число связей варьирует, то число функций возрастает катастрофически: для K входов будет 2^{2K} возможных булевых функций. При N узлах и K связях каждый узел случайно связан с K другими узлами, которые их регулируют, а функция, которую узлы вычисляют, случайно задается P возможными функциями, которые имеют K значений.

Состояние каждого узла на любой данный момент времени есть функция состояний K узлов, которые с ним связаны, а состояние системы на момент t (определяемое как конфигурация N узлов и их активация) есть определенная функция ее состояния на $t - 1$. Оказалось, что при K, близком к N, система максимально неупорядочена и хаотична, т.е. высокочувствительна к начальным условиям и изменениям. При параметре $K = 1$ система является как бы «замерзшей». Критическое значение лежит около K = 2, при котором система является ни хаотической, ни замерзшей. При $K = 2$ узел получает вход только от двух других узлов. В этом случае, по данным Кофмена, наблюдается наибольшее число возникновений спонтанного порядка. Длина среднего цикла $\sqrt{N}$, т.е. на 10 000 элементов булевой сети в среднем придется 100 упорядоченных состояний, а число аттракторов соответственно будет равно также $\sqrt{N}$. Возникновение такого спонтанного порядка Кофмен объясняет тем, что некоторые булевые функции являются канализирующими. Функция «and» канализирующая в том смысле, что при одном выключенном узле регулируемый узел тоже выключится. Аналогично ведет себя и функция «or»: если один входящий узел включен, то и регулируемый им узел будет включен, что канализирует (направляет) процесс регуляции. Отсюда Кофмен делает вывод о том, что именно в области $K = 2$ и должен быть расположен «край хаоса» («edge of chaos»), где возникает наибольшее число спонтанных упорядоченностей со средним числом альтернативных аттракторов, тогда как в высокоупорядоченном режиме система «замерзает» на месте, а в хаотическом режиме ее динамика совершенно непредсказуема.

Обсуждая итоги исследований, изложенные в книге С. Кофмена «Происхождение Порядка» («The Origin of Order»), Р. Ричардсон (Richardson, 2001) весьма скептически относится к декларации автора о максимизации способности к эволюции за счет того, что естественный отбор должен благоприятствовать системам, балансирующим на границе хаоса. Б. Вебер и Д. Депью (Weber, Depew, 1996), так же критикующие Кофмена за упрощение ситуации, предполагают существование не одного, а семи возможных вариантов решения этой теоретической задачи: 1) естественный отбор, а не самоорганизация, является двигателем эволюции; 2) самоорганизация ограничивает естественный отбор; 3) самоорганизация представляет собой нулевую гипотезу, относительно которой эволюционные изменения должны измеряться; 4) самоорганизация является вспомогательным механизмом для естественного отбора в создании эволюционных изменений; 5) самоорганизация движет эволюцию, но ограничивается естественным отбором; 6) естественный отбор сам по себе формирует самоорганизацию; 7) естественный отбор и самоорганизация являются двумя аспектами элементарного эволюционного процесса. Из этих семи вариантов два последних они считают наиболее радикальными, тогда как пер-

вые пять указывают на важность естественного отбора и самоорганизации, но различаются по степени их относительной значимости.

Видимо, пока нет веских аргументов ни за, ни против высказанных этими авторами вариантов решения данной проблемы. Вполне допустимо также, что часть вариантов вложены друг в друга, могут комбинироваться и дополнять друг друга или в процессе эволюции могут изменять свой «вес», то выходя на первый план, то, наоборот, уступая другой альтернативе.

Р. Ричардсон замечает, что в случаях, где биологи-неодарвинисты видят адаптацию, С. Кофмен видит спонтанный или эмерджентный порядок, активно возникающий из самоорганизации. Если неодарвинисты говорят о постепенном изменении за счет естественного отбора, то С. Кофмен рассуждает о фазовых переходах между соседними аттракторами. Рассмотрев аргументацию Кофмена, изложенную в его книге, Ричардсон приходит к двум заключениям: во-первых, следует считать явно ошибочным и упрощающим стремление Кофмена показать адаптацию и самоорганизацию как конкурирующие теории или модели, во-вторых, действительно имеется насущная необходимость синтезировать представления о самоорганизации и адаптации на разных уровнях организации, но в настоящее время этого еще не произошло.

Предложенные С. Кофменом принцип и подход, как мне представляется, заслуживают большого внимания, так как, возможно, те ограничения в организации регулирования сложных систем с множеством связей, которые он показал, носят фундаментальный характер и лежат в основе эволюционных процессов и их ограничений. Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что «край хаоса» проходит в области $K = 2$, т.е. при наличии альтернативной регуляции развития. Напомню, что такие альтернативные пути развития, маркируемые фенами и их композициями, представляют собой основной материал фенетических иследований. Именно здесь, в этой области значений параметра K, самоорганизующаяся развитийная система способна порождать наибольшее число спонтанных упорядоченностей с ограниченным, а не бесконечно большим числом аттракторов и, следовательно, может эволюционировать (Белоусов, 1990).

На разных сторонах особи могут, как мы знаем, одновременно проявляться разные антимерные структуры и их состояния. Асимметричные билатеральные композиции фенов — устойчивых состояний антимерных диссипативных структур, позволяют осуществлять «экологическую апробацию» этих дискретных вариантов развития особи. В итоге отбор сохраняет и стабилизирует в популяции такие варианты параметризации биологических диссипативных структур, которые не являются летальными или субвитальными. Дискретность проявляющихся биологических диссипативных структур, как уже отмечалось, указывает на пороговый характер их реализации в развитии, на-

личие альтернативных путей и бифуркаций в морфогенезе на его завершающих этапах, где регуляция онтогенетических процессов неустойчива. Апробация терминальных вариантов развития постоянно происходит в природных условиях, и отбор обеспечивает регулярную отладку и шлифовку набора допустимых дискретных путей популяционного онтогенеза, т.е. их эпигенетическую и геномную параметризацию.

Необходимость формирования фенотипа — жизнеспособной биологической диссипативной структуры при постоянно меняющихся аутэкологических и синэкологических отношениях организмов со средой, приводит к компромиссному выбору спектра наиболее адекватных и жизнеспособных путей развития, которые в дальнейшем сохраняются и стабилизируются отбором. Стабилизация данной эпигенетической системы и соответствующего генома в свою очередь вызывает деформацию всего каскада возможных бифуркаций потенциальных диссипативных структур и создает возможность проявления в фенотипе необычных дискретных состояний. При этом осуществляется их экологическая апробация в виде, например, новых фенов и их композиций. Дальнейшее изменение среды неизбежно вызывает новую разбалансировку и дестабилизацию развития. С возникновением новых условий и требований среды исходная оптимальная параметризация эпигенетической системы становится инадаптивной и уже мало соответствует трансформированной среде. Тем самым, с одной стороны, происходит постепенное «вытеснение» эпигенетической системы данной группы организмов в область потенциальной реализации маложизнеспособных фенотипов — субвитальных диссипативных структур, а с другой — эпигенетическая система активно перестраивается в направлении параметризации спектра жизнеспособных фенотипов. Если скорость эпигенетической перестройки популяции окажется недостаточной для того, чтобы отбор обеспечил поиск и «синтез» компромиссного спектра «новых», высокожизнеспособных вариантов развития, то такая группа в измененной среде не сохранится и неизбежно вымрет.

Таким образом, эволюционные изменения морфогенеза действительно должны сопровождаться постоянным балансированием популяций на границе возможностей реализации параметризуемого геномом потенциального спектра жизнеспособных биологических диссипативных структур — на краю хаоса. И хотя проблема эволюции живых систем «на краю хаоса» пока далека от решения и носит во многом спекулятивный характер, но чрезвычайно актуальна, поскольку очевидно, что живые системы основаны на явлении самоорганизации и представляют собой диссипативные структуры, которые параметризуются эпигенетической системой в существующих природных условиях.

Глава 5

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ПОПУЛЯЦИИ

Анализ эпигенетической изменчивости начинается с группового изучения регулярных стохастических билатеральных нарушений симметрии или флуктуирующей асимметрии. Флуктуирующая асимметрия проявления билатеральных структур — это своеобразное «окно», через которое можно «заглянуть» в процесс развития, зондировать онтогенез на популяционном уровне. Эта идея четко сформулирована В.М. Захаровым (1987, с. 3): «В силу стохастической природы этого явления анализ его оказывается возможным лишь на надиндивидуальном уровне — уровне групп особей. Поэтому исследование флуктуирующей асимметрии требует подхода, совмещающего рассмотрение биологических явлений в двух аспектах: популяционном и онтогенетическом, а точнее, феногенетическом, связанном с выявлением особенностей реализации наследственной информации в индивидуальном развитии».

В качестве примера проявления флуктуирующей асимметрии дискретных структур можно рассмотреть различные билатеральные композиции (сочетания) фенов дольчатости легких ряда видов тюленей, описанные в монографии Е.И. Соболевского (1988) «Популяционная морфология ластоногих». Нами был проанализирован материал по внутрииндивидуальной изменчивости композиций фенов-антимеров легких тюленя-ларги (рис. 5.1).

На рисунке показаны, по-видимому, все из теоретически возможных билатеральных композиций фенов дольчатости легких ларги, полученные нами на основе фенетической реконструкции. Часть вариантов строения легких реально обнаружена Е.И. Соболевским в природных популяциях, а иные ком-

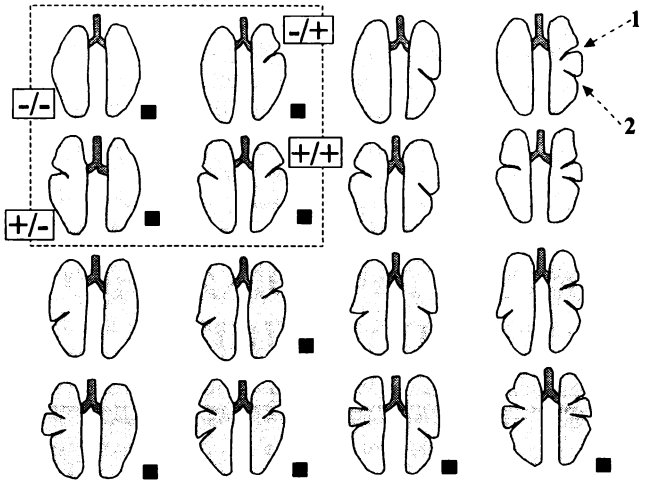


Рис. 5.1. Внутрииндивидуальная изменчивость билатеральных композиций фенов-антимеров «дольчатости» легких тюленя-ларги (фенетическая реконструкция выполнена нами по данным из монографии Е.И.Соболевского, 1988).
1–2 — фены дольчатости легких; билатеральные композиции фена 1 показаны слева вверху; варианты строения легких, реально обнаруженные Е.И. Соболевским в природных популяциях, — черные квадраты

позиции структуры легких либо имеют низкую частоту, либо по каким-нибудь причинам не могут проявиться в фенотипе. Видно, что встречены все четыре теоретически возможные билатеральные композиции фена *1*: а) полное отсутствие фена на обеих сторонах тела; б) асимметричное левостороннее проявление; в) асимметричное правостороннее проявление; г) симметричное двустороннее проявление. Проявление именно этих четырех типичных вариантов билатеральных композиций (-/-, +/-, -/+, +/+) — характерный атрибут в случае феномена флуктуирующей асимметрии фенов неметрических пороговых признаков (см. также раздел 3.5). Однако чтобы окончательно решить, относится ли данный случай к категории флуктуирующей асимметрии, необходимо убедиться в том, что данный фен случайно и независимо варьирует на разных сторонах особи (Захаров, 1987). Часто существует очень слабая положительная связь (диссимметрия) проявления признака на разных сторонах тела (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966), причем, обычно знак коэффициента корреляции Спирмена или коэффициента ассоциации Пирсона между сторонами оказывается положительным, хотя статистически связь довольно редко подтверждается на большом материале даже на первом уровне значимости.

Выше нами неоднократно было отмечено, что неодинаковая и независимая реализация признака на разных сторонах особи обусловлена стохастическими сбоями (ошибками) развития, т.е. эпигенетическими причинами, так как генотип особи и условия ее развития одни и те же для обеих сторон. Практически почти все известные мне фены билатеральных структур у нескольких десятков разных видов животных, а также у растений, в широком смысле подвержены такой флуктуирующей асимметрии, а следовательно, имеют эпигенетическую природу варьирования.

Ранее в разделе 1.9 уже отмечалось, что В.А. Струнников и И.М. Вышинский (1991) обнаруженную Б.А. Астауровым еще в 1929 году форму развитийной изменчивости, которая не зависит от генотипа и среды у конкретной особи, а определяется «несовершенством фенотипической реализации генотипа», назвали реализационной изменчивостью. В известном смысле можно полагать, что феноменологически флуктуирующая асимметрия и реализационная изменчивость — это одно и то же явление. Фактически они представляют собой результат разной степени канализованности процесса развития, но флуктуирующая асимметрия дискретных вариаций неметрических признаков является более частным случаем реализационной изменчивости.

Термин «флуктуирующая асимметрия», предложенный, по-видимому, Ван Валеном (Van Valen, 1962), часто связывают и с именем Суле (Soulé, 1967, 1979). Флуктуирующая асимметрия (FA), как и ее содержательный антоним: стабильность развития (developmental stability), широко используются в современной литературе. Наиболее ранние упоминания термина «стабильность развития» мы нашли в работах К. Мазера (Mather, 1953), Дж.М. Тодея (Thoday, 1955), Дж.А. Бердмура (Beardmoore, 1960) и М. Расмусона (Rasmuson, 1960). Наиболее глубокий современный анализ этого явления для качественных и количественных признаков провел В.М. Захаров (1987), что позволяет нам лишь кратко остановиться на представлениях о флуктуирующей асимметрии, причем только по интересующим нас аспектам. Флуктуирующая асимметрия, как было показано исследованиями В.М. Захарова (1978, 1981,1987) и многих его последователей (Graham, Felley, 1985; Palmer, Strobeck, 1986; Кожара, 1987; Parsons, 1992; Mitton, 1993; Palmer, 1994; Hartl et al., 1995; Van Dongen et al., 1999; Klingenberg, 2003; и др.), является мерой стабильности протекания развития у данной группы особей, т.е. этот показатель является свойством популяции, а не особи.

Феномен флуктуирующей асимметрии, как отмечалось в разделе 1.9, хорошо известен еще из ранних работ Б.Л. Астаурова (1974) по феногенетике дрозофилы. Вновь напомним, что в 20-е годы Б.Л. Астауров, изучая неполное проявление мутации «tetraptera» в гомозиготных по данной мутации линиях дрозофилы, пришел к выводу о независимой вариации признака на обеих сто-

ронах особи. Поэтому в качестве меры проявляемости признака им была предложена вероятность одностороннего проявления.

Нами совместно с И.А. Васильевой, В.И. Стариченко и Н.М. Любашевским были проведены экспериментальные исследования устойчивости проявления фенов неметрических признаков скелета линейных мышей, матери которых были подвергнуты в ходе беременности и лактации различным сильным стрессирующим воздействиям внешней среды (Васильев и др.,1986; Васильев и др., 2000). Опираясь на методику Б.Л. Астаурова (см. раздел 1.9), 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 по большинству признаков различия между теоретическими и эмпирическими частотами фенов были статистически недостоверными, т.е. соблюдался закон независимой реализации фенов-антимеров билатеральных признаков, обнаруженный Б.Л. Астауровым. Это указывает на справедливость представлений о том, что флуктуирующая асимметрия может служить мерой стабильности процесса развития.

В большинстве случаев на достаточно крупных выборках у десятков видов и по нескольким десяткам фенов неметрических признаков скелета млекопитающих мы установили, что корреляция между проявлением фена на левой и правой сторонах тела была статистически незначимой. К таким же выводам пришли многие исследователи изменчивости неметрических признаков скелета млекопитающих (Sjøvold, 1977; Otto, 1978; Hartman, 1980; Wiig, Andersen, 1988; Markowski, 1995; Lazarova, 1999; Uhlíková, 2004).

С другой стороны, если связь сторон отрицательна, но среднее проявление фена одинаково на обеих сторонах, то это может говорить об антисимметрии: фен реализуется, как правило, лишь на одной стороне, но с равной вероятностью это происходит и слева и справа, так как симметричное проявление фена в подобных случаях является «запретом» в смысле С.В. Мейена (1975). Такой вариант «поведения» фена обнаружен нами (Васильева, Васильев, 1984) у большеухой полевки: 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 почти не встречается одновременно на обеих сторонах, хотя и не является редким признаком (частота встречаемости фена в расчете на особь в некоторых выборках превышает 70%).

Ситуация, когда киральное (одностороннее) состояние фиксировано, т.е. фен всегда чаще встречается на одной из сторон (направленная асимметрия),

например только на левой, лежит уже за пределами явлений, характеризуемых флуктуирующей асимметрией в узком смысле слова.

При рассмотрении флуктуирующей асимметрии главный интерес обычно представляют явления, касающиеся различных аспектов популяционного гомеореза, или проявления онтогенетического «шума» как маркера стабильности и нестабильности развития и меньшее внимание обращается на главное преимущество этого явления внутрииндивидуальной изменчивости: возможность на популяционном уровне изучать процесс развития, в том числе морфогенез конкретных структур.

Стохастика развития приводит к регулярному проявлению одних и тех же состояний признака. Последнее обстоятельство прямо вытекает из свойства, которое заключено в самом названии явления флуктуирующей асимметрии: появление время от времени на разных сторонах тела одних и тех же устойчивых состояний пороговых неметрических признаков (фенов), маркирующих особенности расстановки эпигенетических порогов у данной группы особей. Поэтому при изучении явления асимметричного проявления фенов на разных сторонах тела нас будет интересовать лишь количественный статистический анализ билатерального проявления определенных устойчивых состояний неметрических пороговых признаков — фенов и их билатеральных композиций. Позднее мы частично коснемся некоторых аспектов явления собственно флуктуирующей асимметрии (в понимании В.М. Захарова), так как полученные в последние годы теоретические разработки и обширные эмпирические данные полезны для нашего дальнейшего обсуждения. Однако в настоящий момент важно подчеркнуть другой аспект, касающийся возможности использования явления «флуктуирующей асимметрии» как независимого случайного проявления признака на разных сторонах тела при групповом (другими словами, популяционном) анализе эпигенетической изменчивости и структуры самого процесса развития. При этом одинаково интересны как случаи тяготения к направленной асимметрии, так и случаи, близкие к строгой флуктуирующей асимметрии, поскольку и те, и другие, по-разному характеризуя изменчивость развития на внутрииндивидуальном и индивидуальном уровнях, позволяют приблизиться к характеристике эпигенетической системы популяции. Поэтому для наших целей правильнее говорить об использовании явления флуктуирующей асимметрии билатеральных композиций в широком толковании — как пути исследования, позволяющем заглянуть в процесс развития на популяционном уровне, включая разные проявления асимметрии билатеральных структур.

Сопоставляя все множество теоретически возможных билатеральных композиций фенов с реально существующим, эмпирическим, можно выявить и область преобладающих состояний (композиций) у данной группы (таксона), и реальную «структуру креода», т.е. количественную и качественную ха-

рактеристику связей и отношений между элементами порождаемого данной эпигенетической системой множества структур и их состояний (фенетического разнообразия). Проиллюстрируем это на конкретных примерах изучения аберративной (эпигенетической) изменчивости у ряда видов позвоночных и беспозвоночных животных, а также некоторых растений.

5.1. Эпигенетическая основа разнообразия композиций фенов в популяциях млекопитающих

Изучая изменчивость неметрических признаков черепа прометеевых полевок (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin) в выборке зверьков (82 экз.), отловленных В.Н. Большаковым на Крестовом перевале Большого Кавказского хребта в 1962 г., мы обнаружили значительное число аберраций в строении круглого и овального отверстий (foramen rotundum и f. ovale). К сожалению, номенклатура таких аберраций (как и любых других фенов) в мировой зоологической практике пока еще не разработана, поэтому в данном случае будем использовать условную цифровую символику для обозначения фенов и их композиций. Из рис. 5.2. видно, что имеются доминирующие — «центральные» композиции фенов, а также более редкие — «периферические», причем внутрииндивидуальная изменчивость упорядочена: центральные композиции связаны с периферическими веером внутрииндивидуальных связей, образуя единую систему допустимых в морфогенезе билатеральных сочетаний фенов.

Выделяются четыре элемента структуры (*1–4*), которые подвержены альтернативной изменчивости. Местоположение этих элементов во всех случаях их проявления в фенотипе строго сохраняется, что позволяет рассматривать их как определенные гомологичные признаки. По своей сути это определенные костные столбики и перемычки алисфеноида, формирующие овальное и круглое отверстия, через которые проходят ветви тройничного нерва (n. trigeminus). Каждая из этих костных перемычек может проявляться полностью, частично (в виде отростков разной длины) или отсутствовать. Нами рассматривалось лишь полное проявление перемычек, независимо от экспрессивности 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 (это подчеркивалось выше), мы по каждому признаку заведомо использовали только фены высшего порогового уровня.

Единицей классификации по каждой перемычке в соответствии с рекомендациями Б.А. Астаурова (1974) была принята сторона особи и рассматривалась конкретная билатеральная структура (антимер). Для каждой стороны осо-

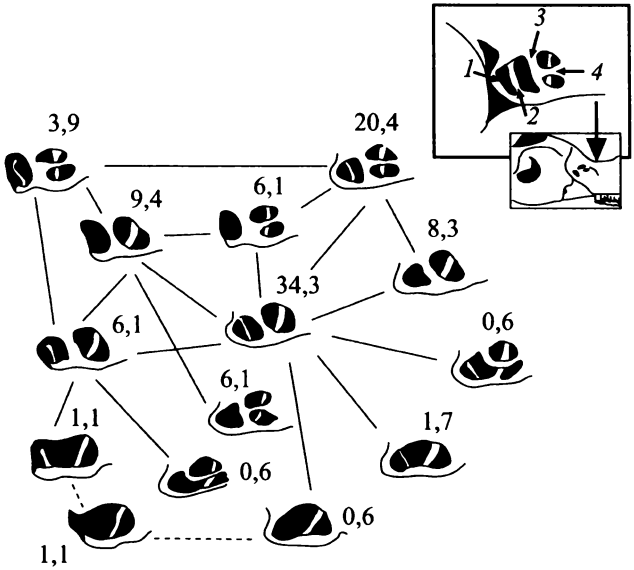


Рис. 5.2. Билатеральные композиции фенов структуры овального и круглого отверстий у прометеевой полевки (Prometheomys schaposhnikovi).
1–4 — номера признаков; линии соединяют антимерные композиции фенов, одновременно встреченные у одной и той же особи, но на разных сторонах черепа; цифрами указаны частоты встречаемости композиций фенов,%

би записывали соответствующую композицию фенов (сочетание номеров перемычек). Частоты перемычек подсчитывали 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 билатеральных композиций фенов позволило построить эмпирическую систему естественных эпигенетических отношений между композициями (см. рис. 5.2). Наиболее часто встречается сочетание *1+2+3*, а также *1+2+3+4*. Другие композиции встречаются значительно реже, причем варианты сочетаний *2*; *2+4*; *4* вообще не обнаружены. Важно напомнить, что на рисунке линиями соединены композиции (сочетания фенов), которые встречены одновременно у одной и той же особи, но на разных сторонах тела. 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 перезимовавших (табл. 5.1), мы получили возможность вычислить теоретические частоты проявления каждой композиции у животных разного возраста исходя из закона Астаурова о независимости проявления билатерального признака на разных сторонах. Видно, что вероятности проявления каждой перемычки практически совпадают у молодых и старых зверьков.

Таблица 5.1. Встречаемость перемычек овального отверстия у сеголеток и перезимовавших прометеевых полевок (*N* — число изученных сторон черепа), доли ед.

№ перемычки	Сеголетки (*N* = 108)		Перезимовавшие (*N* = 72)	
	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	0,3800	0,6200	0,3611	0,6389

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 x 0,66 x 0,95 x 0,38), а композиции *1+2+3* — произведение вероятностей проявления перемычек 1, 2, 3 на вероятность отсутствия 4 (0,74 x 0,66 x 0,95 x 0,62). Умножая полученные вероятности на реальное число изученных сторон, получим теоретическое число сторон черепа 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, проявляющихся на сторонах черепа. Различия, оцененные с помощью критерия хи-квадрат, статистически недостоверны в обоих случаях. Это говорит о том, что эти композиции представляют собой случайные комбинации независимых элементов, образующих систему.

Аналогично можно рассчитать теоретические доли, например, симметричных билатеральных композиций отдельных антимеров (табл. 5.2). 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 незначим). Напомним, что теоретическая доля симметричных сочетаний по Б.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 означают, что билатеральные композиции фенов-антимеров формируются стохастически на основе частот исходных четырех элементов как случайные сочетания.

Таблица 5.2. Сравнение теоретических и эмпирических абсолютных частот симметричного проявления перемычек овального отверстия у сеголеток и перезимовавших прометеевых полевок

№ перемычки	Сеголетки		Перезимовавшие	
	Частоты			
	теоретические	эмпирические	теоретические	эмпирические
1	27,38	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
Критерий χ^2	3,06 ($d.f.$ = 3; p > 0,05)		6,27 ($d.f.$ = 3; p > 0,05)	

Рассмотрим теперь соотношение симметричных и асимметричных композиций в целом (без учета типа конкретных сочетаний) у молодых и старых зверьков. Общая доля симметричных композиций перемычек у перезимовавших особей составила 61,1%, а у сеголеток — лишь 35,2%, т.е. симметричные композиции достоверно почти в 2 раза чаще встречаются у перезимовавших 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 растет, а средняя частота каждого фена не изменяется.

На первый взгляд обнаруженный механизм отбора работает как бы вхолостую, поскольку у молодых особей доля симметричных особей, в соответствии с законом Астаурова, вновь будет невелика, а новое повышение относительной доли симметричных композиций с возрастом будет нарушено уже у их потомков, которые снова будут иметь невысокую частоту симметриков и т.д. Однако, мы считаем, что он может приводить к стабилизации проявления композиций и их дальнейшему закреплению в онтогенезе в виде некоей целостной морфы (альтернативного пути развития). Это действительно один из

немногих доказанных случаев действия отбора. Такой отбор практически не приводит к каким-либо сдвигам частот фенов исходных признаков, но стабилизирует их проявление из года в год.

Таким образом, анализ внутрииндивидуальной изменчивости перемычек овального отверстия позволяет, сделать следующие общие выводы: 1) изменчивость перемычек дискретна, хотя выраженность элементов структуры, несмотря на дискретность, имеет количественную природу; 2) местоположение каждого элемента структуры по отношению к другим строго определено и неслучайно; 3) структура содержит устойчивые и неустойчивые элементы; 4) сочетание элементов в композиции осуществляется стохастически в соответствии с законами комбинаторики на основе вероятностей проявления исходных элементов; 5) частоты проявления элементов устойчивы, в том числе и в возрастном отношении; 6) эпигенетическая изменчивость упорядочена, и существует естественная единая система переходов между композициями, доминирующая из которых занимает центральное положение. Используя эти выводы как некие постулаты, легко прийти к представлению о системном характере наблюдаемой изменчивости. Действительно, обнаруженные факты можно истолковать в пользу реальности существования единой эпигенетической системы (эпигенетического ландшафта популяции), задающей формирование множества композиций элементов структуры овального отверстия на основе эпигенетических порогов. Такие же системные эффекты обнаружены мной и у ряда других видов позвоночных и беспозвоночных животных (Васильев, 1996). Аналоги были найдены и у растений (Корона, Васильев, 2000).

Анализ некоторых материалов, представленных в монографии по тюленям Е.И. Соболевского (1988), тоже указывает на существование единой эпигенетической системы популяций. Например, при анализе фенов дольчатости легких лахтака нами были выделены 7 фенов. На рисунке в монографии Е.И. Соболевского (1988, рис. 34), варианты дольчатости представляют собой композиции этих фенов. Рассмотрим встречаемость фена 6 (верхнее разделение диафрагмальной доли легкого), который представлен в композициях 4, 6, 8, 10, 12 (вариант 14 его не включает, так как характеризует нижнее разделение диафрагмальной доли). По приведенным в монографии данным 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 следующее: 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. Ана-

логичные результаты получены и по другому виду тюленей — ларге — по фенам ветвления ряда артерий головного мозга (см. Соболевский, 1988, табл. 44, с.114). Приведем лишь суммарные данные по теоретическим и эмпирическим частотам билатеральных композиций фенов-антимеров. Например, в выборке ларги из залива Шелихова теоретическая частота асимметричного проявления удвоения назальной артерии сосудистого сплетения составляет 16,28, а эмпирическая — 18, удвоения средней мозговой артерии — соответственно 46,91 и 48, удвоения назальной артерии мозжечка — 38,06 и 41. Так же хорошо согласуются теоретические и эмпирические частоты симметричных билатеральных композиций этих фенов. Можно привести довольно большое число подобных примеров, которые также указывают на реальность существования единой эпигенетической системы популяции, устойчиво параметризующей стохастику воспроизведения определенных частот встречаемости фенов с помощью эпигенетических пороговых ограничений, причем независимо от условий развития (Васильев и др., 2000).

5.2. Анализ пороговых признаков: «аберративная» изменчивость рисунка надкрылий жуков

Наиболее обстоятельно аберративная изменчивость рисунка надкрылий жесткокрылых обсуждалась в работе Н.Н. Филиппова (1961). По аналогии с рассмотренным вариантом для прометеевой полевки сформулируем из нее выводы в виде неких системных постулатов: 1) аберративная изменчивость рисунка надкрылий жуков всегда дискретна; 2) выраженность элементов рисунка (пятен, перевязей), несмотря на дискретность, имеет количественную природу; 3) местоположение каждого элемента рисунка по отношению к другим строго определено и не случайно; 4) в рисунке есть устойчивые и неустойчивые элементы; 5) развитие рисунка у каждого вида подчинено специфическим закономерностям; 6) зная пути развития рисунка, можно установить видовую принадлежность даже наиболее резко отклонившейся особи. Используя эти выводы, нельзя не прийти к предположению о системном характере наблюдающейся аберративной изменчивости.

Н.Н. Плавильщиков (1936) описал у усача изменчивого (*Evodinus interrogationis*) 150 дискретных аберраций рисунка надкрылий, а Ю.И. Новоженов (1980) только на Урале при изучении полиморфизма рисунка надкрылий обнаружил у этого вида около 80 новых вариаций. В настоящеее время вид предпочитают называть *Brachyta interrogationis*. Выбрав этого усача как модель для изучения аберративной изменчивости, мы отловили в начале лета в 1984 и 1985 гг. две выборки в Юго-Западном лесопарке г. Екатеринбурга (екатеринбургская популяция), где много лет собирал материал профессор Ю.И.

Новоженов (место сбора совпадает до 0,5 км), а для сравнения использовали опубликованные материалы по екатеринбургской (свердловской) и ильменской популяциям усача (Новоженов, Коробицын, 1972).

В обеих изученных популяциях варьирующая часть рисунка надкрылий — перемычки между пятнами (перевязи), местоположение которых строго сохраняется. Выявлено 10 способов соединения пятен перемычками, нумерация местоположений которых приведена на схеме (рис. 5.3, А). Для каждого надкрылья записывалась конкретная композиция — сочетание номеров перемычек (рис. 5.3, Б). Частоты перемычек подсчитывали по отношению ко всем изученным надкрыльям. Для левого и правого надкрылий частоты практически совпадают, несмотря на частую асимметрию проявления на разных сторонах особи. Поэтому наши данные были вполне сравнимы с вычисленными по материалам работы Ю.И. Новоженова и Н.М. Коробицына 1972), где расчет частот морф авторами был проведен на число правых надкрылий (табл. 5.3).

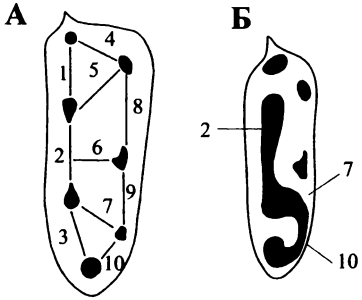


Рис. 5.3. Элементы структуры рисунка надкрылий усача изменчивого. А — схема нумерации перемычек; Б — преобладающая композиция: 2+7+10

Для косвенной оценки относительного количества пигмента на надкрылье использовали индекс пигментации — площадь пигментированного участка, деленная на общую площадь надкрылий (%). Подобный прием использовал Н.В.Тимофеев-Ресовский с соавт. (1977) при количественном описании изменчивости пигментированности надкрылий и переднеспинки *Harmonia oxirydis*. Мы тоже использовали способ взвешивания пигментированной части рисунка (на аналитических весах) и отнесения этой величины к общей массе изображения надкрылья на плотной однородной бумаге. Рисунки надкрылий делали при помощи проекционного аппарата, помещая надкрылье на стеклянную пластинку и получая на экране его увеличенное (х 6,5) теневое изображение. При этом мы сознательно пренебрегали тем, что надкрылья являются не плоскими, а вы-

Таблица 5.3. Встречаемость отдельных перемычек (перевязей) пигментного рисунка на надкрыльях усача изменчивого в екатеринбургской и ильменской популяциях,%

№ перемычки	Популяция			
	екатеринбургская			ильменская
	Наши данные		Данные Ю.И.Новоженова, Н.М.Коробицына (1972)	
	1984 г. (N = 176)	1985 г. (N = 245)	1967–1970 гг. (N = 485)	1969–1970 гг. (N = 1160)
1	33,5	34,1	35,1	64,2
2	94,9	95,9	94,5	99,5
3	4,8	4,7	1,2	1,7
4	14,8	9,8	16,6	32,4
5	11,4	11,8	10,3	22,3
6	12,5	10,4	9,7	32,8
7	98,9	97,4	94,9	99,3
8	6,8	10,4	6,2	21,2
9	2,3	1,0	1,2	1,7
10	88,4	93,1	94,5	99,0

пуклыми пластинками, поскольку наиболее изогнутые дистальные края часто имели сходную структуру рисунка, а основные структурные трансформации происходили на относительно уплощенной центральной части. В любом случае, поскольку разброс значений индексов пигментации был достаточно высок, несмотря на возможные небольшие искажения получаемых индивидуальных оценок, такая оценка была существенно точнее, чем альтернативная ей простая визуальная сортировка и классификация рисунков.

Относительное количество пигмента, проявляющегося на надкрылье, по-видимому, в значительной степени определяется эндогенными причинами развития и в меньшей — экзогенным, трофическим фактором, так как практически отсутствует корреляция между индексом пигментации и общими размерами жуков, которые во многом зависят от внешних условий роста личинок (r = -0,04). Следует отметить, однако, что многие авторы в лабораторных условиях обнаруживают связь пигментации некоторых покровов насекомых с температурными воздействиями: при более низкой температуре культивации личинок или куколок часто появляются более интенсивно пигментированные особи (David et al., 1990). Имеются данные и о несколько большей пигментированности некоторых полужесткокрылых в техногенной среде (Батлуцкая,

1993). Усачи, отловленные Ю.И. Коробейниковым (1985 г.) по нашей просьбе в северных районах Урала, имели значительно больший уровень общей пигментированности надкрылий, чем южные.

Между индексом пигментации и числом перемычек обнаружилась жесткая положительная корреляция ($r = 0{,}98$; $p < 0{,}01$), т.е. при увеличении относительной площади пигментированных участков надкрылий прямо пропорционально возрастает общее число перемычек. Поэтому в принципе можно использовать число перемычек и перевязей на надкрыльях как количественную меру общей пигментированности жуков.

По индексу пигментации были построены нормированные распределения надкрылий, маркированных наличием той или иной конкретной перемычки (рис. 5.4). При наиболее низком уровне пигментации проявляются только перемычки 2, 7 и 10. Затем по мере роста пигментированности появляется перемычка 1, потом 4, 5, 6 и 8 и только после этого 3 и 9. При определенном уровне пигментированности перемычка становится константной частью рисунка. Существует некий иерархический порядок последовательного появления определенных перемычек и включения их в структуру рисунка, что позволяет построить следующую модель-аналогию (рис. 5.5).

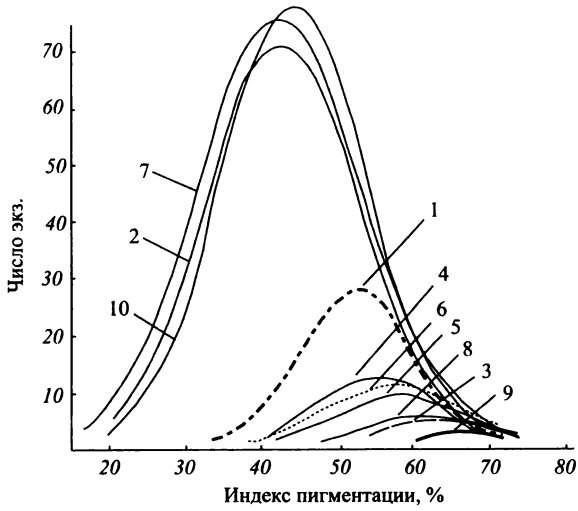


Рис. 5.4. Иерархия формирования структуры рисунка надкрылий жуков: нормированные распределения надкрылий, маркированных наличием определенных перемычек (1–10), по значениям индекса пигментации

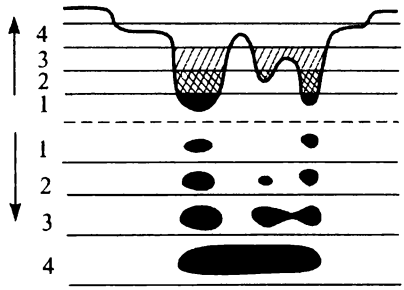


Рис. 5.5. Теоретическая модель «копирования» композиций с единого «эпигенетического ландшафта» популяции.

1–4 — уровни заполнения пигментом надкрылий. Стрелки указывают направление возрастания количества пигмента. Выше штриховой линии — профиль «эпигенетического ландшафта», а ниже — гипотетические композиции «рисунка надкрылий», соответствующего заданным уровням пигментации

Представим, что имеется ландшафт, напоминающий русло высохшей реки, где есть глубокие ямы и соединяющие их протоки разной глубины. При повышении уровня грунтовых вод заполнятся наиболее глубокие ямы, затем самые глубокие протоки между ямами, потом все русло и, наконец, образуется озеро. Сверху, как бы с «высоты птичьего полета», будет видна картина, принципиально совпадающая с описанным для усача иерархическим порядком формирования структуры рисунка надкрылий. Легко заметить, что в целом для вида выполняется правило модели о заполнении пигментом сначала центров пигментации — пятен, затем перемычек между ними и полного заливания пигментом надкрылья. Этот процесс напоминает также порядок формирования изображения в ходе проявления фотографии: сначала проступают самые характерные контрастные черты, а затем мелкие детали.

Рассмотренную выше модель-аналогию можно считать прямой иллюстрацией представлений Уоддингтона об эпигенетическом ландшафте. Для того чтобы структура рисунка формировалась настолько правильно, действительно должна существовать единая эпигенетическая система популяции. Другая популяция будет иметь иной, хотя и сходный, «ландшафт». Эти детали, отличающие «ландшафт» одной популяции от другого, приведут к тому, что наряду с общими, перекрывающимися композициями они будут порождать уникальные, присущие только данной популяции сочетания, которые в силу иного «рельефа развития» в другой популяции никогда не смогут проявиться. Если бы перемычки формировались полностью случайно и система их композиций отсутствовала, то можно было бы из 10 элементов (перемычек) построить

согласно законам комбинаторики 1024 композиции. Однако композиции формируются по довольно жесткому закону, единому для данной популяции. Можно напомнить в этой связи представления С.В. Мейена (1975, 1978, 1984) о так называемых морфологических «запретах» и «разрешениях», которые, как нам представляется, обусловлены пороговыми ограничениями. Учитывая жесткую связь числа перемычек и индекса пигментации, а также иерархический порядок, при котором перемычки становятся константной частью рисунка, мы построили все теоретическое множество композиций, которые должны были бы проявиться в екатеринбургской популяции (рис. 5.6).

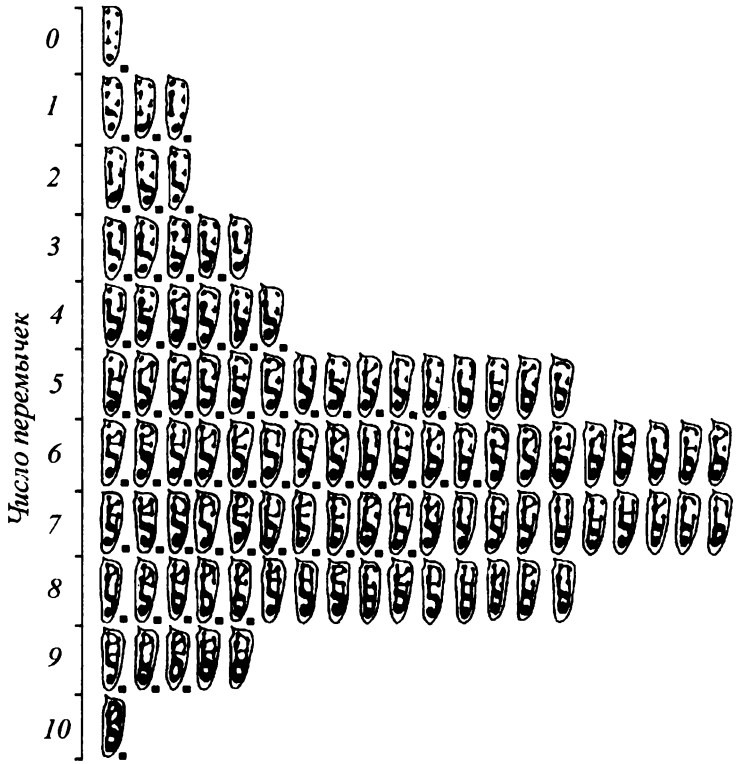


Рис. 5.6. Теоретическое множество композиций элементов структуры рисунка надкрылий усача изменчивого в екатеринбургской популяции с учетом данных Ю.И. Новоженова (1980). Черными квадратиками помечены реально обнаруженные композиции

Теоретически оказалось возможным ожидать 94 композиции по 10 элементам. По нашим наблюдениям и данным Ю.И. Новоженова (1980), в екатеринбургской (свердловской) популяции реально встречено 63% композиций от числа предсказанных нами. Заметим, что число предсказанных композиций на порядок меньше числа случайных сочетаний и близко к реально обнаруженному. Есть основание считать, что, идя таким путем, можно предсказывать все, даже наиболее редкие варианты структуры. Ранее С.Р. Царапкин получил аналогичную картину композиций элементов рисунка надкрылий у десятиточечной божьей коровки (*Coccinella decimpunctata*) анализируя начальный период пигментации (рис. 5.7).

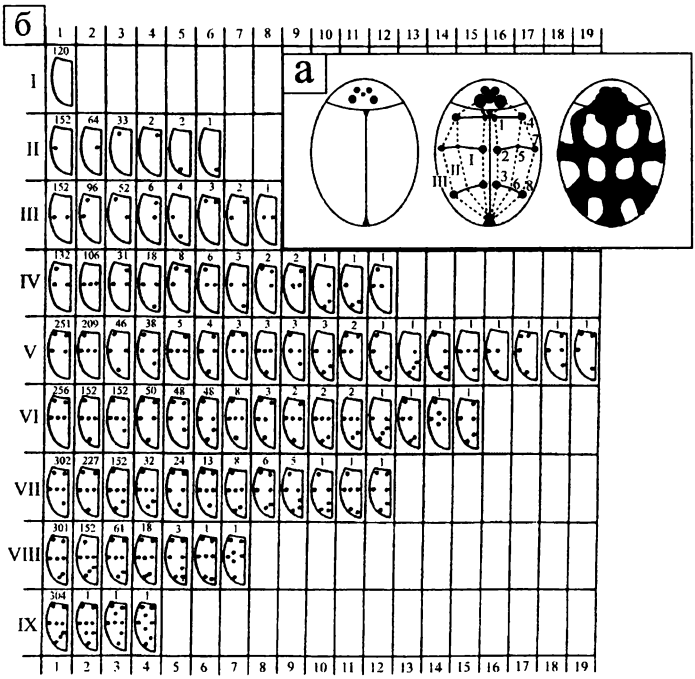


Рис. 5.7. Изменчивость первого периода пигментации при формировании рисунка надкрылий десятиточечной божьей коровки (Coccinella decimpunctata). Схема выполнена по рисунку С.Р. Царапкина (1930), приведенному в монографии В.В. Бабкова (1985).

а — три основные формы выраженности пигментации и рисунка (1–8 — номера отдельных пятен надкрылий; I-III — номера продольных рядов); б — формы в порядке нарастания числа пятен

Многие основные закономерности направленного формирования рисунка, обнаруженные нами для усача изменчивого, были отмечены и С.Р. Царапкиным на десятиточечной божьей коровке. Лишь публикация В.В. Бабковым в своей монографии рисунка из статьи С.Р. Царапкина позволила нам обнаружить итоги этих интереснейших исследований, а сама статья стала в настоящее время библиографической редкостью. С.Р. Царапкин назвал такие направленные ряды изменчивости эвномическими, а саму изменчивость «эвномической», т.е. буквально — «истинно закономерной». Хорошее совпадение конечных схем изменчивости пигментного рисунка на надкрыльях жуков разных видов и семейств, построенных на разных принципах, указывает на достаточно объективный и, действительно, закономерный характер наблюдаемой вариации рисунка надкрылий у жуков.

Формирование элементов рисунка у жуков идет по пороговому принципу, что тоже хорошо согласуется с моделью единого популяционного «рельефа развития»: появление конкретного пятна или перемычки возможно лишь при достижении некоторого критического (порогового) количества пигмента. Например, у пятиточечной коровки (*Coccinella quinquepunctata* L.) в оренбургской популяции (окрестности г. Кувандык) появляется дополнительное пятно, которое иногда отсутствует. Как видно из рис. 5.8., нормированное распределение надкрылий, лишенных дополнительного пятна, смещено влево и пороговая зона (зона неопределенности) довольно велика. По известной модели Фальконера (Falconer, 1960) среднее значение левого распределения соответствует теоретическому месту эпигенетического порога на количественной оси. Согласно этой модели, подсчитав интеграл вероятности в допороговой зоне, можно получить теоретический процент надкрылий с дополнительным пятном и без него. Теоретические и эмпирические оценки для изученной популяции пятиточечной коровки вполне хорошо согласуются (табл. 5.4.).

Аналогичный расчет, проведенный для екатеринбургской популяции усача изменчивого, также показал хорошее согласование эмпирических и теоретических частот (табл. 5.4.). Единственное нарушение из общей закономерности на первый взгляд наблюдалось по проявлению перемычки 8. По этому признаку на низком уровне пигментации проявляется дополнительный фен (рис. 5.9), а основной — на более высоком уровне. Любопытно, что атипичное проявление перемычки 8 при низком уровне пигментации совпадает с отсутствием характерной параллельной перемычки 2 (можно предполагать, что «функцию» вертикальной перемычки 2 на низком уровне пигментации способна «взять на себя» параллельно ей расположенная перемычка 8, которая в норме начинает проявляться лишь на более высоком уровне пигментированности). Этот «выбор» напоминает поведение системы в режиме странного аттрактора (см. главу 4).

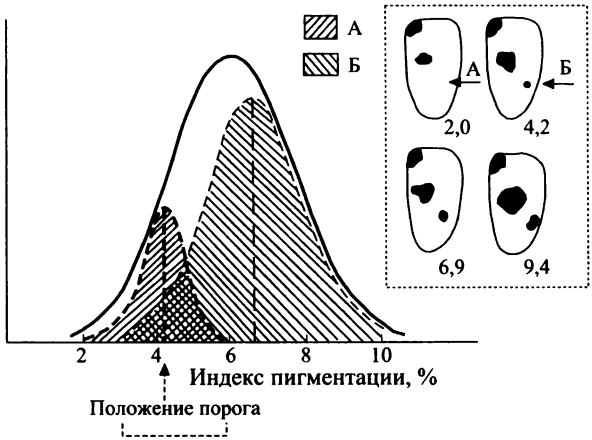


Рис. 5.8. Распределение надкрылий Coccinella quinquepunctata по значениям индекса пигментации (Оренбургская область, июль 1984 г. — кувандыкская популяция)

Таблица 5.4. Сравнение теоретических и эмпирических частот встречаемости фенов рисунка на надкрыльях пятиточечной божьей коровки и усача изменчивого (в скобках приведена уточненная оценка),%

Фен	Частоты	
	теоретические	эмпирические
Пятиточечная божья коровка		
Пятна нет	20,8	21,8
Пятно есть	79,2	78,2
Усач изменчивый (екатеринбургская популяция)		
1	28,9	33,5
2	93,6	94,9
3	4,8	4,8
4	19,7	14,8
5	12,4	11,4
6	13,6	12,5
7	98,4	98,9
8	19,0 (7,7)	6,8
9	2,5	2,3
10	86,5	88,4

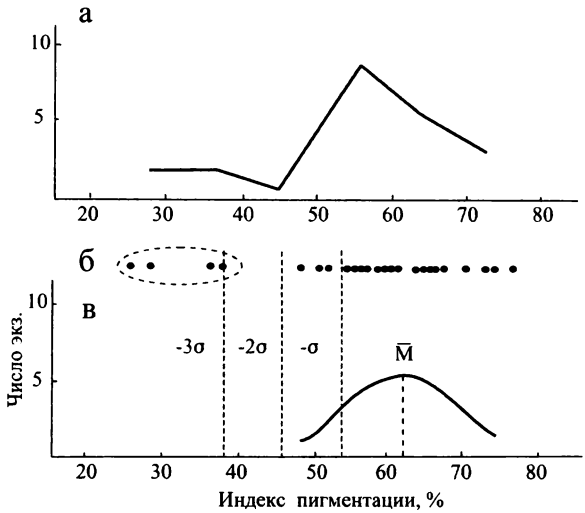


Рис. 5.9. Процедура внесения поправки в распределение надкрылий, имеющих восьмую перемычку.

а — исходный эмпирический вариационный ряд; б — естественное рассеивание значений индекса пигментации; в — нормированное распределение после удаления уклоняющихся значений

Редкость этого дополнительного фена не позволяет строго оценить корреляцию между проявлением перемычек 2 и 8 на низком уровне пигментации, но следует заметить, что во всех обнаруженных случаях проявление перемычки 8 совпадало с отсутствием перемычки 2. Важно лишь подчеркнуть, что по данному признаку (перемычка 8) проявляются два устойчивых состояния, т.е. один и тот же пороговый признак может иметь в ходе своего варьирования несколько устойчивых состояний — пороговых уровней, при преодолении которых он качественно изменяется. Специальный пересчет после исключения этого дополнительного фена вновь дает хорошее соответствие (табл. 5.4, значение в скобках) между эмпирической и теоретической частотами. Исключение этого фена вполне обосновано и со статистической точки зрения (рис. 5.9), так как значения индексов пигментации надкрылий, которые маркированы его присутствием, выходят за пределы допустимой случайной вариации (отклоняются за 3σ, т.е. три среднеквадратичных отклонения!).

Явление неодинаковой реализации признака на разных сторонах особи обусловлено сбоями (ошибками) развития — эпигенетическими причинами, поскольку генотип особи и условия ее развития обычно одни и те же для обе-

их сторон, как уже неоднократно отмечалось нами ранее. В выборке из екатеринбургской популяции усача изменчивого было обнаружено 34% особей, у которых левое и правое надкрылья имели разные композиции, т.е. рисунок надкрылий отличался в той или иной степени по своей структуре. При анализе этих асимметричных билатеральных «нарушений развития» установлено, что композиции последовательно усложняются по мере увеличения числа перемычек. Причем обычно различия между рисунками надкрылий на разных сторонах особи заключаются в прибавлении или исчезновении только одной-двух перемычек (рис. 5.10). Таким образом эпигенетические нарушения рисунка на групповом уровне оказываются упорядоченными и выстраиваются в единую естественную систему переходов от одной композиции к другой. В центре такой сети переходов расположены наиболее часто встречающиеся композиции, а по периферии — редкие. Все это также указывает на существование единой эпигенетической системы, обеспечивающей вероятностную реализацию сочетаний фенов разных признаков или композиций фенов. Аналогичная система была описана нами выше у прометеевой полевки.

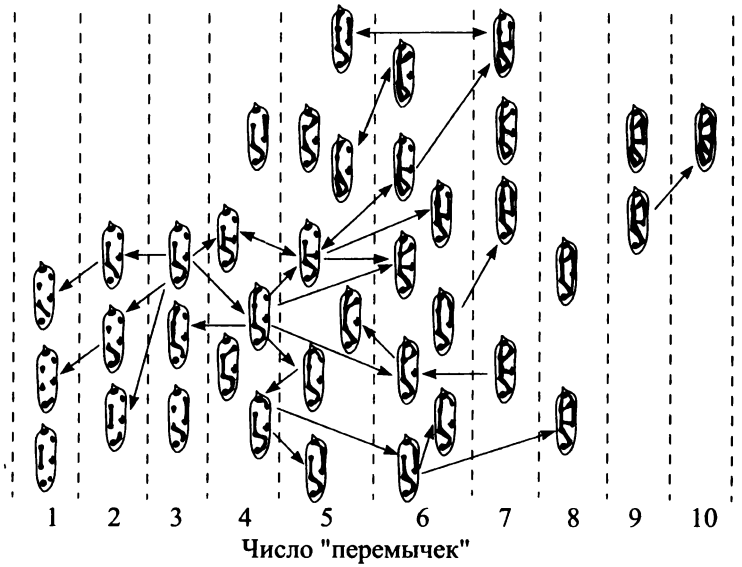


Рис. 5.10. Внутрииндивидуальная изменчивость надкрылий усача изменчивого. Стрелками соединены композиции фенов, встреченные на разных сторонах у одной и той же особи (стрелки направлены от больших частот встречаемости композиций к меньшим)

Атрибутом существования системы является ее устойчивость. Ю.И. Новоженовым (1980) на качественном уровне убедительно доказана устойчивость системы рисунка. Он сравнивал встречаемость основных композиций (аберраций) в свердловской (екатеринбургской) популяции усача в течение многих лет. Частоты встречаемости перемычек в этой же популяции в разные годы (наши данные, 1984–1985 гг.) чрезвычайно близки (см. табл. 5.3) и хорошо совпадают с частотами, вычисленными по ранее опубликованным для этой популяции материалам (Новоженов, Коробицын, 1972). Напомним, что крайние выборки разделены 15–16 поколениями жуков. Разные популяции — екатеринбургская и ильменская — напротив, различаются по частотам встречаемости многих перемычек (см. табл. 5.3). Расчет фенетических дистанций по комплексу неметрических пороговых признаков рисунка между сравниваемыми выборками усача, проведенный методом Смита (Berry, 1963), показал (табл. 5.5), что различия между выборками разных лет в екатеринбургской популяции чрезвычайно малы и на порядок меньше межпопуляционных при сравнении екатеринбургской и ильменской популяций. Это позволяет обоснованно предполагать, что «эпигенетическая система» екатеринбургской популяции обладает очень высокой устойчивостью и значительно отличается от «эпигенетической системы» формирования рисунка в ильменской популяции.

В исследованиях А.В. Присного (1980) на колорадском жуке и И.В. Батлуцкой (1993, 2003) на нескольких видах полужесткокрылых (клоп-солдатик, горчичный и тощий клопы) установлена достаточно жесткая связь между меланизированными элементами рисунка переднеспинки и мышечными пучками, обеспечивающими движение передних и средних конечностей. В результате разветвления мышечного пучка к переднеспинке прикрепляются две мышечные головки, а не одна, что ведет к возникновению двух меланиновых пятен над местами прикрепления мышечных пучков, тогда как неразветвленный мышечный пучок сопровождается одиночным пятном. При полной редукции соответствующих мышечных пучков полностью исчезают и связанные с ними меланиновые пятна. Сближение мест прикрепления мышечных пучков приводит к слиянию меланизированных элементов и возникновению в структуре рисунка переднеспинки перевязей и сливающихся пятен. Связь некоторых меланизированных элементов с мышечными пучками задних конечностей показана и для надкрылий полужесткокрылых (Батлуцкая, 1993), однако в этом случае она не такая жесткая, как на переднеспинке. Нет сомнений в том, что формирование элементов структуры рисунка надкрылий имеет сложный механизм. Исходя из приведенных указанными авторами данных, можно предполагать пороговую природу ветвления мышечных пучков, так как, по-видимому, при достижении определенной мышечной массы может произойти ответвление пучка, а его присоединение к покровам стимулирует формирование дополнительного мелани-

зированного элемента структуры рисунка. Повторяемость одних и тех же ветвлений высока, и их закладка носит топологически строгий, неслучайный и, по-видимому, наследственно определенный характер.

Таблица 5.5. Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками усача изменчивого по комплексу неметрических пороговых признаков рисунка надкрылий.

Источник	Выборка	1	2	3	4
Наши данные	Екатеринбургская:				
	1 (1984 г.)	-	0,006	0,013	0,142
	2 (1985 г.)	0,002	-	0,010	0,140
Новоженов, Коробицын, 1972	3 (1967–1970 гг.)	0,002	0,002	-	0,139
	Ильменская:				
	4 (1969–1970 гг.)	0,002	0,001	0,001	-

Примечание: В нижней треугольной матрице — значения стандартных отклонений (MSD).

Очевидно, что в рисунке надкрылий усача изменчивого пороговыми признаками являются конкретные перемычки, а фенами — их наличие или отсутствие. При естественном комбинировании фенов образуются композиции — дискретности второго порядка, которые иногда легко принять за фены. Проведенный анализ показывает, что структуры, называвшиеся «аберрациями», не элементарны, не являются «генетически жестко детерминированными морфами» (такой взгляд весьма распространен), а представляют собой сочетания — композиции элементов (фенов); их дискретность вторична и имеет пороговую природу. Частоты встречаемости элементов (фенов) высокоустойчивы в популяции и маркируют ее эпигенетическую специфику. В каждой популяции существует специфическое местоположение порогов, что определяет единый закон и иерархический порядок формирования композиций. Это же позволяет теоретически предсказать все множество композиций для конкретной популяции. Наличие единого закона формирования структуры рисунка, специфичного для популяции и осуществляющегося через стохастику процессов развития, может объясняться только тем, что каждой популяции присуща своя единая эпигенетическая система.

Проведенный нами анализ показал, что в отряде жесткокрылых эти закономерности проявляются в семействах усачей, нарывников (Абылкасымова, Бакирова, 1988), божьих коровок (Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Циммерман, 1965; Корсун, 1999), листоедов (Креславский, 1978; Михайлов, 1999), долгоносиков, пластинчатоусых (Новоженов, 1972, 1980; Корсун, 1999; Лобанова, 2004), изредка встречаются у чернотелок, зерновок, пилоусов и грибоедов, совсем редки у жужелиц и не отмечаются, по-видимому, у

златок. Пороговая природа изменчивости проявления элементов глазчатых пятен на передних и задних крыльях бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) была обнаружена Е.Ю. Захаровой (2002), а для пигментного рисунка головы и переднегруди рыжих лесных муравьев рода Formica описана А.В. Гилевым (2002). Несомненно, описанные выше принципы и подход не ограничиваются только насекомыми, так как выше аналогичные явления обнаружены и у млекопитающих. Нет оснований считать, что у других групп животных должны быть в этом отношении какие-либо исключения.

К положительным чертам описанного нами композиционного подхода можно отнести резкое уменьшение числа элементарных признаков, возрастание надежности и упрощение процедуры классификации, предсказание в полном объеме редких композиций фенов, а также широкие возможности его применения во внутривидовой систематике, популяционной и эволюционной биологии при характеристике фенотипического разнообразия.

5.3. Внутрииндивидуальная изменчивость морфологических структур и паттерна криптической окраски у рыб

Флуктуирующая асимметрия, эпигенетическая изменчивость и аберративные нарушения различных морфологических структур неоднократно изучались у рыб (Кирпичников, 1979; Зюганов, 1982; Изюмов и др., 1982; Яковлев и др., 1988; Shaikin, 1990; Баранов, 2005; и др.). Д.М. Блоу и Г.Дж. Бойд (Blow, Boyd, 1992) при изучении наследования и асимметрии фенотипического проявления редукции тазовых косточек и шипов на них у девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) предложили полигенную модель наследования с двумя фенотипическими порогами (Blow, Boyd, 1992). У девятииглой колюшки тазовые кости в норме представляют собой билатерально симметричные структуры с торчащими шипами. Однако в некоторых популяциях этого вида они редуцируются в размерах, иногда до полного отсутствия. Первый признак редукции — исчезновение шипов, которая сопровождается уменьшением размеров тазовых костей, превращающихся в рудименты, и нарастанием билатеральной асимметрии. Дальнейшее уменьшение в размерах рудиментов ведет к их полной потере. В популяциях с уменьшенными размерами таза предрасположенность к асимметрии проявления шипов высоко наследуется (h^2= 0,85 ± 0,14), но асимметрия костных рудиментов у рыб без шипов не наследуется. Скрещивание рыб без шипов из популяций с редукцией тазовых костей с нормальными рыбами, имеющими шипы, дает только потомков с шипами. Экспрессия шипов и рудиментов относительно слабо зависит от варьирования pH, содержания кальция и солености воды. Авторы пришли к выводу, что только пороговая модель наследования ано-

малий строения (редукции) тазовых костей может объяснить сочетание высокой наследуемости предрасположенности рыб к асимметрии шипов с тем, что сама асимметрия шипов является флуктуирующей.

Рассмотрим этот случай более подробно. Как видно на рис. 5.11, генотипы в заштрихованной зоне дают, как правило, неполные по строению тазовые кости и проявляют высокую билатеральную асимметрию. Выше этого участка для рыб характерно полное строение с шипами, а ниже заштрихованной зоны они не имеют и следов тазовых костей. Таким образом, края заштрихованного участка представляют собой фенотипические пороги, где верхний определяет присутствие/отсутствие шипов, а нижний — присутствие/отсутствие тазовой кости. Верхний порог определяет потерю шипов (неполное проявление), а нижний — отсутствие таза. Выше верхнего порога и между порогами размеры таза ведут себя как простой количественный признак. Канализованность развития хорошо выражена выше верхнего порога, а между порогами она нарушается, о чем свидетельствует возрастание билатеральной асимметрии рудиментов в этой промежуточной зоне. В данной модели проявляются те же закономерности поведения пороговых признаков, которые выше были продемонстрированы нами у жуков.

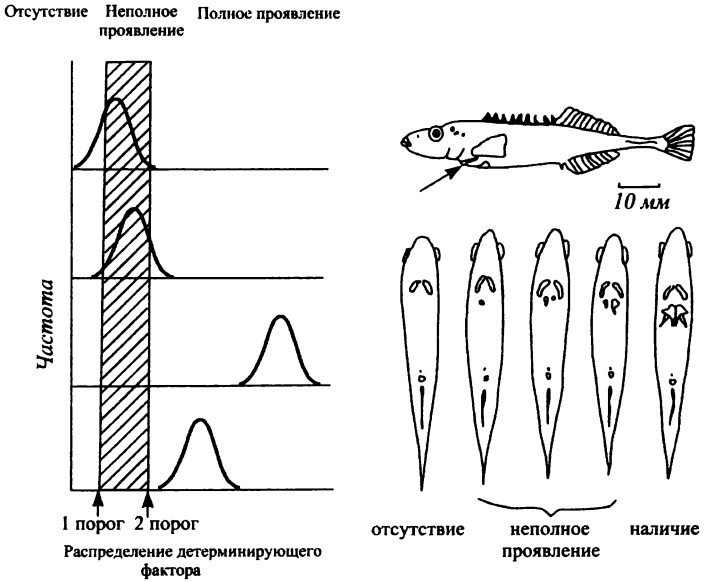


Рис.5.11. Пороговая природа проявления неметрических признаков у рыб: формирование тазовых костей у девятииглой колюшки (по данным Blow, Boyd, 1992). Пояснения в тексте

В свое время для обозначения наследственных уклонений от нормы, весьма изменчивых по проявлению и частоте встречаемости и, по мнению В.С. Кирпичникова (1987), трудно поддающихся генетическому анализу, Лернером (Lerner, 1954) был предложен термин «фенодевианты». Аналогичные аберрации найдены в большом количестве у дрозофилы (Дубинин, Ромашов, 1932; Дубинин и др., 1937). В.С. Кирпичников (1987) описал большое число подобных аберраций при исследовании молоди сазана в дельте Волги. По его словам, до 5% всех просмотренных сеголеток (изучено около 19 000 экз. рыб) имели те или иные крупные нарушения: смещенную чешую, уродства плавников, отсутствие брюшного или анального плавников, уродства хвостовой части позвоночника, «мопсовидная» голова и искривление челюстей, редукция или отсутствие глаз, редукция усиков, недоразвитие жаберной крышки, прерванная или искривленная боковая линия, мозаичная окраска и другие. Большую часть аберраций строения В.С. Кирпичников отнес к категории фенодевиантов. В частности, он подчеркивал, что к ним относятся многие из плавниковых аберраций, а также «мопсовидность», редукция жаберной крышки и различные варианты слияния тел позвонков. Такие же фенодевианты были обнаружены им и другими авторами у «одомашненного» карпа (Кирпичников, Балкашина, 1936; Татарко, 1966; и др.). Рассмотрим в этой связи пример дискретных нарушений в строении брюшных плавников у карпа (рис. 5.12), описанный В.С. Кирпичниковым (1987). Поскольку встречаются четыре билатеральные композиции (+/+, +/-, -/+ и -/-) трех дискретных состояний плавников: 1) редукция, 2) короткие плавники; 3) длинные плавники, то приведенные на рисунке фенодевианты на самом деле являются композициями трех фенов.

Фенодевианты в строении позвоночника найдены у большого числа видов рыб (Gill, Fisk, 1966; Haaker, Lane, 1973). Причем, как отмечают многие авторы, частота фенодевиаций резко возрастает при выращивании в крайне неблагоприятных условиях или при инбридинге, т.е. при изменении условий внешней или «внутренней» среды (Захаров, 1987; Кирпичников, 1987). Так, в одной из инбредных линий меченосцев (*Xiphophorus helleri*) были обнаружены множественные нарушения в строении и топологии ряда кровеносных сосудов (Baker-Cohen,1961). После двух поколений тесного инбридинга у радужной форели число аберраций возросло почти на 200% (Kincaid, 1976), а у индийской карповой рыбы *Labeo rohita* в сильно инбредированной группе рыб видимые нарушения составили 11%, причем при вскрытии это число достигло 45% (Ibrahim et al., 1982). По мнению В.С. Кирпичникова (1987), частота проявления фенодевиантов в основном зависит от таких факторов среды, как температура, pH воды, обеспеченность кормом, газовый режим водоема. Следует, Однако напомнить, что исследование Блоу и Бойда (Blow, Boyd, 1992) показало очень слабое влияние температуры, содержания кальция в воде и pH на проявление редукции тазовых косточек и шипов у девятииглой колюшки. Интересно

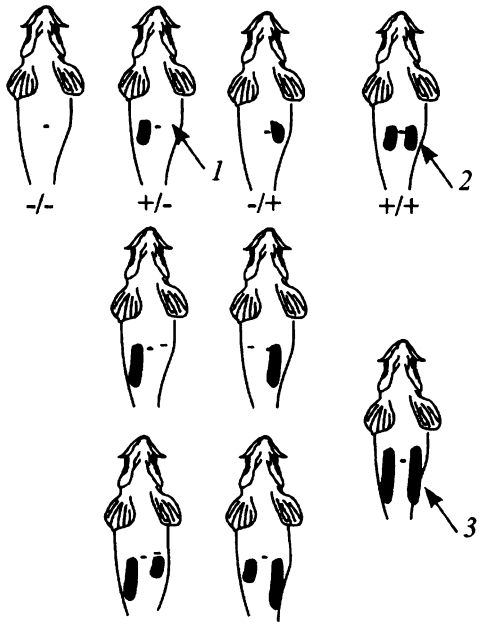


Рис. 5.12. Схема расположения аномалий (фенодевиантов) строения парных брюшных плавников у карпа с разной степенью их выраженности (1–3). Приведены все теоретически возможные билатеральные композиции фенов брюшных плавников карпа

наблюдение (Кирпичников, 1987), что фенодевианты рыб часто отстают от нормальных особей в росте и развитии. С возрастом относительное число фенодевиантов уменьшается, так как уклоняющиеся от нормы особи погибают с большей вероятностью, чем нормальные. Примечательно и то, что разные породы рыб существенно различаются по частоте встречаемости фенодевиантов.

Имеет смысл дословно привести высказывание В.С.Кирпичникова о его понимании сущности фенодевиантов с позиций традиционного генетика: «Наличие фенодевиантов в популяции (стаде) можно рассматривать как своего рода показатель снижения генетического гомеостаза и гомеостаза развития. Гены или сочетания генов, не обнаруживающие видимого проявления при хорошо сбалансированном генотипе и оптимальных условиях существования, проявляются при нарушении генетического баланса и в неблагоприятной среде. Действие таких генов зависит от остального генотипа и от многих факторов среды, поэтому наследование фенодевиантов обычно плохо укладывается

в рамки менделевских законов. Правильнее в этих случаях говорить лишь о наследственном предрасположении к уродству» (1987, с. 175). Из этих слов видно, что генетики склонны видеть природу фенодевиантов в активности тех или иных генов, изменяющих нормальный ход морфогенеза при нарушении «генетического баланса» и действии экстремальных факторов внешней среды. Понятно также, что сложный полигенный характер наследования признаков не позволяет выявить эти активирующиеся в неблагоприятной среде гены. С другой стороны, весьма примечательно, что В.С. Кирпичников одновременно поднимает вопрос об изучении наследственной предрасположенности к «уродству», т.е. предполагает вероятностный, но закономерный, а не случайный характер проявления этих аберраций в фенотипе. Поэтому можно считать, что наше понимание процесса проявления фенов (устойчивых состояний пороговых признаков) в фенотипе, которое было сформулировано в главе 3, согласуется с представлением В.С. Кирпичникова о проявлении фенодевиантов, а сами фенодевианты у рыб, исходя из приведенных разными авторами материалов, в большинстве представляют собой фены пороговых неметрических признаков. Об этом говорит не только пример с доказанной пороговой природой редукции тазовых костей и шипов у девятииглой колюшки, но и материалы, приведенные самим В.С. Кирпичниковым.

В настоящее время в фенетическом отношении хорошо изучена изменчивость поперечнополосатой окраски обыкновенного окуня (Яковлев и др.,1988; Балеевских, Васильев, 1990; Зеленецкий, 1990, 1992; Клявин,1990; Shaikin, 1990). Нами совместно с В.Г. Балеевских был проведен анализ эпигенетической изменчивости рисунка боковых полос окуня в разной степени изолированных популяциях вида на Урале. Основной целью этой работы была попытка оценить возможность выявления своеобразия эпигенетической системы формирования рисунка боковых полос окуня в заведомо разных популяциях.

Фены окраски окуня представляют собой сочетания разветвленных и неразветвленных поперечных полосок, которые в свою очередь группируются по 5–7 основным признакам (зонам пигментации). Известное для вида максимальное число признаков составляет 7 (рис. 5.13, А). На нашем материале мелкие пятна в области самой первой зоны пигментации были выражены лишь у двух особей южной популяции из Северского водохранилища в связи с чем этот признак, обозначенный на схеме «I», не был включен в дальнейший анализ. Последний признак (VII), который у всех особей был представлен мелким, иногда плохо различимым билатерально-симметричным пятнышком также был исключен из большинства дальнейших расчетов из-за чрезвычайной распространенности и отсутствия проявлений флуктуирующей асимметрии. Таким образом, в итоге предварительного просмотра материала и выбраковки признаков дальнейший анализ проводили лишь по пяти признакам (II-VI).

Исследовали выборки окуней из шести водоемов: первые три относятся к бассейну р.Чусовой (Сылвинский пруд и водохранилища: Северское, Верхне-Макаровское), а вторые три расположены значительно севернее — в бассейне р. Сев.Сосьва (оз. Хулгинское, рр. Хулга и Манья). В качестве количественного интегрального показателя введен индекс сложности рисунка — *ICP* (сумма вентральных и дорсальных окончаний полосок, приходящаяся на сторону тела). Если все полоски будут неразветвленными, то значение *ICP* составит для 6 признаков 12. На рис. 5.13 приведен случай, когда *ICP* равен 15.

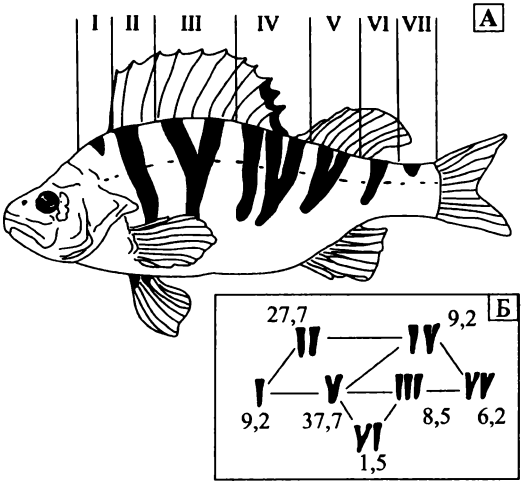


Рис. 5.13. Изучение эпигенетической изменчивости рисунка боковых полос у окуня (по Балеевских, Васильев, 1990).

А — схема выделения фенов рисунка боковых полос у окуня (0–6 — признаки); Б — внутрииндивидуальные билатеральные композиции «степ-фенов» признака 3 (линия соединяет фены, одновременно проявившиеся на разных сторонах у особи); цифры — частоты встречаемости степ-фенов боковых полос окуня,%

Детальное изучение антимерной внутрииндивидуальной изменчивости этих пяти признаков позволило по каждому из них выделить от 3 до 7 устойчивых дискретных состояний — фенов (всего 25). Анализ изменчивости фенов показал, что они формируют ряды «степ-фенов», т.е. по каждому признаку есть последовательный ряд структурных состояний фенов, которые шаг за шагом дискретно проявляются в фенотипе. Аналогичные случаи «степ-фенов» были приведены нами для девятииглой колюшки и карпа (см. рис. 5.11, 5.12).

Полоса может сначала разветвиться (как правило, в верхней части), образуя нечто напоминающее латинскую литеру «Y», преходящую в «V», а за-

тем формируются две параллельные полосы «II», напоминающие римскую цифру II. Следующий шаг — это разветвление, как правило, передней (оральной) полосы, что приводит к появлению подобия римской цифры VI — «YI» и т.д. Эта последовательность формирования, как и в рассмотренном выше примере у усача изменчивого, подтверждается при построении соответствующих распределений значений индекса сложности рисунка для особей, маркированных определенным феном.

В ходе многомерного факторного анализа встречаемости фенов у отдельных особей из наиболее представительной выборки окуня, взятой в среднем течении р. Хулги, выделилось 11 независимых факторов, объясняющих в целом 84% общей изменчивости, что свидетельствует о чрезвычайно низкой скоррелированности фенов друг с другом и о существовании большого числа независимых направлений (причин) их изменчивости. При анализе полученных данных по структуре факторных нагрузок оказалось, что по большинству факторов наибольший вклад вносят один-два конкретных фена, а остальные, как правило, варьируют относительно независимо, т.е. вносят свой наибольший вклад в формирование других факторов. Наряду с данными по встречаемости фенов в качестве дополнительной переменной были включены индивидуальные значения индекса сложности рисунка (*ICP*). Оказалось, что этот показатель также формирует самостоятельный фактор и почти не коррелирует с большинством из 25 фенов по всем пяти изученным признакам (боковым полосам). Таким образом, индекс «сложности рисунка боковых полос окуня» обусловлен в основном независимым случайным вкладом всех признаков.

Практически не коррелируют или очень слабо коррелируют между собой признаки и по рангам сложности — продвинутости фенов в общем иерархическом ряду (наибольшее достоверное значение $r = 0{,}26$). Наличие жесткой иерархической системы формирования фенов рисунка и почти полное отсутствие между фенами разных признаков коррелятивных связей могут быть объяснены только с позиций существования единой эпигенетической системы, обеспечивающей этот стохастический, но строгий порядок их независимой реализации. Об этом говорит и анализ внутрииндивидуальных билатеральных композиций фенов (см. рис. 5.13, Б), которые так же, как и в предыдущих аналогичных случаях, формируют ряд естественных переходов от более простых к более сложным состояниям признака.

По частотам 16 относительно независимо варьирующих фенов методом Смита (Berry, 1963) были рассчитаны фенетические *MMD*-дистанции между сравниваемыми выборками. Результаты сравнения интерпретированы в виде дендрограммы отношений сходства–различия, построенной методом UPGMA по матрице полученных фенетических дистанций (рис. 5.14). Между соседними (25–30 км) верхнемакаровской (1) и северской (2 — 1987 г.; 3 — 1989 г.)

группировками эпигенетические различия невелики, а сылвинская (4) отличается от них уже на уровне «хороших» межпопуляционных различий (Васильев, 1982, 1996). Северные популяции (5 — маньинская, 6 — хулгинская, 7–8 — озерная (1987, 1989 гг.) существенно дифференцированы от всех южных группировок, что согласуется с их обособленностью и удаленностью.

Рис. 5.14. Кластерный анализ (UPGMA) фенетических MMD*-дистанций между северными (1–4) и южными (4–8) уральскими популяциями окуня (по Балеевских, Васильев, 1990)*

Таким образом, проведенный анализ показывает, что действительно существуют реальные перспективы для оценки эпигенетического своеобразия популяционных группировок окуня на основе использования фенов криптической окраски.

Возможность использования фенов неметрических признаков скелета при оценке межпопуляционных различий у рыб (лещ, плотва, окунь и др.) была продемонстрирована в серии работ сотрудников Института биологии внутренних вод РАН (г. Борок), которые привели специальные каталоги фенов (Изюмов и др., 1982, 1986, Яковлев и др., 1988). Интересные результаты получены Т.А. Абылкасымовой (1982, 1985) при фенетическом изучении популяционной структуры и микроэволюционных процессов у гольцов *Nemachilus stoliczkai* в горных изолированных водоемах Киргизии. В.В. Зюганов проанализировал плиморфизм по числу костных щитков у трехиглой колюшки (*Gastrosteus aculeatus*), что позволило по этим фенетическим характеристикам выявить межпопуляционную изоляцию в бассейне Белого моря, а также оценить фактор солености, определяющий во многом ее морфологическую дифференциацию. Сравнительно недавно, нашим аспирантом В.Ю. Барановым (2005) были продемонстрированы возможности применения многомер-

ного фенетического анализа неметрических признаков при описании популяционной структуры леща (*Abramis brama*) в водоемах Урала.

Фенетический анализ дискретных вариаций в строении костей черепа и позвоночника у разных видов лососевых рыб был успешно проведен М.Д. Глубоковским (1995) в сочетании с методами кладистики, что позволило ему решить целый ряд весьма сложных аспектов систематики и филогении высших лососевых рыб, а также тихоокеанских лососей и гольцов. Необходимо также отметить, что в последние годы в мире проведено немало исследований методами кладистики, сочетающих использование десятков дискретных морфологических признаков, многие из которых полиморфны и имеют два и более устойчивых состояний, с молекулярно-генетическими методами, основанными на PCR-анализе последовательностей генов митохондриальных и ядерных ДНК. Эти работы показывают, что достаточно часто результаты морфологического и молекулярного подходов оказываются в целом конгруэнтными, но не подменяют один другого в силу отсутствия жесткой скоррелированности. Известны многие успешные примеры описания и использования фенов неметрических признаков скелета, рисунка и структуры покровов и других морфологических структур не только для рыб и млекопитающих, но и для амфибий (Ищенко, 1978; Пикулик, 1978; Вершинин, 1989), рептилий (Баранов, 1978, 1982, 1988; Яблоков и др., 1981 а, б, в; Турутина, 1982; Валецкий, 1987; Пикулик, Косов, 1988) и птиц (Волчанецкий, 1972; Береговой, 1978; Добринский, 1981; Лихацкий, 1988; Венгеров, 1999 и др.), которые используются для решения ряда популяционно-биологических, эволюционно-экологических и таксономических задач.

5.4. Феногенетическая изменчивость метамеров растений и флуктуирующая асимметрия билатеральных структур листовой пластинки

Многие ботанические объекты оказываются удобными моделями при разработке популяционно-морфологических, популяционно-генетических и феногенетических проблем в первую очередь благодаря явлению метамерии (Мамаев, Махнев, 1982; Семериков, 1986; Магомедмирзаев, 1990). Листья являются типичными метамерами — гомологичными повторяющимися элементами растения. Метамеры одного и того же растения, построенные на основе одного генотипа, но реализующиеся при разной констелляции факторов среды, позволяют приблизиться к оценке соотношения роли генотипа и среды в развитии растения. В этой связи С.А. Мамаев (1973) выделяет особую форму внутрииндивидуальной изменчивости — эндогенную изменчивость растений, основан-

ную на метамерии. Поэтому неудивительно, что анализ внутрииндивидуальной изменчивости наиболее распространен на метамерных органах растений — листьях (Кренке, 1933–1935, 1940; Мамаев, 1973; Мамаев, Махнев, 1982, 1988; Семериков, 1986; Махнев, 1987; Корона, 1987; Магомедмирзаев, 1990).

В конце 20-х — начале 30-х годов прошлого века интерес к проблемам генетической природы изменчивости фенотипических признаков и феногенетики был очень высок. Н.П. Кренке в 1933–1935 гг., изучая закономерности проявления формы листьев на побеге, назвал такого рода изменчивость феногенетической. Пример феногенетической изменчивости листьев малины (*Rubus idaeus*) по форме их рассеченности, взятый из книги Н.П. Кренке (1933–1935), приведен на рисунке 5.15 в виде схемы (Корона, Васильев, 2000). Листья в ряду расположены в порядке усложнения формы и числа структурных элементов. Феногенетический ряд не полный, так как в него включены только симметричные варианты строения. На рисунке выделены узловые по строению листья ряда. Если представить непрерывный процесс усложнения структуры листа, то хорошо видно, что сначала имеется трилистник, затем появляются вырезы на центральном листочке, завершающиеся образованием второй пары боковых листочков. На этом этапе трилистник превращается в пятилистник. Центральный листочек далее вновь усложняется, на нем снова формируются вырезы, затем отделяется третья пара боковых листочков и формируется «семилистник».

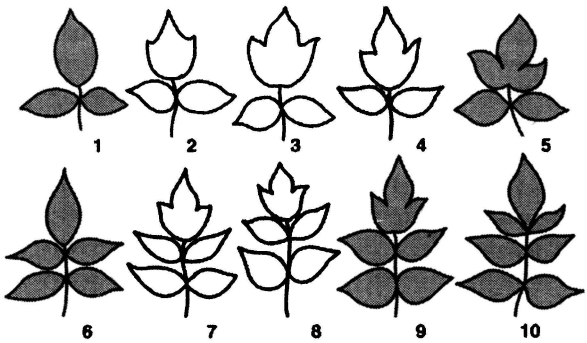


Рис. 5.15. Феногенетический (рацемический) ряд листьев малины Rubus idaeus L. (по Н.П. Кренке (1933–1935) с модификациями). Пояснения в тексте

В.В. Короной в отличие от Н.П. Кренке было установлено, что в основе этого процесса усложнения лежат структурные трансформации жилок, а не рассеченности листьев. Причем наращивание сложности листьев происходит от их основания к вершине за счет добавления модульных элементов структу-

ры жилок (Корона, Васильев, 2000). В.В. Корона подобные ряды листьев рассматривал с позиции программированного морфогенеза. Действительно, этот ряд может рассматриваться как пошаговая реализация морфогенетической программы. Поэтому феномен вторичного упрощения структуры листа на побеге, который Н.П. Кренке назвал циклическим омоложением, с позиций В.В. Короны представляет собой просто остановку морфогенетической программы на более раннем ее шаге.

«Феногенетическая изменчивость» Н.П. Кренке — это внутрииндивидуальная метамерная изменчивость, которая одновременно отражает два аспекта: направленное усложнение структуры последовательно закладывающихся листьев (метамеров) в морфогенезе и их стохастическое (случайное) формирование. В этом явлении присутствует элемент «организации», что весьма точно подметил М.М. Магомедмирзаев (1974), т.е. «определенной» изменчивости с одной стороны и «стохастики», что может связываться со случайной компонентой «неопределенной» и «спонтанной» изменчивости. Феногенетическая изменчивость, следовательно, содержит в себе как закономерную, так и случайную компоненты, и отражает закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении ее усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этих структур.

Интересен еще один аспект феногенетической изменчивости: с позиций изучения широты морфогенетической «нормы реакции», т.е. возможности описания всех реально допустимых в развитии данной особи проявлений элементов структуры и их композиций (морфотипов). Действительно, в ходе развития метамеры сталкиваются с большим разнообразием условий реализации, и по их фенотипическому разнообразию можно судить о морфогенетической «широте нормы реакции» данной особи. Выше уже отмечалось, что Н.В. Глотовым (1983) были продемонстрированы примеры влияния «провокационного фона» на диапазон варьирования количественных признаков дрозофил и модельных видов растений. Оказалось, что изменение корма дрозофилы или ухудшение эдафических условий у проростков пшеницы неизбежно приводит к резкому увеличению диапазона изменчивости. В этих случаях реализуется широкий спектр морфогенетических траекторий, или «морфозов», который в «нормальных» условиях развития был зарегулирован и не проявлялся. В данном смысле эффект «провокационного фона» на индивидуальном уровне феноменологически сопоставим с проявлением феногенетической изменчивости на внутрииндивидуальном, поскольку диапазон условий развития, например листьев, в разных частях кроны будет весьма различен.

Существующий в настоящее время мощный аппарат многомерного статистического анализа, разработанный для изучения популяций и популяционной (групповой) изменчивости, можно применить и к изучению закономернос-

тей внутрииндивидуальной изменчивости. Метамеры одного и того же растения можно уподобить «особям» популяции (например, «теневые» и «световые» листья являются аналогами особей, живущих и развивающихся в контрастных биотопах), а сравнение групп метамеров разных особей растений (разных генотипов) — межпопуляционному сравнению. Такой взгляд на соотношение внутрииндивидуальной и индивидуальной изменчивости позволяет приблизиться к выявлению паратипической и генотипической компонент изменчивости (Глотов, Семериков, 1978; Семериков, 1986; Магомедмирзаев, 1990). Одновременно появляется возможность решения целого ряда феногенетических проблем. Применение технологии популяционного анализа к изучению групповой внутрииндивидуальной изменчивости листьев растений позволяет, на наш взгляд, решить не только многие до сих пор нерешенные проблемы феногенетики, экологической морфологии и физиологии развития растений, но и приблизиться к общебиологическому пониманию самого явления изменчивости.

5.4.1. Внутрииндивидуальная феногенетическая изменчивость двелов листьев комнатного винограда — роициссуса ромболистного (*Rhoicissus rhomboidea*)

Внутрииндивидуальная феногенетическая изменчивость может проявиться как у разных метамеров особи, так и на левой и правой сторонах метамеров, т.е. у гомотипичных антимеров. Поэтому при рассмотрении тех или иных антимерных элементов структуры можно зафиксировать различия этих элементов как на разных сторонах метамера, так и у разных метамеров, что позволяет говорить об *антимерной*, *метамерной* и *антимерно-метамерной компонентах внутрииндивидуальной изменчивости*. Вновь подчеркну, что внутрииндивидуальная изменчивость может быть проанализирована только при групповом анализе метамеров или антимеров, и это следует ясно осознавать. При анализе гомономных гомотипических структур это еще больше усложняется. Весьма сложно оценивать степень гомологической близости между структурами при радиальной симметрии. Вероятно, если бы существовала морфологическая алгебра, то можно было бы определять эквиваленты гомологии. Гомология гомодинамных метамерных и гомономных структур может быть выражена в разной степени, т.е. может быть измерена (соотнесена), а единицей анализа в данном случае, по-видимому, могут стать наиболее элементарные гомотипные антимерные структуры (Беклемишев, 1994). Последнее для нас важно, поскольку групповой («популяционный») анализ элементарных антимерных вариаций структуры — это ключ к изучению трансформаций структуры в морфогенезе, а также, вероятно, ключ к пониманию мерона С.В. Мейена (1974, 1988) в филогенетике, таксономии

и конструкционной морфологии. В последние годы становится понятным, что в основе феногенетической изменчивости лежат эпигенетические явления (Шишкин, 1988; Корона, Васильев, 2000).

Наряду с метамерной изменчивостью структура листа растений в значительной степени проявляет антимерную изменчивость и, соответственно, флуктуирующую асимметрию (Захаров, 1987; Кряжева и др., 1996). В то же время, как уже отмечалось, большинство элементов билатеральных антимерных структур животных, подверженных флуктуирующей асимметрии, одновременно имеют пороговую природу варьирования (Berry, Searle, 1963; Grüneberg, 1963; Blow, Boyd, 1992; Васильев, 1988). У листьев растений, исходя из закономерностей их внутрииндивидуальной изменчивости, билатеральные антимерные структуры также имеют пороговую природу изменчивости. В этой связи при анализе внутрииндивидуальных проявлений антимерной и метамерной изменчивости листьев возможно выделение фенов — устойчивых альтернативных состояний признаков структуры листа, на основании тех же самых соображений, что и при анализе аналогичных билатеральных проявлений дискретных вариаций неметрических признаков у животных (см. раздел 3.5.; Васильев и др., 2000).

В качестве модельного объекта для изучения внутрииндивидуальной изменчивости структуры, формы и размеров листьев нами был выбран роициссус ромбовидный *Rhoicissus rhomboidea* (рис. 5.16). Этот вид имеет характерные выступающие за край листовой пластинки жилки, внешне напоминающие небольшие «ости», которые формируют краевые зубчики (такие структурные элементы было предложено называть «двелы» от словосочетания дентo-венальные элементы (Корона, Васильев, 2000)). На основе теоретического изучения двеллярной структуры листа были раскрыты общие структурные аспекты ее разнообразия.

Поскольку для дальнейшего понимания природы структурных преобразований двеллярной структуры необходим количественный анализ с использованием большого числа метамеров, нами на примере роициссуса ромбовидного было проведено детальное статистическое изучение закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости количественных и качественных признаков листа, включая анализ проявлений антимерной изменчивости. Отмечено, что боковые жилки ответвляются от осевых достаточно симметрично, однако не редки и случаи асимметричного их проявления на левой и правой сторонах центрального субметамера (центрального листочка), а также левых и правых боковых субметамеров (боковых листочков). Выступающие жилки и зубчики — двелы, которые позиционно являются строгими антимерами, могут реализовываться в четырех билатеральных композициях: симметрично выступать за край листа с обеих сторон (+/+), асимметрично проявиться только слева (+/-) или справа (-/+), симметрично не проявляться на обеих сторонах (-/-).

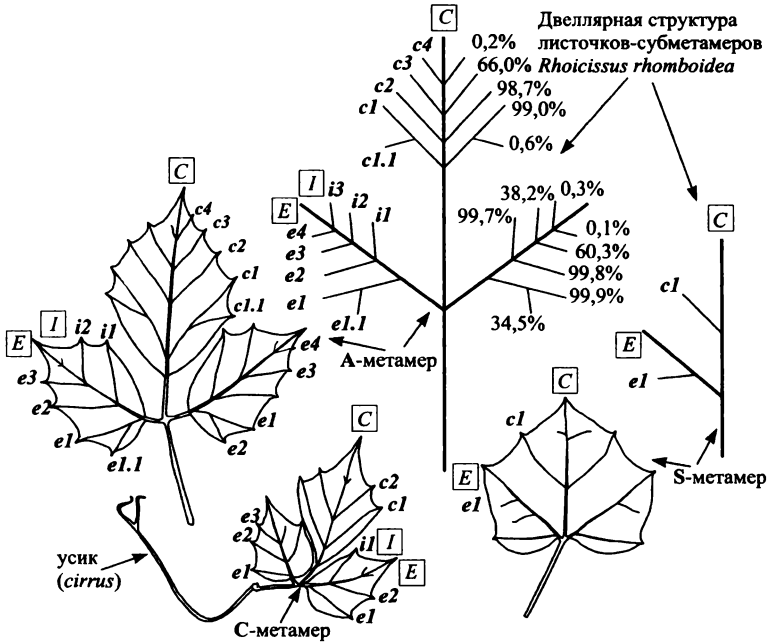


*Рис. 5.16. Фены субметамеров (листочков) листа комнатного винограда — роициссуса ромболистного Rhoicissus rhomboidea (фены центрального субметамера — **c1, c1.1, c2–c4**; фены бокового субметамера — **e1, e1.1, e2–e4** — для наружной стороны и **i1–i3** — для внутренней). Приведены изображения **A**-, **C**- и **S**-метамеров листа и средние частоты встречаемости каждого фена,%. Показаны примеры наиболее сложной (**A**-метамер) и самой простой (**S**-метамер) двеллярной структуры листа*

Реализация выступающих жилок, как это следует из представлений об эпигенетической и реализационной компонентах феногенетической изменчивости, с одной стороны, является результатом достаточно строго детерминированной последовательности пошаговых структурных трансформаций, а с другой — сам факт проявления конкретного двела (выступающей жилки, сопровождающейся зубчиком) у данного субметамера и листа в целом представляет собой случайный эффект и должен определяться стохастическими законами. Ниже мы проиллюстрируем это утверждение конкретными данными. Двел как структурное воплощение устойчивого состояния неметрического признака — фена, может проявиться на той или иной стороне метамера, а может и не проявиться, хотя на первый взгляд имеются все основания для его формирования.

Проявившаяся выступающая жилка может варьировать от малых до больших размеров. Нет сомнения, что в основе своей изменчивости двелы имеют количественную природу, однако на их проявление накладываются пороговые ограничения, обусловленные законами развития — эпигенетическими процессами морфогенеза. Преодолевая некий пороговый уровень в своем варьировании, жилка получает возможность реализации в определенном структурном узле данного метамера и сопровождается формированием зубчика. Таким образом, несмотря на строго закономерный и в целом детерминированный план структурной трансформации жилок листа, у каждого метамера в силу стохастических, эндогенных и экзогенных процессов, сопровождающих развитие, имеется вероятность случайной реализации элементов структуры — отдельных (определенных) жилок. Следует, однако, подчеркнуть, что после прохождения определенного шага в ряду структурной трансформации соответствующие элементы структуры уже не варьируют и становятся константной частью системы двелов субметамеров листа. Это происходит аналогично тому, как при варьировании, например, структуры меланинового рисунка надкрылий у жуков после преодоления некоего порогового уровня пигментации определенные элементы структуры фиксируются и становятся константной частью рисунка (см. рис. 5.4). Исходя из всех рассмотренных выше аспектов проявившаяся выступающая жилка или ее непроявление, по нашему мнению, вполне могут быть отнесены к категории *фена — устойчивого состояния порогового неметрического признака* (Васильев, 1996).

Намеренно не будем рассматривать все разнообразие элементов побега, которое формируется у роициссуса. Остановимся лишь на явлении гетерофиллии, которое известно весьма давно. Прежде всего отметим, что у роициссуса, как уже говорилось, существует несколько характерных и устойчиво воспроизводящихся форм листьев (их можно рассматривать в качестве своеобразных «экоморф» листа; см. рис. 5.16). Наиболее характерны для этого вида две формы: **A** (от слова *assimilatio* — ассимилировать) — крупные метамеры, которые формируются в начале побега и, по-видимому, берут на себя большую часть ассимиляционной функции в самом начале его роста; **C** (от слова *cirrus* — усик) — мелкие ксероморфные метамеры, в пазухах которых формируется дополнительный элемент — усик. Появление усика маркирует листья типа **C**. С помощью усика осуществляется прикрепление растущего побега к субстрату, а усыхая, он обеспечивает растению жесткую опору. Обычно метамеры формы **C** начинают формироваться во второй половине побега после того, как будут сформированы метамеры **A**. На наш взгляд, «морфы» **A** и **C** обеспечивают разные экологические функции и являются своеобразными развитийными «модификациями», аналогично тому, как это происходит, например, у стрелолиста. В принципе можно предполагать существование двух про-

грамм развития, онтогенетической реализацией которых и являются две описанные формы. Это накладывает отпечаток на их морфологию. Отметим, что, по нашим данным, лист типа **A** в среднем на 25% крупнее, чем лист типа **C**, причем черешок листа **A** в среднем на две трети длиннее, чем у морфы **C**, маркированной наличием усика (табл. 5.6). Возможно, резкое укорочение черешка представляет собой ростовую и «ресурсную» компенсацию за формирование дополнительной структуры — усика.

Таблица 5.6. Морфометрическая характеристика листьев *Rhoicissus rhomboidea*, относящихся к морфологическим типам **A**-, **C**-, **I**- и **R**-метамеров (M±m)

Показатель	Сравниваемые типы листьев-метамеров			
	A	**I**	**C**	**R**
Длина листовой пластинки центрального субметамера (ДЦС)	66,85±1,56 $n = 60$	62,43±1,64 $n = 14$	45,76±1,04 $n = 115$	54,56±2,27 $n = 16$
Длина листовой пластинки и черешочка центрального субметамера до места пересечения с черешочками боковых субметамеров (ДЦСБ)	86,72±2,18 $n = 60$	78,93±2,10 $n = 14$	54,84±1,34 $n = 115$	69,88±3,75 $n = 16$
Общая длина центрального субметамера с черешком (ОДЦС)	142,23±3,44 $n = 60$	113,43±3,55 $n = 14$	71,95±1,87 $n = 115$	98,38±6,72 $n = 16$
Длина предшествующего метамеру междоузлия (ДМ)	50,16±2,87 $n = 79$	71,48±7,91 $n = 21$	69,45±2,29 $n = 160$	82,35±8,33 $n = 23$
Длина листовой пластинки левого бокового субметамера (ДБСЛ)	51,93±1,38 $n = 29$	43,86±2,62 $n = 7$	34,53±0,94 $n = 60$	40,62±2,41 $n = 13$
Длина листовой пластинки правого бокового субметамера (ДБСП)	51,59±2,31 $n = 29$	45,71±2,24 $n = 7$	34,53±0,91 $n = 60$	39,08±2,76 $n = 13$
Индекс отношения разности длин прилежащего и предшествовавшего междоузлия к их полусумме (ИПР)	0,062±0,027 $n = 59$	0,099±0,042 $n = 20$	-0,003±0,011 $n = 159$	0,006±0,044 $n = 20$

Известен также вариант развития листа, когда параллельно из пазушной почки появляется новый побег. Такие листья, приуроченные к месту появления и ответвления нового побега, мы обозначили символом **R** (от латинского слова *ramulus* — веточка).

Еще один путь развития метамеров листа у роициссуса ромбовидного представлен особыми листьями, которые чаще формируются на побегах, развивающихся из спящих пазушных почек в одревесневшей стволовой части и образуют самые простые в общем структурном ряду цельные листовые пластинки (см. рис. 5.16), которые не подразделены на листочки — субметамеры. Этот вариант развития можно обозначить символом **S** (от *simplex* — простой). Такие листья возникают очень редко, а побеги, на которых они формируются, растут и развиваются медленно.

Если для центрального листочка-субметамера проявление фенов на его левой и правой сторонах и их учет очевидны (см. рис. 5.16), то для боковых субметамеров требуется дать некоторое пояснение. Боковые листочки асимметричны из-за своих конструкционных особенностей, и, поскольку в целом они сами являются антимерами листа-метамера, их элементарными антимерными структурами, или двелами-антимерами, следует считать позиционно гомологичные структуры на противолежащих листочках. У боковых листочков наряду с «внешней» стороной (наружным краем), фены которой гомономно гомотипичны фенам края центрального листочка, появляется «внутренняя» сторона (внутренний край), обращенная в сторону осевой жилки листа, фены которой также гомотипичны фенам центрального листочка и являются специфическими позиционными антимерами фенов «внешней» стороны боковых листочков. Для боковых субметамеров двелы наружного и внутреннего краев по отношению к метамеру будут являться разными (гомономными), но равноправными антимерными структурами (см. рис. 5.16). Поэтому, если максимально сложные композиции центрального субметамера имеют только наружные фены: ***c1***, ***c1.1***, ***c2***, ***c3***, ***c4***, (от *central* — центральный), то у бокового субметамера имеются уже две категории фенов: наружные (***e***) — от *external* (***e1***, ***e1.1***, ***e2***, ***e3***, ***e4***) и внутренние (***i***) — от *internal* (***i1***, ***i2***, ***i3***). Сравнивая внутрииндивидуальные композиции, можно изучать билатеральное сочетание не только отдельных фенов, но и их композиций как в пределах отдельных субметамеров, так и по отношению к метамеру (листу) в целом. Далее при обсуждении двеллярных структурных формул (см. раздел 5.4.3.) эти аспекты будут рассмотрены более подробно и предметно, причем самые редкие фены (***c4***, ***e4*** и ***i3***), частота встречаемости которых ниже 1%, нами были исключены. Если осевая жилка листа (рахис) является жилкой первого порядка, то фены — наличие или отсутствие жилок второго порядка, оканчивающихся зубчиком. На жилках, обычно формирующих фены ***c1*** и ***e1***, иногда закладывается жилка третьего порядка, которая приводит к возникновению фенов ***c1.1*** и ***e1.1***. Такая кодировка свидетельствует о том, что данная структура иерархически подчинена несущей жилке второго порядка, а сам цифровой код **1.1** означает, что на первой жилке второго порядка образовалась первая жилка третьего порядка (см. Корона, Васильев, 2000). Нумерация фенов в целом отражает, но не строго определяет порядок их закладки в эмбриогенезе листа. Так, фены ***c1.1*** и ***e1.1*** формируются, по-видимому, почти синхронно с фенами ***c3*** и ***e3***. Однако фен ***c1*** закладывается как структура, вероятно, раньше фенов ***c2*** и ***c3***. К проблеме оценки синхронности формирования элементов двеллярной структуры в морфогенезе мы вернемся в разделе 5.4.5.

На одном и том же растении роициссуса сравнивали обычно три типа листьев. Два из них представляют собой упомянутые выше типы метамеров, или экомор-

фы **A** и **C**, а тип **I** (от *intermedius* — промежуточный) представлен переходным пограничным листом, разделяющим на побеге оба типа (**A** и **C**), т.е. еще не сопряженным в узле с усиком (рис. 5.16). Дополнительно в некоторых случаях в сравнение включали и листья типа **R** (маркированные появлением нового побега).

Методически установить принадлежность листа к тому или иному типу метамера можно было лишь при сборе, измерении и фенетической классификации листьев, последовательно расположенных вдоль побега, когда строго определяется замещение одного типа метамеров другим. Поэтому отдельные случайно изолированные от побега листья в измерение и классификацию не включали. Следует подчеркнуть, что побеги были взяты с одного и того же растения, поэтому речь действительно идет о внутрииндивидуальной изменчивости структуры метамеров. Поскольку морфологически все названные типы метамеров сравнительно легко диагностируются, то эколого-физиологические и иные пороговые стимулы и причины возможного переключения с одной подпрограммы развития листа на другую, которые можно определить в специальных экспериментах, нами не изучались.

При многомерном сравнении практически почти все типы метамеров достоверно отличаются друг от друга по форме и размерам (табл. 5.7, рис. 5.16). В результате дискриминантного анализа установлено, что различия оказались статистически недостоверными лишь при сравнении **I**- и **R**-метамеров ($p = 0{,}061$). В обоих случаях эти метамеры являются структурными предшественниками изменения (смены) морфогенетической подпрограммы, что и может их объединять. Классификация метамеров при дискриминации показала, что с высокой точностью определяются **C**- и **A**-метамеры, для которых ошибочная классификация составила 3,45% и 9,05% соответственно. В среднем правильная классификация наблюдалась в 84,38% случаев, т.е. принадлежность объектов к своему типу при классификации определяется с достаточно высокой надежностью.

Таким образом, разные типы метамеров устойчиво отличаются друг от друга по размерам и форме и могут рассматриваться как фенотипические классы, развитие которых детерминировано вполне определенной подпрограммой или особенностями морфогенеза данного растения. Следует заметить, что Эрнст Майр (1968), анализируя проявления фенотипического разнообразия такого же рода у животных, определил устойчивые модификации развития по аналогии с явлением генетического полиморфизма как «полифенизм». Типичные случаи полифенизма по Э.Майру наблюдаются, например, при формировании разных «каст» у перепончатокрылых насекомых. Представители разных «каст» в генетическом отношении в значительной степени однородны, однако фенотипически могут существенно различаться по форме и размерам, а также по экологической роли, например, у пчел, муравьев или термитов.

Таблица 5.7. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между сравниваемыми выборками разных типов листьев-метамеров роициссуса ромбовидного (над диагональю) и их значимость (под диагональю).

Типы листьев-метамеров	A	I	R	C
A	-	4,616	10,286	11,316
I	$p = 0{,}010$	-	4,208	3,739
R	$p << 0{,}001$	$p = 0{,}061$	-	5,636
C	$p << 0{,}001$	$p = 0{,}014$	$p << 0{,}001$	-

Следовательно, можно утверждать, что все листья, являясь метамерами одного и того же растения, в генетическом отношении почти идентичны (возможно присутствие лишь некоторого числа соматических геномных мутаций, эпимутаций и хромосомных аберраций), а морфологически различные фенотипически устойчивые классы — типы листьев-метамеров роициссуса — являются морфогенетическими модификациями и могут также рассматриваться как пример «полифенизма». Важно отметить, что номер метамера на побеге и параболические кривые роста последовательности листьев на побеге, хорошо известные еще И.В. Гёте в XVIII в. и подробно проиллюстрированные Н.П. Кренке (1933–1935) при анализе феногенетической изменчивости у растений, в данном случае не играют большой роли, так как в ходе дискриминантного анализа выбираются наименее варьирующие признаки и их сочетания, которые устойчиво характеризуют форму (пропорции) листа.

Эффекты переключения развития роициссуса с одной на другую подпрограмму морфогенеза листа могут иметь разные причины. Во-первых, устойчивые различия между данными типами метамеров могут быть следствием компенсаторных перестроек из-за появления дополнительных структур — усиков или новых побегов в месте расположения листа на побеге, т.е. ресурсными нехватками. Во-вторых, могут существовать прямые экологические причины, вызывающие такую пороговую перестройку: недостаток влаги, режим освещения, температурный режим, а также их сочетания. В-третьих, нельзя исключить и влияния фотопериода (Сабинин, 1963). Сформулированное Д.А. Сабининым представление о сигмоидальной кривой роста и ритмике развития листа на побеге мало подходит к объяснению рассмотренного нами случая, так как подобные эффекты у роициссуса наблюдаются и в чреде метамеров одного типа. Мы неоднократно обнаруживали растения, которые практически не имели листьев С-типа, но у доминирующих листьев А-формы наблюдалась обычная волнообразная вариация размеров, а ортотропные побеги имели хорошо выраженную параболическую кривую размеров в последовательном ряду метамеров.

Можно, наконец, весьма осторожно предположить, что переключения морфогенеза листа с одной подпрограммы развития на другую могут быть связаны с перестройками генома за счет перестановки мобильно диспергированных генетических элементов — МДГЭ. Роль транспозонов строго доказана для переключения программ синтеза пигментов зерен кукурузы, а также окраски листьев многих растений. Обнаружена связь транспозонов с изменениями морфологических структур у животных (Васильева и др., 1987 а, б; Васильева и др., 1995 а, б). Однако для того, чтобы обосновать и доказать причастность МДГЭ к переключениям подпрограмм морфогенеза растений, и в частности роициссуса, необходимы более веские аргументы, в том числе специальные молекулярно-генетические исследования.

5.4.2. Оценка фенетических дистанций между сравниваемыми типами метамеров

Результаты классификации листьев-метамеров роициссуса ромболистного по встречаемости фенов жилок у трех сравниваемых типов метамеров **A**, **I** и **C** приведены в табл. 5.8; **R**-метамеры в этом отношении не изучали. Хорошо видно, что наибольшие различия проявляются между **A**- и **C**-метамерами; **I**-метамеры занимают, как это и предполагалось, промежуточное положение между ними.

В первую очередь мы оценивали у сравниваемых типов метамеров величины показателей разнообразия (μ) и доли редких фенов (h), предложенные Л.А. Животовским (1982, 1991). Сравнение показало, что наибольший уровень фенетического разнообразия наблюдается у группы промежуточных — **I**-метамеров: $\mu = 1{,}930 \pm 0{,}003$, тогда как у **C**- и **A**-метамеров он в целом заметно ниже и близок по величине ($1{,}337 \pm 0{,}002$ и $1{,}462 \pm 0{,}003$ соответственно). В то же время доля редких фенов жилок у **I**-метамеров является наименьшей: $h = 0{,}035 \pm 0{,}013$, а у **C**- и **A**-метамеров в несколько раз выше и имеет близкие значения ($0{,}257 \pm 0{,}010$ и $0{,}188 \pm 0{,}016$ соответственно). В итоге можно заключить, что группа **I**-метамеров отличается от двух других большей фенетической выровненностью и разнообразием.

По аналогии с фенами неметрических пороговых признаков животных (Hartman, 1980; Васильев, 1988; Васильев и др., 2000) по частотам встречаемости фенов жилок листа можно оценить фенетические дистанции (*MMD*), характеризующие меру эпигенетического своеобразия сравниваемых типов метамеров. Такая возможность вытекает из того, что частоты встречаемости фенов весьма устойчивы, что обусловлено существованием пороговых эпигенетических механизмов реализации в ходе морфогенеза. Поэтому, сравнивая частоты встречаемости фенов, мы имеем возможность косвенно сопоставить расстановку эпигенетических порогов при их реализации и тем самым косвенно сравнить эпигенетические особенности организации морфогенеза у данных типов метамеров.

Таблица 5.8. Встречаемость фенов жилок у субметамеров разных типов листьев-метамеров роициссуса ромболистного (*K* — число сторон листа, на которых обнаружен фен, *N* — число изученных левых и правых сторон листа).

Фен	Типы листьев-метамеров								
	A			I			C		
	K	*N*	%	*K*	*N*	%	*K*	*N*	%
Центральный субметамер									
c1	152	152	100,00	42	42	100,00	336	336	100,00
c1.1	8	152	5,26	2	42	4,76	0	336	0,00
c2	148	152	97,37	39	42	92,86	332	336	98,81
c3	120	152	78,95	31	42	73,81	93	336	27,68
"Наружная" – дистальная сторона боковых субметамеров									
e1	161	161	100,00	46	46	100,00	349	349	100,00
e1.1	72	161	44,72	20	46	43,48	11	349	3,15
e2	161	161	100,00	43	46	93,48	347	349	99,43
e3	136	161	84,47	40	46	86,96	72	349	20,63
"Внутренняя" – проксимальная сторона боковых субметамеров									
i1	159	162	98,15	46	46	100,00	345	350	98,57
i2	121	162	74,69	33	46	71,74	24	350	6,86

Фенетические дистанции (*MMD*) по комплексу частот фенов (табл. 5.9) рассчитывали между сравниваемыми типами метамеров по формуле, предложенной С. Хартманом (Hartman, 1980), которая ранее была нами приведена в разделе 1.8. Результаты расчетов (табл. 5.9) показывают, что наибольшие различия наблюдаются между **A**- и **C**-метамерами. Значимость *MMD*-дистанций оценивали по их отношению к *MSD*. Если это отношение равно 2 или выше, то различия между сравниваемыми выборками считаются достоверными. Видно, что все фенетические дистанции в данном случае статистически высоко достоверны (табл. 5.9). Мы использовали также усредненную меру фенетической уникальности выборки (MMU — mean measure of uniqueness). Напомним, что это усредненная *MMD*-дистанция данной выборки со всеми другими. В данном случае средняя мера уникальности **C**- и **A**-метамеров приблизительно одинакова и выше, чем уникальность **I**-метамеров, что указывает на промежуточное положение последней группы метамеров.

Поскольку *MMD* — это усредненные дистанции в расчете на признак, то вполне возможно сопоставлять друг с другом результаты различных исследований, причем на разных объектах. Мы прекрасно отдаем себе отчет в условности прямого сопоставления оценок, полученных для популяций животных и растений, более того, при сравнении выборок разных типов метамеров

Таблица 5.9. Фенетические дистанции (MMD) по комплексу частот фенов жилкования листа между сравниваемыми типами метамеров роициссуса ромболистного (над диагональю) и значения усредненных на признак среднеквадратичных отклонений *MSD* (под диагональю).

Типы метамеров	A	I	C	MMU
A	-	1,0834	1,4404	1,2619
I	0,0128	-	1,1648	1,1244
C	0,0041	0,0113	-	1,3026

одного и того же растения. Однако, на наш взгляд, такое сравнение может быть конструктивным. Например, такой же, как в табл. 5.9, уровень фенетических различий по частотам фенов наблюдался, например, при сравнении сильно дифференцированных подвидов у полевок (Васильев и др., 2000). По сравнению с величиной характерных фенетических различий между линиями лабораторных мышей этот уровень даже несколько выше, что косвенно указывает на существенные эпигенетические различия, обеспечивающие своеобразие двух характерных подпрограмм развития у сравниваемых типов метамеров роициссуса ромболистного.

Для преодоления отклонений от евклидовой метрики и визуализации отношений сравниваемых выборок на плоскости мы провели многомерное неметрическое шкалирование полученной матрицы фенетических *MMD*-дистанций (рис. 5.17, А). Действительно, наиболее удалены друг от друга **С**- и **А**-метамеры, что косвенно указывает на их эпигенетическое своеобразие. С другой стороны центроид **I**-метамеров приблизительно в равной степени удален от центроидов **С**- и **А**-типов метамеров, однако занимает не строго промежуточное положение между ними, а смещен вдоль шкалы второго измерения и тоже проявляет свою фенетическую специфику.

Дискриминантный анализ формы и размеров листьев тех же трех типов метамеров и по тому же набору метрических признаков, которые использованы выше при дискриминировании четырех типов листьев, показал (рис. 5.17, Б), что, как и в предыдущем случае (рис. 5.17, А), наибольшие различия проявляются между **А**- и **С**-метамерами вдоль первой оси и наблюдается смещение ординаты **I**-метамеров вдоль второй оси, что указывает на морфометрическое своеобразие этих типов листьев. Следовательно, существует принципиальное сходство между результатами ординации центроидов сравниваемых типов метамеров на плоскости, проведенной по комплексу качественных или альтернативных вариаций неметрических признаков (фенов), и при морфометрическом сравнении по комплексу промеров листьев, характеризующих изменчивость их формы и размеров.

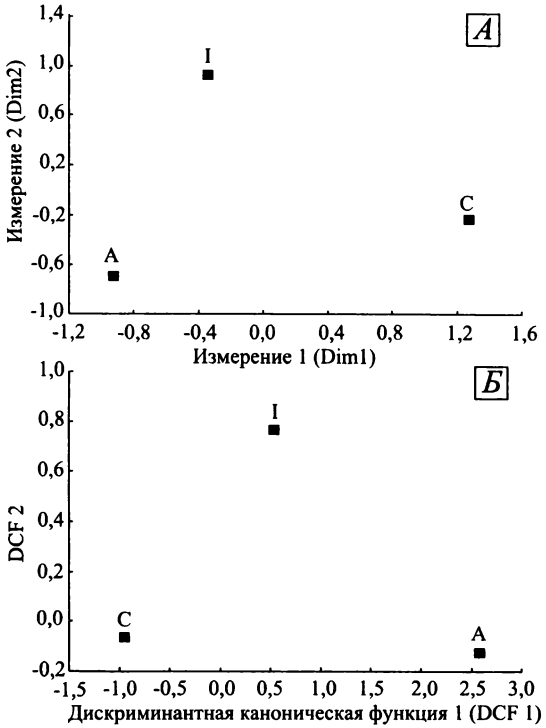


Рис. 5.17. Многомерное шкалирование матрицы фенетических дистанций (MMD), вычисленных по встречаемости 10 неметрическим признаков, между выборками А-, I- и С-листьев (А) и дискриминантный анализ формы и размеров А-, I- и С-листьев роциссуса ромбовидного по комплексу метрических признаков (Б). Расположение центроидов выборок соответствующих типов листьев-метамеров обозначено черными квадратами

Таким образом, итоги проведенного сравнения позволяют говорить о том, что все сравниваемые типы листьев-метамеров существенно отличаются друг от друга не только по комплексу морфометрических признаков, но и в фенетическом отношении — по частотам встречаемости фенов неметрических признаков жилкования листа. При этом несколько меньшее своеобразие по сравнению с С- и А-метамерами проявляют I-метамеры. В то же время метамеры этого типа отличаются высоким фенетическим разнообразием и выровненностью по сравнению с двумя другими.

5.4.3. Стохастический характер формирования фенов и их композиций у роициссуса ромбовидного

Ранее нами уже предполагалось, что, наряду с общим закономерным процессом трансформации структуры жилкования листа роициссуса ромбовидного от простого к сложному, которая отражает общие закономерности усложнения конструкции листа в морфогенезе, должна проявляться и стохастическая компонента формирования отдельных элементов структуры — фенов жилок. Поэтому представляло большой интерес оценить, проявляются ли фены признаков жилкования листа и их композиции стохастически или их появление неслучайно и жестко детерминировано. По Б.Л. Астаурову (1974), если вероятность среднего одностороннего проявления возвести в квадрат, то фактически умножение равных вероятностей правостороннего и левостороннего проявления признака дает вероятность симметричного проявления признака на обеих сторонах тела. Используя такой подход, можно было определить, как такая теоретическая вероятность симметричного проявления признака соотносится с реальным эмпирическим его симметричным проявлением. Если вероятности совпадают, то можно говорить о случайном (стохастическом) характере комбинирования вероятностей проявления признака на обеих сторонах.

В соответствии с рекомендациями Б.Л. Астаурова (см. раздел 1.9) нами был проведен расчет встречаемости фенов жилкования роициссуса на сторону листа-метамера, а не на лист. Например, подсчитав число обнаружений фена *c3* на левой, а затем на правой сторонах центрального субметамера, а затем разделив это число на общее число изученных сторон листа, мы получаем *вероятность* проявления данного фена на стороне листа. Фен *c3* встречается у А-метамеров с вероятностью 0,7895 (табл. 5.10). Возведя ее в квадрат, согласно Б.Л. Астаурову (1974), мы получим вероятность симметричного проявления данного фена у центрального субметамера. В данном случае эта вероятность составит 0,6233. В свою очередь умножив полученную вероятность на число изученных метамеров, мы находим теоретическое число симметричных билатеральных композиций данного фена (0,6233•76) = 47,37. В том случае, если теоретическое число метамеров с симметричным проявлением фена не будет значимо отличаться от эмпирического числа симметричных по данному фену метамеров, то можно будет заключить, что проявление фенов носит стохастический, случайный характер (корреляция проявления фена данного признака на левой и правой сторонах близка к нулю). В нашем примере эмпирическое число симметричных по *c3* субметамеров составило 56, т.е. было близко к теоретическому и различия между эмпирическим и теоретическим числами симметричных по фену *c3* метамеров (56 и 47,37) оказались статистически недостоверны ($p = 0,068$). Следовательно, можно предполагать, что

данный фен формируется относительно независимо на левой и правой сторонах центрального субметамера, и его проявление, по-видимому, носит случайный, стохастический характер, хотя и имеется некоторая слабая тенденция к диссимметрии (слабой скоррелированности).

Если эмпирическое число значимо выше, чем теоретическое, корреляция проявления признака на левой и правой сторонах имеет положительный знак и наблюдается диссимметрия. В крайнем случае, когда асимметричного выражения фена нет и наблюдаются либо симметричное проявление, либо симметричное непроявление фенов на сторонах листа, следует говорить о симметрии. При обратном соотношении, если превалирует теоретическое число симметриков, будет наблюдаться отрицательная корреляция проявления фенов на сторонах листа и явление, известное как дисантисимметрия, или в своем крайнем выражении, антисимметрия (см. Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966).

Аналогичные расчеты по этому же фену, но для С-метамера (см. табл. 5.10), дали иную картину. При возведении в квадрат вероятности одностороннего проявления фена *c3* получим $0{,}2768^2 = 0{,}0766$, т.е. вероятность симметричного проявления. Умножив эту вероятность на число изученных метамеров, получим теоретически возможное число метамеров с симметричным проявлением фена (0,0766•168) = 12,87. Эмпирическое число симметриков на практике составило 25, причем различия оказались значимыми ($p = 0{,}018$). Так как эмпирическое число почти в два раза превышает теоретическое, то можно говорить о явно неслучайном симметричном проявлении фена *c3* у С-метамеров, а степень диссимметрии в данном случае очень высока. Если у сравнительно мелких С-метамеров на одной из сторон листа формируется фен *c3*, то он же обязательно «стремится» проявиться и на противоположной.

Есть основания считать, что формирование листа типа С и сопровождающего его усика протекает в биологически близкие временные периоды морфогенеза. Возможно также, что сроки начала одного процесса и завершения другого накладываются друг на друга. Известно, что у С-метамеров резко укорачивается черешок и уменьшаются размеры листа. У данной категории листьев в процессе реализации двеллярной структуры обычно наблюдается остановка морфогенеза на шаге, предшествующем формированию одного или даже двух двелов центрального листочка (фены *c3* и *c1.1*). При этом заметим, что, по нашим наблюдениям, фен *c4* ни разу не проявился у более чем 200 изученных метамеров данного типа. Трудно сомневаться в том, что фены *e3* и *e1.1* являются гомономными гомологами фенов *c3* и *c1.1.*. Таким образом, из этого следует общий вывод о том, что «соседство» С-листьев с усиком сопровождается у данной категории листьев структурной и ростовой редукцией и, вероятно, ретардацией. Поскольку у С-листьев структура боковых листочков затро-

нута эффектами ретардации в меньшей степени, чем центрального, то, вероятно, пространственное влияние, во-первых, имеет место, а во-вторых, выражено больше вдоль осевой линии листа и, скорее всего, «нацелено» на апикальную часть листа, так как именно здесь двеллярная структура «останавливается» в развитии на последних структурных шагах.

Таблица 5.10. Вероятности встречаемости фенов проявления и отсутствия выступающих жилок листа у роициссуса ромбовидного.

Вероятность	Фены			
	А-метамер			
	c1	*c2*	*c3*	*c1.1*
Проявления	1,0000	0,9737	0,7895	0,0526
Отсутствия	0,0000	0,0263	0,2105	0,9474
	e1	*e2*	*e3*	*e1.1*
Проявления	1,0000	1,0000	0,8447	0,4472
Отсутствия	0,0000	0,0000	0,1553	0,5528
	i1	*i2*		
Проявления	0,9815	0,7469		
Отсутствия	0,0185	0,2531		
	I-метамер			
	c1	*c2*	*c3*	*c1.1*
Проявления	1,0000	0,9286	0,7381	0,0476
Отсутствия	0,0000	0,0714	0,2619	0,9524
	e1	*e2*	*e3*	*e1.1*
Проявления	1,0000	0,9348	0,8696	0,4348
Отсутствия	0,0000	0,0652	0,1304	0,5652
	i1	*i2*		
Проявления	1,0000	0,7174		
Отсутствия	0,0000	0,2826		
	С-метамер			
	c1	*c2*	*c3*	*c1.1*
Проявления	1,0000	0,9881	0,2768	0,0000
Отсутствия	0,0000	0,0119	0,7232	1,0000
	e1	*e2*	*e3*	*e1.1*
Проявления	1,0000	0,9943	0,2063	0,0315
Отсутствия	0,0000	0,0057	0,7937	0,9685
	i1	*i2*		
Проявления	0,9857	0,0686		
Отсутствия	0,0143	0,9314		

Жесткая связь двеллярной структуры и размеров листа давно и хорошо известна. Нами также было обнаружено, что коэффициент корреляции общей длины листа с черешком и числа двелов листа достоверно отличается от нуля: $r = 0{,}72$; $p < 0{,}001$. Так как двеллярная структура формируется еще в эмбриогенезе листа, а его рост протекает в постэмбриональной стадии, то трудно также сомневаться в том, что первичным является структурогенез.

Формирующийся параллельно с метамерами С-типа усик, как принято считать, является модифицированным побегом (видоизмененным соцветием). Усик имеет на апикальном конце развилку и удлиняется, по-видимому, лишь за счет интеркалярного роста, а не за счет апикальной части. Отсутствие центральной апикальной точки роста обрекает этот «квазипобег» на последующее медленное усыхание и отмирание (апоптоз) после фазы роста. Разумно предположить, что все эти эффекты замедления роста и недоразвития двеллярной структуры у С-листьев сопряжены с некими, еще не изученными у данной формы гормональными эффектами общего действия, «нацеленными» на ингибирование роста и развития усика.

Следует еще сказать, что С-метамеры из-за влияния общих с усиком факторов ретардации становятся вынужденно упрощенными, но имеют, по-видимому, высокий структурный потенциал, поскольку расположены на побеге после достаточно сложных по структуре А-метамеров. Возможно, если бы в общем узле не формировался усик, то структурная реализация у С-листьев была бы полнее, и недостающие двелы могли не только реализоваться, но и проявиться с высокой частотой. В то же время за счет резкого укорочения черешка у данных метамеров может иметься избыточный ресурс на потенциальное построение двелов. Все сказанное выше позволяет вполне обоснованно предположить, что высокий скрытый структурный и ресурсный потенциал С-листьев, собственно, и приводит к избыточному проявлению фенов *c3* на обеих сторонах центрального листочка, т.е. к *диссимметрии*.

Аналогичный расчет по фену *c3* для I-метамеров показал, что эмпирическая частота встреч симметричных билатеральных композиций фена *c3* близка к теоретической (соответственно 13 и 11,44) и различия между ними статистически недостоверны ($p = 0{,}311$). В этом случае так же, как и у А-метамера, диссимметрия не выражена, и реализация фена на разных сторонах листа осуществляется практически случайно и независимо. Используя такой подход, можно определить, в какой степени на стохастические процессы накладываются детерминирующие конструкционные ограничения и требования, т.е. оценить, проявление каких метамеров и их структурных модификаций связано с ограничениями (Мейен, 1975) и, напротив, становление каких метамеров избыточно и носит аттрактивный характер. Можно также вычислить вероятность проявления односторонней композиции фенов признаков целого субметамера или даже

метамера и, рассуждая так же, как в предыдущем случае, оценить стохастический характер формирования композиций фенов. Для этой цели мы можем предложить следующую схему несложных рассуждений и расчетов. Понятно, что вероятность непроявления фена, или «антивероятность», можно вычислить, вычитая из единицы вероятность альтернативы — проявления фена. Например, вероятность проявления фена *c3* у А-метамеров (см. табл. 5.10) равна 0,7895, тогда «антивероятность» данного фена будет составлять (1 — 0,7895) = 0,2105. Зная соответствующие вероятности и антивероятности для всех фенов, мы можем вычислить вероятности формирования композиций фенов разных признаков как у разных субметамеров, так и у метамера в целом.

Для записи структурных композиций составляли фенетические формулы. Приведем конкретный пример: 11 23/11′23–12&11′234/11′23–12. В данной формуле для уменьшения громоздкости не приводятся буквенные символы, а даны только цифровые обозначения позиции проявления фенов, разъединенные определенными знаками. Слева до знака «&» записана формула для левой стороны метамера, а справа от знака — для правой. Центральные субметамеры отделены от боковых «косой чертой» (/). У боковых субметамеров, как отмечалось выше, учитываются фены наружной и внутренней по отношению к центральному субметамеру сторон. Композиция фенов наружной стороны бокового субметамера записывается сразу после косой черты, а от композиции фенов внутренней стороны бокового субметамера отделяется знаком «дефис» (-). Фены ***c1.1*** и ***e1.1*** кодируются цифрой 1 и символом «штрих» — 1' («единица-штрих»). Из приведенной в качестве примера формулы следует, что в данном случае центральный субметамер имеет асимметричную композицию фенов: слева ***c1+c1.1+c2+c3***, а справа ***c1+c1.1+c2+c3+c4***, а боковые субметамеры симметричны по структуре выступающих жилок. У обоих боковых субметамеров на наружной стороне проявляются фены ***e1+e1.1+e2+e3***, а на внутренней — ***i1+i2*** (изображение данной билатеральной композиции фенов можно видеть на рисунке 5.16 у А-метамера).

Пример самого простого строения листа (S-метамер) можно записать в виде следующей формулы: 1/1-&1/1-. Здесь после знака дефис отсутствуют цифры, характеризующие проявление фенов группы *i*, поскольку выступающие жилки на внутренней стороне боковых субметамеров с обеих сторон не проявились. Данная композиция представлена симметричным проявлением фена ***c1*** с обеих сторон центрального субметамера и фена ***e1*** на наружных сторонах боковых субметамеров (см. рис. 5.16). В табл. 5.10 приведены необходимые данные для дальнейшего вычисления теоретических вероятностей проявления композиций фенов разных признаков жилкования листа.

Для вычисления вероятности односторонней композиции фенов центрального субметамера, например ***c1c2c3***, необходимо вероятность проявле-

Таблица 5.11. Сравнение теоретических и эпирических частот встречаемости композиций фенов жилкования субметамеров листа у А-, I- и С-метамеров роициссуса ромбовидного.

Частоты	А-метамеры						
	Центральный субметамер						
Композиции фенов	*1*	*12*	*11'2*	*123*	*11'23*	*11'2 +11'23*	χ^2
Теоретические	0,80	29,52	1,64	110,69	6,15	7,79	
Эмпирические	4,00	28,00	0,00	110,00	8,00	8,00	
Критерий χ^2	*		*				0,18
	Боковой субметамер (наружная сторона)						
Композиции фенов	*1*	*12*	*11'2*	*123*	*11'23*	*11'2 +11'23*	χ^2
Теоретические	0,00	13,82	11,18	75,18	60,82	72,00	
Эмпирические	0,00	21,00	4,00	67,00	68,00	72,00	
Критерий χ^2	*		*				4,62
	Боковой субметамер (внутренняя сторона)						
Композиции фенов	***Нет***	*1*	*12*				χ^2
Теоретические	0,75	39,74	117,29				
Эмпирические	3,00	38,00	119,00				
Критерий χ^2	*	*					0,03
	I-метамеры						
	Центральный субметамер						
Композиции фенов	*1*	*12*	*11'2*	*123*	*11'23*	*11'2 +11'23*	χ^2
Теоретические	0,75	9,73	0,49	27,41	1,37	1,86	
Эмпирические	3,00	8,00	0,00	29,00	2,00	2,00	
Критерий χ^2	*		*		*	*	0,13
	Боковой субметамер (наружная сторона)						
Композиции фенов	*1*	*12*	*11'2*	*123*	*11'23*	*11'2 +11'23*	χ^2
Теоретические	0,22	3,17	2,44	21,13	16,26	18,70	
Эмпирические	3,00	3,00	0,00	20,00	20,00	20,00	
Критерий χ^2	*	*	*				0,89
	Боковой субметамер (внутренняя сторона)						
Композиции фенов	***Нет***	*1*	*12*				χ^2
Теоретические	0,00	13,00	33,00				
Эмпирические	4,00	9,00	33,00				
Критерий χ^2	*						1,72
	С-метамеры						
	Центральный субметамер						
Композиции фенов	*1*	*12*	*11'2*	*123*	*11'23*	*11'2 +11'23*	χ^2
Теоретические	2,89	240,11	0,00	91,89	0,00	0,00	
Эмпирические	4,00	239,00	0,00	93,00	0,00	0,00	
Критерий χ^2	*		*		*	*	0,50
	Боковой субметамер (наружная сторона)						
Композиции фенов	*1*	*12*	*11'2*	*123*	*11'23*	*11'2 +11'23*	χ^2
Теоретические	1,54	266,73	8,68	69,33	2,26	10,94	
Эмпирические	2,00	273,00	2,00	63,00	9,00	11,00	
Критерий χ^2	*		*				0,75
	Боковой субметамер (внутренняя сторона)						
Композиции фенов	***Нет***	*1*	*12*				χ^2
Теоретические	4,66	321,34	23,66				
Эмпирические	5,00	321,00	24,00				
Критерий χ^2							0,03

** Указаны классы, которые объединяли со смежными, если их частота не превышала 4.*

ния фена *c1* (1,0000) умножить на вероятность проявления фена *c2* (0,9837), это произведение умножить на вероятность проявления фена *c3* (0,7895) и, наконец, общее произведение умножить на вероятность отсутствия фена *c1.1* (0,9474). Теоретическая вероятность встречаемости одностороннего проявления композиции *c1c2c3* в данном случае составит 0,7283. Если число изученных сторон метамеров (n = 152, см. табл. 5.8) умножить на эту вероятность, то теоретическое число сторон метамеров с композицией *c1c2c3* (или **123**/) будет равно 110,69. Реально встречено 110 метамеров, имеющих такую одностороннюю композицию (табл. 5.11), т.е. теоретическая и эмпирическая частоты практически совпадают. Сравнение теоретических частот всех вариантов, встречающихся при классификации односторонних композиций с эмпирическими, было проведено по **A**-, **I**- и **C**-метамерам отдельно для центрального субметамера, наружной и внутренней сторон боковых субметамеров. Оказалось, что аналогично ведут себя все односторонние композиции. Это очень важное обстоятельство, так как прямо доказывает факт случайной, стохастической реализации композиций фенов жилкования у отдельно взятых субметамеров листа. Вероятность реализации той или иной композиции фенов неметрических признаков листа в данном случае представляет собой произведение вероятностей фенов проявления и отсутствия выступающих жилок.

Если бы на процесс реализации накладывались те или иные детерминирующие факторы, то теоретические и эмпирические частоты не могли бы совпасть, а из табл. 5.11 видно, что теоретические и эмпирические частоты статистически не различаются, судя по значениям критерия хи-квадрат.

Таким образом, полученные результаты подтверждают справедливость правила Астаурова (см. раздел 1.9) и для растений, а также доказывают существование единой эпигенетической системы, эндогенно параметризующей структурогнез листьев-метамеров у изученной нами особи.

5.4.4. Анализ флуктуирующей асимметрии A-, I- и C-метамеров

Случайный процесс реализации жилок на правой и левой сторонах метамера прямо иллюстрирует широко известное явление флуктуирующей асимметрии. Нами уже отмечалось, что в последние годы появилось много исследований, посвященных использованию феномена флуктуирующей асимметрии альтернативных и количественных признаков при экологическом мониторинге природных популяций (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Parsons, 1990,1992; Кряжева и др., 1996 и др.). Еще раз напомним, что под флуктуирующей асимметрией дискретных билатеральных признаков обычно подразумевается случайный характер проявления антимерных структур (неметрических признаков) на разных сторонах тела особей или метамеров (Захаров, 1987). На экспери-

ментальном и естественном материале было показано, что флуктуирующая асимметрия (ФА) может рассматриваться в качестве своеобразного индикатора неспецифической разбалансировки развития, характеризующего состояние популяции в целом. Дестабилизация развития для метрических и меристических признаков наблюдается обычно уже на относительно низком уровне средовых нарушений, которые еще не связаны с необратимыми изменениями в популяциях (Захаров, Кларк, 1993). Это позволяет использовать ФА как индикатор даже незначительных отклонений параметров среды от фонового состояния, которые еще не приводят к существенному снижению жизнеспособности особей.

Поскольку флуктуирующая асимметрия является мерой стресса развития (Захаров, 1987; Parsons, 1992), то рассматриваемый нами объект исследования — роициссус ромбовидный — в первую очередь представляет собой хорошую модель для изучения эффекта возможной дестабилизации развития при переходе из одной устойчивой морфо-физиологической фазы листа в другую, из одной подпрограммы реализации его структуры в другую. Априори можно было предположить, что в этом случае будут наблюдаться процессы разбалансировки развития, и именно у промежуточных, пограничных листьев — **I**-метамеров — должна повышаться флуктуирующая асимметрия.

Для оценки флуктуирующей асимметрии мы использовали проявление фенов листа (проявление-непроявление выступающих жилок) на левой и правой сторонах центрального и боковых субметамеров. В качестве показателя флуктуирующей асимметрии взяли среднюю встречаемость асимметричных выражений признаков на лист в процентах от числа признаков — индекс нестабильности, FA_{nm} (Leary et al.,1985 а, б; Захаров, 1987; Markowski, 1993). Анализ показал, что у промежуточных листьев **I**-типа флуктуирующая асимметрия действительно возросла по сравнению с метамерами **A** и **C** (табл. 5.12). Уровень FA_{nm} у переходных листьев почти в два раза выше, чем у каждого из устойчивых **A**- и **C**-состояний метамеров. Интересно, что FA_{nm} так же низок у листьев, расположенных в узлах, где начинают формироваться новые побеги, — **R**-метамеров, как и в узлах, где формируются усики. Интерпретация этих сдвигов представляется достаточно очевидной: при переходе из одного фенотипически устойчивого состояния в другое, т.е. от **A**- к **C**-метамерам, что связано с изменением программы развития происходит перестройка морфогенетической системы побега, которая сопровождается временной дестабилизацией развития в переходной зоне.

Примечательно, что параллельно с переходом от А-метамеров к С-метамерам наблюдается снижение общего числа выступающих жилок — уменьшение общей сложности двеллярной структуры и укорочение длины черешка (см. табл. 5.12). Интересно сопоставить значения по двум индексам нестабильности развития, вычисленным разными способами: FA_{nm}, как уже говорилось, представляет собой среднюю долю асимметричных проявлений фенов на признак, а

FA_{vn} — отношение взятой по модулю разности числа жилок на левой и правой сторонах метамера к полусумме числа жилок на обеих сторонах. Первый индекс отражает уровень нестабильности формирования качественных, альтернативных вариаций признаков, а второй — меристических, счетных.

Таблица 5.12. Сравнительный анализ уровня флуктуирующей асимметрии, а также длины черешка и числа жилок у листьев *Rhoicissus rhomboidea*, относящихся к типам **A**-, **I**-, **C**- и **R**-метамеров

Показатель	Сравниваемые типы метамеров			
	A	**I**	**C**	**R**
Индекс нестабильности развития (FA_{nm},%)	5,25 ± 0,75 n = 79	9,03 ± 1,38 n = 21	4,05 ± 0,41 n = 160	3,89 ± 1,12 n = 23
Индекс нестабильности закладки жилок (FA_{vn}, %)	7,39 ± 1,05 n = 79	12,14 ± 1,60 n = 19	7,57 ± 0,85 n = 151	5,41 ± 2,01 n = 20
Средняя сложность двеллярной структуры (СДС) - среднее число выступающих жилок (двелов) листа	15,30 ± 0,27 n = 79	14,43 ± 0,50 n = 21	10,78 ± 0,19 n = 160	11,96 ± 0,48 n = 23
Длина черешка метамера (ДЧМ)	75,38 ± 2,19 n = 60	51,00 ± 2,43 n = 14	26,19 ± 1,16 n = 115	43,81 ± 4,75 n = 16

Из таблицы 5.12 хорошо видно, что наблюдается заметный параллелизм изменения средних значений обоих индексов у разных типов метамеров. Однако множественное сравнение, выполненное с помощью непараметрического аналога однофакторного дисперсионного анализа — теста Краскела-Уоллиса, показало, что различия статистически значимы по индексу FA_{nm}: H = 13,23; p = 0,004, но незначимы по индексу FA_{vn}: H = 6,35; p = 0,095, хотя тенденция к повышению значения показателя у **I**-метамеров характерна для обоих индексов. Предпочтительнее в данном случае оказался традиционный индекс FA_{nm} для альтернативных вариаций признаков.

Достоверное повышение уровня флуктуирующей асимметрии у листьев, являющихся переходными между **A**- и **C**-метамерами, косвенно доказывает реальность дестабилизации развития листьев при переходе от одной онтогенетической программы к другой. В том, что все изученные типы метамеров представляют собой фенотипический результат функционирования разных эпигенетических программ/подпрограмм, можно не сомневаться. Во-первых, это вытекает из результатов дискриминантного анализа формы и размеров сравниваемых типов метамеров. Действительно, все типы метамеров имеют высокоустойчивые морфометрические особенности, по которым они легко распознаются и дискриминируются. Во-вторых, это следует из того, что прак-

тически идентичные отношения сходства-различия между сравниваемыми типами метамеров получены при многомерном анализе количественных (метрических), счетных (меристических) и качественных (неметрических) признаков листа роициссуса. Результаты дискриминантного анализа меристических признаков (числа жилок) в данной работе нами не приводятся.

Наибольшие вклады в дискриминацию разных типов метамеров внесли общая длина листа с черешком и длина междоузлия. Поэтому интересно было оценить зависимость между тремя переменными: общей длиной листа, длиной междоузлия и величиной FA_{nm} (флуктуирующей асимметрии) в виде поверхности, образуемой полиномом второго порядка (рис. 5.18). Величина флуктуирующей асимметрии возрастает в двух направлениях: а) при крайнем уменьшении общих размеров листьев и параллельном увеличении длины междоузлий (такие листья характерны для группы С-метамеров); б) при достижении наибольших общих размеров листьев и параллельном укорочении длины междоузлий (листья в группе А-метамеров). Удельный вес листьев из группы I-метамеров в общей выборке невелик и мало сказывается на общей форме полиномиальной зависимости.

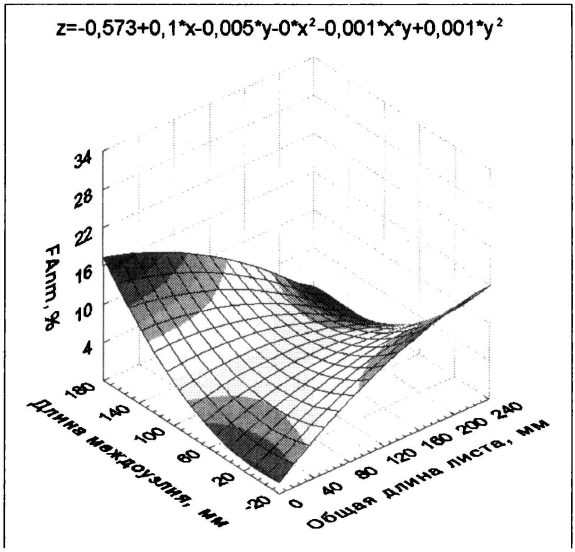


Рис. 5.18. Зависимость между общей длиной листа, длиной междоузлия и величиной FA_{nm} (меры флуктуирующей асимметрии), построенная в виде поверхности сглаживания, образуемой полиномом второго порядка

Имеются основания полагать, что увеличение уровня ФА при существенном укорочении листьев и удлинении междоузлий обусловлено неблагоприятными ус-

ловиями развития роициссуса (наряду с известными механическими причинами изменчивости листьев ортотропных и плагиотропных побегов). Ранее нами было высказано предположение о том, что данные типы метамеров являются своеобразными «экоморфами»: С-метамеры можно рассматривать как ксероморфные образования, в узлах которых появляются усики; А-метамеры — трофические мезоморфные органы, которые в крайнем выражении можно рассматривать как теневые листья, расположенные обычно в основании побега. Если рассуждать таким образом, то возрастание флуктуирующей асимметрии (дестабилизации развития листа), наблюдается по мере усиления вероятной засушливости, вызывающей ксероморфизацию листьев. Возможно, что сопутствующее этому резкое увеличение длины междоузлий — это своеобразная адаптивная ростовая реакция для «быстрого преодоления» растением зоны неблагоприятных условий. Такое же возрастание ФА наблюдается при увеличении абсолютных размеров листьев и резком уменьшении длины междоузлий. Не исключено, что это реакция на снижение освещенности (теневые листья часто имеют большие размеры) или увеличение роста листа как отклик на недостаток питания на начальной стадии формирования побега. В обоих случаях усиление воздействия неблагоприятных экологических факторов должно приводить к потенциальной дестабилизации развития листа. Возможно, именно этот эффект мы и наблюдаем в данном случае (см. рис. 5.18).

Таким образом, приведенные выше данные хорошо согласуются с представлениями о флуктуирующей асимметрии как показателе дестабилизации и разбалансировки развития (Захаров, 1987) и, на наш взгляд, служат убедительным доказательством такой связи. Полученные факты позволяют дать рациональное объяснение резкому повышению уровня флуктуирующей асимметрии у листьев, которые являются пограничными между двумя разными устойчивыми фенотипическими стазисами.

5.4.5. Дискретные альтернативные пути реализации фенов жилкования листьев и их композиций у роициссуса ромбовидного

В заключение вычислим теоретическую вероятность симметричного проявления нескольких наиболее распространенных композиций фенов — симметричных билатеральных композиций (табл. 5.13). У А-метамеров симметричная билатеральная композиция центрального субметамера 123/&123/ имеет теоретическую вероятность проявления 0,5303. Умножив ее на число изученных субметамеров (76), получим теоретическое число симметричных сочетаний, равное 40,31. Реально встречено 47 случаев таких сочетаний, т.е. наблюдается хорошее совпадение частот. Теоретическая частота встречаемости симметричной композиции 23/&23/ составила у этого же типа метамера 2,87, а на практике их было обнаружено 11 (в три раза чаще). Симметричная

композиция 11′23/&11′23/ теоретически должна быть представлена в 0,12 случаях, а реально обнаружена у двух метамеров.

Таблица 5.13. Сравнение эмпирических (над чертой) и теоретических (под чертой) частот билатеральных симметричных композиций фенов листа *Rhoicissus rhomboidea*

Фены и их композиции	А-метамеры	I-метамеры	С-метамеры
c3	2 / 0,01	1 / 4,8	1 / 0,01
c2c3	11 / 2,87	1 / 1,13	97 / 85,79
c1c2c3	47 / 40,31	11 / 8,95	25 / 12,57
c1c1.1c2c3	2 / 0,12	0 / 0,02	0 / 0,00
Число метамеров	76*	21	168

** Суммы эмпирических и теоретических частот в данном случае не должны совпадать ни друг с другом, ни с числом изученных метамеров, так как анализируются только симметричные сочетания (асимметричные билатеральные композиции и иные сочетания не учитывали).*

В варианте сравнения С-метамеров композиция 123/&123/ должна теоретически встретиться у 12,57 метамеров, а найдена в 25 случаях (в два раза чаще). Композиция 11′23/&11′23/, которая теоретически не должна была быть обнаружена (вероятность близка к 0), не была найдена и на практике. Наконец, билатеральная композиция 23/&23/, имевшая теоретическую встречаемость 85,79, отмечена у 97 метамеров.

В случае I-метамеров теоретическая частота билатеральных симметричных композиций близка к эмпирической: у 123/&123/ соответственно 8,95 и 11; у 11′23/&11′23/ — 0,02 и 0; у 23/&23/ — 1,13 и 1. Таким образом, часть симметричных композиций реализуется случайно, а у некоторых явно проявляется диссимметрия.

Интересно отметить, что у сложных А-листьев при общем доминировании сложной композиции ***c1c2c3*** ее проявление близко к случайному, а относительно простая композиция ***c1c2*** на практике реализуется чаще, чем при теоретическом ожидании случайного проявления. Однако эта «простая» композиция доминирует у листьев типа С, где также случайно реализуется, как и композиция ***c1c2c3***, доминирующая у А-листьев. В свою очередь «сложная» композиция ***c1c2c3*** у С-листьев встречена в два раза чаще, чем при случайном исходе. Таким образом, если доминирующие композиции реализуются у этих листьев в соответствии с теоретической вероятностью, то у каждого типа листьев «чужой доминирующий тип» встречается значительно чаще, чем это теоретически должно наблюдаться при независимой случайной вариации.

Композиции-аттракторы, скорее всего, обусловлены «тяготением» соответствующего альтернативного (дискретного) пути развития, эпигенетически регулируемого в развитии и того и другого типа метамеров. Используя терминологию К.Х. Уоддингтона (1963), можно предположить, что если «свой» креод (путь, траектория развития) реализуется всегда нормально и в соответствии с заданной эпигенетическими порогами вероятностью, то «соседний» креод неизбежно оказывает некоторое «конкурирующее» влияние, и определенная часть композиций формируется зависимо от него. Это, по-видимому, ошибочные реализации программы развития. Непропорционально высокая доля асимметричных композиций у листьев промежуточного I-типа сопровождается повышенным уровнем флуктуирующей асимметрии по совокупности признаков. Возможно, что повышение уровня флуктуирующей асимметрии в пограничной пороговой зоне между двумя альтернативными путями развития листьев приводит к высокой вероятности переключения морфогенеза листа на иной путь. Разбалансировка развития за счет флуктуирующей асимметрии, возможно, способствует процессам переключения развития, усиливая вероятность перескока из одного «креода» (пути развития) в другой. То, что это именно переключение развития на основе одного и того же генотипа, вряд ли вызывает сомнение, так как мы изучали метамеры одного и того же растения. Переключение происходит фактически на уровне композиций фенов: на одной стороне тела реализуется один дискретный вариант развития, а на другой — иной.

Мы уже неоднократно обсуждали правило Б.Л. Астаурова о независимой реализации билатеральных структур на разных сторонах тела. Этот феномен был назван В.А. Струнниковым и И.М. Вышинским (1991) реализационной изменчивостью. В своей работе они приводят весьма интересный пример, где описывается мозаичная бабочка тутового шелкопряда, у которой меньшая по размерам правая сторона тела андрогенетического происхождения, а большая левая — гибридного, причем последняя сторона значительно больше, чем инбредная. Отсюда авторы делают вывод о том, что, несмотря на смешение гормонов в гемолимфе и общую нервную систему, рост органов правой и левой сторон организма протекает независимо, т.е. под контролем генетической информации каждой из сторон тела. Поэтому неудивительно, что у многих I-метамеров, которые являются переходными между **A**- и **C**-метамерами, на одной из сторон листа дискретно формируется характерный «**A**-тип» строения, а на другой «**C**-тип». Стохастические явления, лежащие в основе реализации фенов и их композиций (на уровне листочков-субметамеров), подтверждают выводы Б.Л.Астаурова (1974), а также В.А. Струнникова и И.М. Вышинского (1991) о том, что структурные дискретные элементы на левой и правой сторонах организма (в данном случае листа) могут формироваться относительно независимо.

Исследуя этот аспект проблемы, мы изучили структурные фенетические модели жилкования, проявляющиеся одновременно у одного и того же

листа на левой и правой сторонах. Одновременная реализация на левой и правой сторонах разных структур (композиций фенов) является допустимым сбоем (ошибкой) нормального хода развития данного органа (листа). Специальный анализ показал, что «люфт» встретившихся в выборке асимметричных билатеральных композиций фенов жилкования листа невелик, а структурные изменения в целом носят линейный характер. Поясним это на примере рис. 5.19, на котором изображены односторонние (латеральные) структурные модели, выявленные для каждого из трех изученных типов метамеров роициссуса латеральных композиций фенов и построенные только для центральных субметамеров (листочков). Все варианты неодинаковых структур, обнаруженных у одних и тех же листьев, но на разных их сторонах, соединяли между собой стрелками (от простых вариантов к более сложным). Напомним в очередной раз, что одновременная реализация на левой и правой сторонах разных композиций фенов является естественным сбоем (ошибкой) нормального хода развития данного листа, поскольку генотип и условия развития для левой и правой сторон метамера почти идентичны. Поэтому асимметричные билатеральные композиции фенов позволяют построить естественные морфогенетические ряды допустимых в онтогенезе (не летальных) структурных трансформаций. Видно, что внутрииндивидуальная изменчивость почти линейно упорядочена от простых структур к сложным по числу двелов.

Хорошо видно, что в пределах каждого типа метамеров в результате выстроились линейные ряды структурных трансформаций от простых к более сложным. Наиболее протяженным и разветвленным оказался ряд у А-метамеров, а самым коротким — у С-метамеров; I-метамеры имеют промежуточный ряд по числу и направлению структурных трансформаций. Обращает на себя внимание то, что в пределах одного листочка допустимый «люфт» не превышает величины закладки или непроявления одного или реже двух двелов. Это обстоятельство, по-видимому, и определяет линейный характер дискретных структурных изменений (шагов) в выявленных морфогенетических рядах для данного субметамера. Видно также, что существует естественный ряд усложнения двеллярной структуры субметамера от 2 до 5 двелов (теоретически возможно встретить 6 двелов).

Такой же естественный ряд усложнения по числу двелов обнаружен нами и при характеристике внутрииндивидуальных связей латеральных композиций фенов для всего листа. Из рис. 5.20 видно, что возможна реализация структурных изомеров при одинаковом числе структурных элементов — двелов, но с разным расположением отдельных двелов. В частности, при восьми двелах в билатеральном проявлении возможны два изомера двеллярной структуры: в одной композиции восьмой элемент добавляется как фен *c3*, а в другой как фен *e3*. Такие же варианты-изомеры встречены при 10 и 11 двелах, т.е. по мере усложнения двеллярной структуры новые элементы постепенно встраи-

ваются и фиксируются, а дальнейшее усложнение предполагает только линейное пошаговое добавление одного очередного двела. Тем не менее комбинаторика проявления фенов у всех субметамеров листа в целом довольно велика. Анализ 530 листьев роициссуса ромбовидного выявил 108 разных билатеральных композиций фенов, или 108 различных двеллярных структур листа.

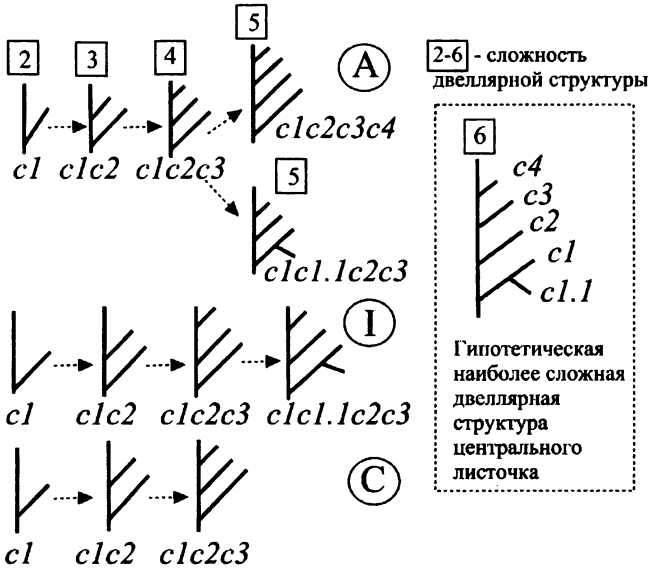


Рис. 5.19. Естественные морфогенетические ряды двеллярной структуры центрального листочка у трех характерных типов метамеров листьев роициссуса ромбовидного (А-, I- и С-метамеры — см. пояснения в тексте). Справа приведена гипотетическая наиболее сложная структура центрального субметамера А-типа

Другой возможный подход к изучению дискретных путей морфогенеза структуры жилок у роициссуса основан на кластерном анализе корреляционных матриц, характеризующих связность проявления фенов жилкования. Такой вариант исследования позволяет оценить последовательность и относительную синхронность формирования гомологичных гомономных фенов у разных субметамеров данного растения. Для этой цели проявление фенов (в виде определенных жилок) кодировали цифрой «1», а непроявление — цифрой «0». Встречаемость антимерных фенов на левой и правой сторонах листа рассматривали в качестве разных (отдельных) переменных. После получения

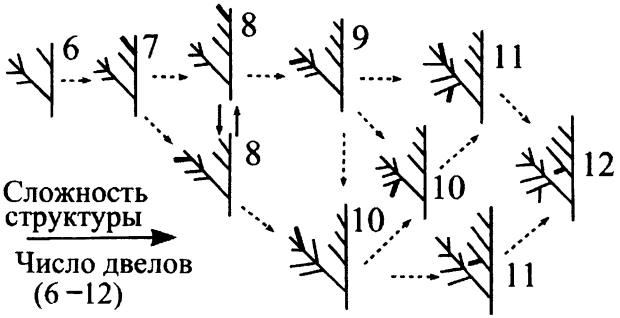


Рис. 5.20. Внутрииндивидуальная изменчивость латеральных композиций фенов двеллярной структуры листьев роициссуса ромболистного.

Стрелками соединены латеральные композиции фенов, встретившиеся как антимерные сочетания на разных сторонах одного и того же листа. Стрелки направлены от простых к более сложным композициям. Жирными линиями в приведенных структурных конфигурациях указаны вновь появляющиеся двелы. Цифры означают число двелов, приходящихся на данную структурную композицию

корреляционной матрицы, включающей все возможные попарные связи проявления фенов для всей выборки листьев, коэффициенты корреляции были заменены обратными величинами (1 — r), характеризующими меру различий между фенами по их сочетанной встречаемости. Затем методом Уорда был проведен кластерный анализ преобразованной корреляционной матрицы, итоги которого приведены на рис. 5.21. Видно, что в большинстве случаев встречаемость одноименных фенов на левой и правой сторонах образует парные кластеры самого нижнего уровня иерархии. Это означает, что проявление одноименных фенов-антимеров на разных сторонах листа тесно коррелирует и осуществляется достаточно синхронно. Исключение составляют фены ***i2***, которые у данного растения проявляются с выраженной тенденцией к направленной асимметрии. Не менее интересен и факт агрегирования гомономных фенов, например ***c3***, ***e3***, ***i3***, в единые кластеры. Подобным образом объединяются в самостоятельные агрегации и фены ***c2*** и ***e2***, а также фены ***c1.1*** и ***e1.1***.

Существует отчетливая иерархия объединения фенов в кластеры, которая, несомненно, отражает, как это отмечал У. Эчли (Atchley, 1987), степень синхронности формирования органов и структур в эмбриогенезе и морфогенезе. Двелы, обозначенные номером «1» (гомономные фены: ***c1***, ***e1***), встречаются, по-видимому, почти в 100% случаев (см. рис. 5.16). Такая высокая частота встречаемости, скорее всего, обусловлена тем, что данные двелы в морфогенезе общей двеллярной структуры листа формируются раньше других и

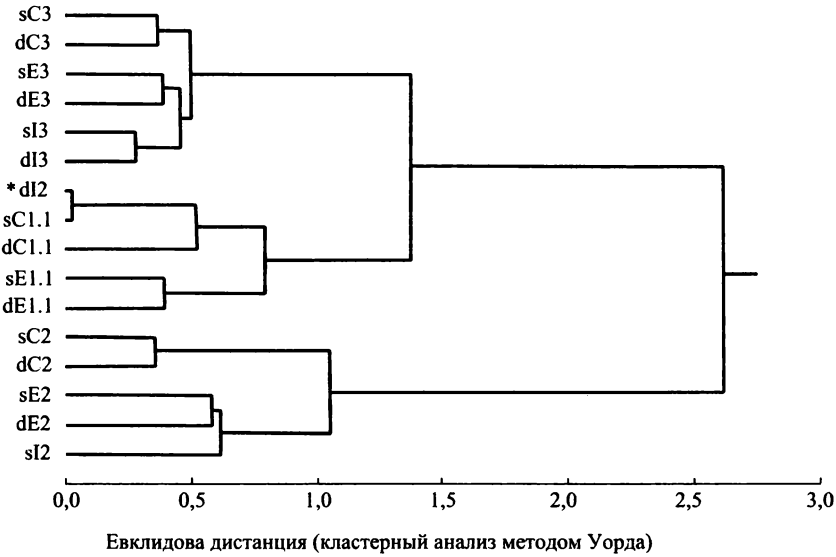


Рис. 5.21. Кластерный анализ по методу Уорда матрицы обратных значений коэффициентов корреляций (1 – r) между переменными, характеризующими встречаемость фенов жилкования листьев роициссуса ромбовидного.
*Фены кодированы буквенно-цифровыми символами в соответствии с уже принятыми обозначениями (см. рис. 5.16). В дополнение на первой позиции в записи расположены буквы, обозначающие принадлежность фенов к левой (s) или правой (d) сторонам листа. Буква, занимающая вторую позицию, кодирует отношение фенов к конкретному субметамеру: (C) — центральному листочку; (E) — наружной и (I) — внутренней сторонам боковых листочков. * — единственный случай «некорректного» присоединения.*
Детальные пояснения см. в разделе 5.4.1

встраиваются в общий паттерн. Судя по частотам встречаемости, затем формируются двелы, фены которых помечены цифрой «2». Встречаемость этих фенов весьма высока и тоже близка к 1,0, что объясняет формирование отдельного сильно обособленного кластера, включающего гомономные фены, помеченные цифрой «2». Таким образом, если использовать результаты данного кластерного анализа и частотные характеристики встречаемости признаков для дальнейшего «зондирования» относительного времени морфогенетической закладки двух оставшихся групп гомономных фенов, то можно заключить, что у центрального листочка несколько раньше формируются двелы, маркированные цифрой «3», а затем «1.1». Поэтому для центрального листочка порядок формирования фенов в морфогенезе должен выглядеть следующим

образом: *c1*, *c2*, *c3*, *c1.1*. Этот ряд вполне реально прослеживается на приведенных нами схемах естественной трансформации двеллярной структуры роициссуса (см. рис. 5.19 и 5.20).

В итоге можно заключить, что формирование разных групп гомономных фенов происходит последовательно и квантованно. Это свидетельствует о том, что «шаг» структурной трансформации жилкования проявляется почти одновременно у всех гомономных антимерных фенов, а каждый субметамер формирует одноименные гомономные структуры, подчиняясь единому ритму структурных преобразований всего метамера. Если фены *c3* закладываются у центрального субметамера, то их гомономные структурные гомологи (фены *e3* и *i2*) почти синхронно достраиваются и у боковых субметамеров листа.

Рассмотрение закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости и флуктуирующей асимметрии фенов двеллярной структуры листьев на примере винограда — роициссуса ромболистного показало, что у роициссуса существует несколько характерных и устойчиво воспроизводящихся форм листьев (их можно условно рассматривать в качестве своеобразных «экоморф» листа). Многомерными статистическими методами выявлены дискретные альтернативные пути морфогенетической реализации у листьев этого вида, которые параллельно проявляются на уровне качественных структур (формирования элементарных краевых жилок, оканчивающихся зубчиками — двелов и их композиций), а также количественных признаков (формы и размеров) листьев. Выявленные пути развития листьев морфологически соответствуют описанным типам метамеров. Все типы метамеров устойчиво различаются друг от друга по размерам и форме, а следовательно, могут рассматриваться как различные фенотипические классы, развитие которых детерминировано определенной подпрограммой или особенностями морфогенеза данного растения. Фенетические *MMD*-дистанции, вычисленные между тремя выявленными типами метамеров (**A**, **I** и **C**) по частотам встречаемости фенов жилкования листьев, достаточно велики и указывают на существенные эпигенетические различия в развитии сравниваемых классов листьев. В данном случае уровень фенетических различий сопоставим по своему масштабу с внутривидовыми или межлинейными различиями, выявленными у животных.

При корреляционном и кластерном анализе внутрииндивидуальной изменчивости листьев обнаружены единый ритм и порядок формирования позиционно гомологичных элементов структуры листа у его отдельных листочков (субметамеров). Формирование разных групп гомономных элементарных структур (двелов) происходит последовательно и квантованно. Доказана стохастическая природа реализации композиций фенов на уровне субметамеров листа.

Роициссус представляет собой хорошую модель для изучения эффекта возможной дестабилизации развития. Проверка гипотезы о том, что при переходе из одной устойчивой морфологической фазы листа в другую (от одной морфогенетической подпрограммы к другой) должны наблюдаться процессы разбалансировки развития, а у промежуточных листьев должна повышаться флуктуирующая асимметрия, дала положительный ответ. Обнаружен непропорционально высокий уровень флуктуирующей асимметрии неметрических признаков промежуточного типа листьев в пограничной пороговой зоне между двумя альтернативными путями развития, маркированными **А**- и **С**-метамерами. Приведенные выше данные хорошо согласуются с представлениями о флуктуирующей асимметрии как показателе дестабилизации и разбалансировки развития (Захаров, 1987; Захаров, Кларк, 1993) и, на наш взгляд, являются убедительным доказательством такой связи. Разбалансировка развития за счет флуктуирующей асимметрии, возможно, способствует процессам переключения развития, усиливая вероятность случайного «перескока» из одного креода (альтернативного пути развития) в другой.

В свете полученных выше данных трудно сомневаться в существовании дискретных путей морфогенетической реализации у листьев роициссуса ромбовидного, которые параллельно проявляются на уровне качественных двеллярных структур (фенов жилкования и их композиций), а также количественных признаков (формы и размеров) листьев. Единый ритм и порядок формирования позиционно гомологичных элементов структуры листа его субметамеров, выявленный при статистическом анализе внутрииндивидуальной изменчивости листьев роициссуса ромбовидного, служит количественной основой доказательства системной синхронизации регуляторных процессов морфогенеза двеллярной структуры листьев на основе функционирования единой параметризующей эпигенетической системы — эпигенотипа.

В заключение следует отметить, что явление реализационной изменчивости, проявляющееся в феномене флуктуирующей асимметрии, обеспечивает возможность изучения явления феногенетической изменчивости на групповом (популяционном) уровне. Феногенетическая изменчивость двеллярной структуры включает в себя две основные компоненты: детерминирующую (организующую) и стохастическую (случайную). Организующая составляющая феногенетической изменчивости — эпигенетическая — является канализованной компонентой морфогенеза, обусловленной структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная составляющая — реализационная изменчивость — представляет собой стохастическую компоненту морфогенеза, дающую возможность спонтанного переключения имеющихся программ развития и выбора того или иного субкреода в форме флуктуирующей асимметрии. Опираясь на закономер-

ности проявления эпигенетической изменчивости в конкретной популяции, можно выявить специфику ее эпигенетической системы.

Приведенные выше результаты популяционных феногенетических исследований не противоречат тому, что в каждой популяции существует единая эпигенетическая система, благодаря которой в поколениях устойчиво воспроизводится спектр характерных для популяции альтернативных путей развития, что, собственно, и позволяет визуализировать «эпигенетический ландшафт популяции». В свою очередь сравнение эпигенетических ландшафтов разных популяций, характеризуемых частотами встречаемости фенов неметрических признаков, позволяет оценить уровень их эпигенетической дифференциации, т.е. особенностей организации устойчивых морфогенетических процессов. Эти методические подходы не ограничиваются млекопитающими, на которых они были главным образом разработаны (Grüneberg, 1963; Berry, 1963; Крылов, Яблоков, 1972; Sjøvold, 1977; Hartman, 1980 и др.), но могут быть широко использованы при оценке эпигенетической дивергенции у самых разных форм позвоночных и беспозвоночных животных, а также, как показывает материал последнего раздела, вполне применимы и при популяционном (групповом) изучении растений.

Глава 6

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Проблемы изучения популяционной структуры вида, выявления внутривидовой дифференциации и устойчивости фенооблика популяций тесно связаны с проблемой анализа популяционного биоразнообразия, так как формирование популяционной структуры вида — исторически длительный процесс, сопряженный со становлением диверсификации популяций и внутривидовой дивергенции. При этом популяционная структура вида и картина внутривидового разнообразия относительно устойчиво поддерживаются в пространстве и времени. Наиболее адекватное представление о популяционной структуре вида можно получить при последовательном изучении диверсификации популяций в пределах ареала. Удачные попытки фенетического и морфометрического анализа популяционной структуры вида неоднократно предпринимались как зоологами (Терентьев, 1965; Тимофеев-Ресовский и др., 1965; Berry, 1969 а, б; Новоженов, 1969, 1972, 1982; Серебровский, 1970; Большаков, Васильев, 1975, 1976; Hartman, 1980; Яблоков и др., 1981 а, б, в; Валецкий, 1987; Баранов, 1988; Suchentrunk, 1993; Васильев и др., 2000 и др.), так и ботаниками (Мамаев, Махнев, 1982,1988; Семериков, 1986; Петрова, 2002; Видякин, 2004 и др.).

При проведении географических сравнений в силу случайных колебаний условий среды в разных участках ареала и в разные годы необходим параллельный сбор информации из изучаемых популяционных группировок. Это предполагает синхронный сбор проб из разных участков ареала в течение нескольких лет для получения адекватного представления о масштабах хронографических колебаний в каждой популяционной группировке по сравнению

с географическими различиями. Такой подход к анализу внутрипопуляционной изменчивости можно назвать хроно-географическим. Он включает в себя возможность оценки степени устойчивости фенооблика популяций в пространстве и времени, а следовательно, и потенциальную возможность выявить устойчивость популяционной структуры в пределах ареала конкретного вида.

Каждая популяция генетически уникальна, если она действительно является исторически сложившейся панмиктической совокупностью (Глотов, 1975). Следовательно, каждая популяция уже по определению в той или иной степени генетически дифференцирована от других. Степень генетической и соответственно эпигенетической дифференциации может быть разной. Предполагается, что она тем выше, чем дольше сопоставляемые популяции подвержены давлению разнонаправленного естественного отбора при отсутствии генетического обмена между ними (Оленов, 1959; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; и др.).

В целом с эволюционно-экологических позиций можно представить популяционную диверсификацию как процесс, направленный на наибольшее приспособление популяций к местным условиям, сопровождающийся возникновением экологических, генетических и фенотипических различий между ними (Васильев, 1996). Собственно, по этим свойствам и можно оценить проявление диверсификации и уровень дифференциации популяций. Далеко зашедшая диверсификация ведет к возникновению необратимых особенностей, изменяющих отношение популяции к среде, т.е. к образованию подвидов (Шварц, 1969, 1973, 1980). Эта стадия фактически отражает начальные этапы внутривидовой дивергенции, а в дальнейшем и видообразования.

Становление внутривидовой дифференциации популяций — длительный, обусловленный отбором исторический процесс, а явление диверсификации — результат этого процесса. Поэтому очевидно, что мера дифференциации связана с интенсивностью давления отбора и отражает в конечном итоге результат его работы. Изучая относительную дифференциацию популяций (меру различий), мы тем самым оцениваем в той или иной степени и действенность отбора в историческом масштабе времени.

Сказанное выше определяет важные задачи, возникающие при изучении внутривидовой дифференциации популяций с разной степенью пространственной изоляции: в какой мере изоляция расстоянием и изоляция за счет изолирующих барьеров соотносятся по эффективности влияния на процесс дифференциации; оценить методами фенетики внутривидовую дифференциацию у разных модельных видов млекопитающих и на основе этого выявить их популяционную структуру на изученных фрагментах видового ареала; определить предполагаемую зависимость уровня дифференциации от подвижности (вагильности) животных; провести апробацию хроно-географического подхода с целью выявления внутривидовой дифференциации.

6.1. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций на сплошном участке ареала

Принято считать, что дифференциации популяций и становлению популяционной структуры вида способствует пространственная изоляция, которая в случае островной изоляции прекращает или резко ослабляет генетический обмен между популяциями (Майр, 1968). Формирующаяся в ходе внутривидовой дифференциации уникальность эпигенетической системы локальной популяции должна постоянно нарушаться в ходе скрещиваний с мигрантами из смежных соседних популяций. Априори не ясно, каковы механизмы поддержания устойчивости фенооблика популяций в пространстве и во времени. Можно предполагать, что устойчивое сохранение фенотипических свойств обусловлено поддержанием эпигенетической регуляции путей развития в русле исторически возникшей в этой популяции адаптивной нормы, которая устойчива к флуктуациям «внутренней» генетической среды. В качестве одного из таких возможных эколого-генетических механизмов, способствующих поддержанию популяционной устойчивости и стабильности популяционной структуры вида, можно считать действие изоляции расстоянием (isolation by distance), которая как эволюционный механизм впервые была предложена к обсуждению Сьюэлом Райтом (Wright, 1943).

Фактор изоляции расстоянием обычно недоучитывается, но, как нам представляется, весьма распространен в природе и играет ведущую роль при становлении пространственной структуры вида и внутривидовой дифференциации на сплошном участке ареала (Васильев, 1996). Следует подчеркнуть, что термин «изоляция расстоянием», введенный С. Райтом для описания модельной ситуации, которая подразумевает отсутствие давления естественного отбора и относительно равномерное распределение особей в пространстве, не строго подходит для реальных природных условий. Лучше говорить об изоляции пространством в широком смысле слова. В реальной природной обстановке поселения организмов относительно разобщены, и группы особей обмениваются генетической информацией неравновероятно. Кроме того, вектор давления отбора для разных смежных поселений может быть неоднозначен. Понимая изоляцию расстоянием таким образом, мы склонны принять сам термин, но учитывать изменение его трактовки для реальных природных условий.

Для случая изоляции расстоянием можно говорить о двух противоположных процессах, способствующих ее возникновению. С одной стороны, существуют постоянный обмен генетической информацией между смежными группировками за счет миграции и нивелировка возникающих различий между популяциями, с другой — воздействие отбора, создающего в каждой популяции

свою аранжировку генома и соответственно свой фенооблик. При достаточном удалении популяций и сильном разнонаправленном отборе в каждой из них теоретически возможно ожидать проявление эффекта изоляции расстоянием.

Феномен изоляции расстоянием, наряду с этими двумя очевидными процессами, объединяет несколько сопутствующих механизмов. В первую очередь действует экологическая уникальность локальных условий. Очевидно, что на земном шаре все региональные условия уникальны и в строгом смысле исторически неповторимы. Это обстоятельство является мощным организующим внешним фактором пространственной внутривидовой дифференциации форм, задающим диапазон необходимых экологических требований к локальным группировкам и особенностям протекания их морфогенеза. Специфическая констелляция условий, складывающаяся на конкретных территориях (акваториях), задает разные векторы естественного отбора для локальных популяций и в конечном итоге приводит к созданию локальных популяционных адаптивных норм (в понимании И.И. Шмальгаузена).

Другой важный момент — степень общей подвижности и миграционной способности (вагильности) животных. За счет этого возможны плавная нивелировка географических различий между смежными популяциями при взаимном обмене мигрантами, а затем их скрещивании с аборигенным населением, что может способствовать формированию градиентов морфогенетических различий, выражающихся в проявлении устойчивого паттерна географической изменчивости.

Третий ведущий механизм должен заключаться в устойчивости и инерционности исторически отшлифованной для данных локальных условий обитания эпигенетической системы конкретной популяции, а также стабилизации ее морфогенетических регуляторных возможностей в соответствующем диапазоне постоянно меняющихся условий обитания.

Четвертый потенциальный механизм, сопряженный с изоляцией расстоянием, связан с третьим и отражает снижение приспособленности пришельцев в новой среде обитания, поскольку их адаптивная норма исторически была настроена для развития в условиях исходной территории, поэтому отсутствующих или редко встречающихся на новом месте. При очень резком изменении новых условий обитания могут нарушаться нормальное созревание и воспроизводительная функция пришельцев. Очевидно, что южные внутривидовые формы в условиях севера испытывают сильный морфогенетический «дискомфорт», и наоборот. Так, многочисленные попытки разведения в виварии ИЭРиЖ УрО РАН северных лемминговидных полевок, привезенных из окрестностей г. Тикси (Северная Якутия) или из окрестностей г. Певек (Чукотка), не увенчались успехом — животные не размножались. Однако в условиях вива-

рия ИБПС ДВО РАН в г. Магадане при ином фотопериоде эти животные прекрасно размножались, и была сформирована большая лабораторная колония. При этом забайкальская и алтайская формы близкого вида — большеухой полевки, обитающей по сравнению с лемминговидной полевкой на более южных территориях, хорошо размножались и скрещивались в виварии ИЭРиЖ УрО РАН. Это, конечно, крайние ситуации, но можно полагать, что адаптивные черты морфогенеза, выработанные для исходной территории обитания, могут оказаться бесполезными и даже вредными при попадании в новую среду и будут либо зарегулированы развитием пришельца, либо выбракованы отбором и не «приняты» аборигенной популяцией.

Наконец, пятый аспект, способствующий изоляции расстоянием, может быть обусловлен некоторой территориальной ограниченностью пригодных местообитаний, повышенной локальной плотностью видового населения в этих биотопах и насыщенностью менее пригодных стаций расселяющимся местным молодняком. При внедрении «чужаков»-иммигрантов они сталкиваются с уже занятыми территориями, и между пришельцами и аборигенами возникают этологические коллизии. При высокой плотности вида «чужая» территория становится почти непроходимой для пришельцев, т.е. выступает в роли своеобразных этологических изолирующих барьеров. Однако известная доля «дальних мигрантов», т.е. животных, способных к целенаправленному длительному мигрированию на большие расстояния, существует, хотя, по-видимому, обычно невелика (естественно, массовые миграции леммингов нами при этом не рассматриваются). У грызунов наибольшее известное нам расстояние удаления от места рождения, вероятно, не превышает 2,5–5 км. Крупные копытные и многие хищные млекопитающие, в частности росомахи, рыси, песцы, напротив, потенциально способны мигрировать на очень большие расстояния. Это связано как с сезонными откочевками, так и с направленными длительными переходами. Известен случай, когда песец, помеченный В.С. Смирновым автокольцующей петлевой меткой на п-ове Ямал, через четыре с небольшим месяца был добыт на Аляске местным траппером. Поэтому теоретически можно полагать, что изоляция расстоянием как фактор должна оказывать существенное давление лишь на млекопитающих, которые не способны к большим миграциям, в частности на грызунов и насекомоядных. В этих случаях при первичном расселении смежные популяционные группировки должны занимать новые доступные территории, а в дальнейшем относительно устойчиво сохранять свои новые черты во времени и пространстве, т.е. проявлять свойства, характерные при викариансе.

При изоляции расстоянием передача генетической информации в чреде поколений осуществляется как во времени (для конкретной популяции), так и

в пространстве (между популяциями), но с появлением изолирующего барьера пространственная передача прекращается, и остается только поток генетической информации во времени. В тех случаях, когда возникают изолирующие барьеры, прерывающие связь отдельных группировок друг с другом и тем самым обрывающие нивелирующий генетические различия поток мигрантов, процесс дифференциации таких островных изолятов теоретически должен протекать быстрее.

Используем для подхода к решению этих вопросов некоторые материалы, касающиеся фенетической оценки дифференциации популяций рыжей полевки в Оренбургской области, полученные нами ранее (Васильев и др., 2000). Напомним, что специфика пространственного размещения рыжей полевки в рассматриваемом регионе заключается в усилении стенотопности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам (Большаков, Васильев, 1975, 1978). Рыжая полевка, являясь лесным видом, избегает степные стации, поэтому поток мигрантов перемещается в основном вдоль пойменных лесных «коридоров».

Фенетический анализ был проведен по 23 фенам неметрических пороговых признаков черепа (Васильев, 1984 а), причем набор признаков в основном перекрывается с тем, который используется при анализе популяций рыжей полевки в других разделах работы (см. рис. 3.13). Из 23 признаков пять в дальнейшем не использовали из-за сложностей при их классификации в западных популяциях рыжей полевки. Все вычисления фенетических дистанций ранее выполняли по формуле Смита (Berry, 1963, 1964). Специальный анализ показал, что при таком расчете (табл. 6.1) оценки *MMD* мало отличаются от полученных по формуле Хартмана (Hartman, 1980), которую мы используем в основном в настоящей работе. Таким образом, можно вполне сопоставлять величины *MMD*, вычисленные в последние годы по формуле Хартмана с данными, которые были получены нами ранее (Васильев, 1982, 1984 а).

Выявление дифференциации популяционных группировок на сплошном участке ареала проводили на основе сравнения кратковременно взятых синхронных проб рыжей полевки на большом пространственном отрезке пойменных лесов р. Урала. В первом варианте исследований отлов зверьков проводили в июле 1977 г. в течение 20 дней в шести точках сбора, удаленных друг от друга примерно на 30–40 км. (рис. 6.1, *1–6*). Общая протяженность пространственного отрезка между крайними пробами составила около 200 км. Расстояние в 30–40 км между пробами было выбрано неслучайно. Первая проба взята из популяции, условно названной приуральской (окрестности пос. Приуральск), которая в течение ряда лет сравнивалась с изолированной от нее тридцатикилометровым Сакмаро-Уральским степным водоразделом сакмарской популяцией (окр. г. Кувандык, пойменный лес р. Сакмары).

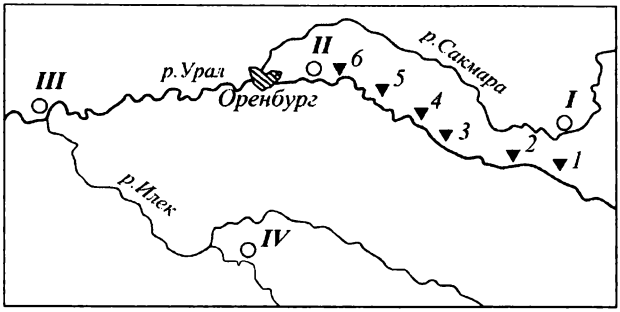


Рис. 6.1. Схема расположения выборок из популяций рыжей полевки (по Васильев и др., 2000).

Популяционные пробы: 1 — приуральская, 2 — верхнеозерская; 3 — беляевская, 4 — красногорская, 5 — островная, 6 — каменноозерская (оренбургская).

Популяции: I — сакмарская, II — оренбургская, III — илекская, IV — шубарагашская

Таблица 6.1. Фенетические дистанции (*MMD*) между сакмарской и приуральской популяциями рыжей полевки в Оренбургской области в разные годы (MSD — среднеквадратичные отклонения; при *MMD* > 2*MSD* различия значимы на уровне p < 0,05).

Год	*MMD*	*MSD*
Сравнение по Смиту (Berry, 1963, 1964)		
1972	0,075	0,028
1976	0,075	0,021
1977	0,060	0,019
1972-1977	0,070	0,023
Повторное сравнение по Хартману (Hartman, 1980)		
1972	0,0867	0,0236
1972*	0,0809	0,0249

*Примечание: * — сравнение выборки из приуральской популяции с выборкой из поселения «пойма-2» сакмарской популяции (в остальные годы в сакмарской популяции брали выборки из поселения «пойма-1»)*

Хотя расстояние, разделяющее две заведомо изолированные популяции рыжей полевки, и не превышает 30–40 км,. однако благодаря мощному ландшафтно-экологическому барьеру — степному водоразделу, пространственная изоляция между ними приближается к полной. Полная изоляция сакмарской и приуральской популяций возникла исторически недавно — в XVIII в. (Иванов, 1949). Сакмарская популяция может служить общей точкой отсчета раз-

личий для сопоставления двух вариантов пространственной изоляции: изоляции расстоянием и полной изоляции за счет ландшафтно-экологической преграды. Таким образом мы могли соотнести уровень дифференциации двух полностью изолированных популяций с дифференциацией группировок, изолированных расстоянием, т.е. появлялась возможность косвенно определить, в какой мере давление фактора пространственной изоляции сказывается на процессе диверсификации популяций. Это же сравнение позволяло оценить эффективность влияния изоляции расстоянием на процесс диверсификации популяций на сплошном участке ареала.

Трехлетнее попарное сравнение полностью изолированных сакмарской и приуральской популяций, проведенное на синхронно взятых пробах (июльские пробы 1972, 1976, 1977 гг.), показало существенные различия между ними (табл. 6.1). Среднее значение показателя дифференциации или *MMD* составило 0,070 (за разные годы эта величина колебалась от 0,060 до 0,075, т.е. оказалась относительно устойчивой). Для сопоставления оценок, полученных методом, описанным Берри, и тем, который использовал Хартман, провели повторное сравнение выборок 1972 года из приуральской и сакмарской популяциями по несколько другому набору из 29 признаков (Васильев и др., 2000). Наряду с выборкой из того же поселения полевок «пойма-1» из сакмарской популяции, что и в предыдущем сравнении, с приуральской популяцией дополнительно сравнивали выборку из сакмарского поселения «пойма-2». Межпопуляционные фенетические дистанции (*MMD*), вычисленные по Хартману, варьировали от 0,081 до 0,087 и были лишь не на много выше, чем в предыдущем анализе по формуле Смита (табл. 6.1). Полученные величины *MMD* статистически достоверны и достаточно устойчивы.

Р. Берри (Berry, 1964) при исследовании популяций домовой мыши в Англии выявил в среднем на признак такие же величины различий между хэмпширской и пемброкширской выборками, удаленными приблизительно на 200 км. Поэтому у нас нет сомнений в том, что выборки из приуральской и сакмарской популяций принадлежат разным совокупностям. Можно также полагать, что устойчивые различия между двумя соседними изолированными популяциями рыжей полевки по частотам фенов в разные годы указывают на их устойчивую эпигенетическую специфику, а следовательно, косвенно отражают и генетические различия между ними. При этом внутрипопуляционные различия между относительно изолированными небольшой речной протокой участками — «пойма-1» и «пойма-2» — составили 0,019 ± 0,014. Размах фенетических различий между тремя изученными в сакмарской популяции относительно изолированными поселениями — внутрипопуляционными группировками — по методу Смита составил — -0,006–0,012, а по методу Хартмана — 0,007–0,019. Таким образом внутрипопуляционные различия между относительно изолированны-

ми поселениями рыжей полевки (наибольшее удаление до 1,5 км) в среднем приблизительно в 5 раз меньше, чем межпопуляционные.

Всего, как отмечалось, было взято шесть последовательных проб, удаленных друг от друга на расстояние, сопоставимое с дистанцией между полностью изолированными сакмарской и приуральской популяциями. Пространственно выборки расположены следующим образом (см. рис. 6.1): первая проба взята в приуральской популяции; вторая — в окрестностях с. Верхнеозерное; третья — пос. Беляевка; четвертая — в 3 км западнее пос. Красногор; пятая — в 1 км юго-западнее с. Островное; шестая — в окрестностях с. Каменноозерное в 20 км восточнее г. Оренбурга.

Отловы при отборе проб проводили в сходных биотопах в пойменном лесу в притеррасной части поймы. Сбор материала проведен в каждой точке в течение трех суток. При этом общее время отлова составило — 20 дней, т.е. не превысило срока беременности самки рыжей полевки (Свириденко, 1959; Bujalska, 1979) и не могло привести к существенным смещениям оценок. Видовой состав сопутствующих мелких млекопитающих во всех выборках был сходен, поэтому можно считать, что биотопические условия в местах отлова в целом однородны. Флористический состав на всем протяжении пойменной ленты лесов в значительной степени однообразен, что типично для интразональных пойменных лесов вообще. В местах отбора первой и второй проб среднегодовое количество осадков примерно на 100 мм меньше, чем в последующих местах отлова. Этот перепад определяется в основном тем, что Губерлинские горы создают некоторое препятствие для западных влажных ветров, преобладающих в летнее время.

Фенетические различия между смежными поселениями, последовательно взятыми вдоль пойменного леса р.Урал, оказались невелики (от -0,006 до 0,029) и сопоставимы с внутрипопуляционными различиями (табл. 6.2). Максимальные различия обнаружены между крайними пробами и выборками, которые достаточно удалены друг от друга: чем дальше удалены сравниваемые выборки, тем больше обнаруживаемые между ними значения показателя дифференциации *MMD* (табл. 6.2).

Между наиболее удаленными пробами (1-я и 6-я, 2-я и 5-я) порядок различий достигает уровня, который наблюдался при сравнении полностью изолированных сакмарской и приуральской популяций. Фактически уровень дифференциации по комплексу неметрических признаков между популяциями, полностью изолированными ландшафтно-экологической 30–40-километровой преградой, сопоставим с дифференциацией группировок, изолированных друг от друга расстоянием порядка 120–150 км на сплошном участке ареала. Этот факт интересен тем, что прекращение относительно свободного обмена мигрантами и возникновение эколого-географической преграды ведет к усиле-

Таблица 6.2. Фенетические дистанции (*MMD*) между последовательными популяционными пробами рыжей полевки в пойме реки Урал (1977 г.)

№ пробы	1	2	3	4	5	6	*MMU*
1	-	-0,005	0,029	0,044*	0,048*	0,086*	0,040
2	0,000	-	0,013	0,054*	0,065*	0,071*	0,040
3	0,015	0,011	-	0,017	0,068*	0,029	0,031
4	0,021	0,023	0,011	-	0,029	0,079*	0,045
5	0,022	0,025	0,023	0,017	-	0,011	0,044
6	0,037	0,031	0,022	0,034	0,020	-	0,055

*Примечание: Значения MSD размещены под диагональю матрицы; MMU — средняя фенетическая дистанция данной выборки со всеми остальными; * — различия статистически достоверны ($p < 0,05$).*

нию дифференциации группировок и, по-видимому, к формированию своеобразной эпигенетической системы у полностью изолированных поселений. С другой стороны, такой же результат достигается на сплошном участке ареала, но из-за потенциального обмена мигрантами и некоторого обмена генетической информацией дифференциация такого же масштаба, как и в первом случае, проявляется у более удаленных поселений. Средняя мера фенетической уникальности выборок примерно одинакова, однако крайние пробы несколько более своеобразны, чем некоторые промежуточные, что также доказывает усиление фенетических различий при удалении группировок друг от друга. Видно также, что дистанции между смежными выборками (1–2, 2–3, 3–4 и т.д.) крайне малы и статистически недостоверны (см. табл. 6.2). Это указывает на размытость границ между популяциями на сплошном участке ареала.

Изучение экологической структуры рассмотренных локальных поселений вдоль р.Урал выявило две большие совокупности выборок: одна включает первую и вторую пробы, а другая — все последующие. Оказалось, что первые две пробы имеют сходную относительную численность (17,3% и 16,9%), а в четырех последующих на сто ловушко-суток приходится: 29,3; 26,0; 31,3 и 33,3 зверька соответственно, т.е. относительная численность в этой группе в 1,5–2 раза выше, чем в первых двух пробах. При сравнении возрастной структуры шести проб наблюдаются те же закономерности: возрастной состав первых двух выборок сходен, но отличается от четырех последующих, сходство которых между собой также велико. Для первых двух проб характерна относительно большая доля половозрелых сеголеток весеннего рождения и меньшая — перезимовавших полевок по сравнению с остальными пробами. В то же время протекание размножения сходно во всех шести выборках (например, доля размножавшихся самок к их общему числу колеблется в узком диа-

пазоне близких значений: 26,9%, 26,7%, 20,7%, 27,8%, 25,9%, 23,1% соответственно). При краниометрическом сравнении взрослых сеголеток резкие различия при попарном сопоставлении наблюдаются только по длине диастемы и межглазничной ширине: зверьки первых двух выборок, близкие по этим признакам, отличаются от четырех последующих, в свою очередь сходных между собой (Васильев, 1981).

Экологические и морфометрические данные непротиворечиво согласуются с данными фенетического анализа. Полученные материалы позволяют заключить, что, несмотря на размытость границ между смежными поселениями, на изученном участке пойменных лесов р.Урал обитают по крайней мере две разные популяции. К одной из них, по-видимому, следует отнести первую и вторую пробы, а другая объединяет пробы с третьей по шестую. В данном случае нам не удалось отметить четкую границу между популяциями на непрерывном ленточном фрагменте ареала, однако можно, по-видимому, говорить о значительной переходной зоне между ними. Вероятно, на сплошном участке ареала трудно говорить о популяционных границах, поскольку существует постоянный разнонаправленный поток мигрантов вдоль пойменных «желобов», и такие границы размываются из-за генетического обмена между частями населения. Тем не менее важен факт: различия между ландшафтно-изолированными соседними популяциями примерно того же порядка, что и между более удаленными друг от друга поселениями на сплошном участке ареала.

Во втором варианте исследований территориальные шаги между пробами значительно превышали величину среднего расстояния от пробы до пробы предыдущего случая и в среднем составляли 150–200 км. Этот вариант расчетов проведен также по 23 первоначально использованным признакам по формуле Смита. Тем самым мы имели возможность установить порядок различий между пробами, изолированными большим расстоянием, на котором ранее уже была отмечена дифференциация. Большая удаленность (150–200 км) позволяет рассматривать эти поселения как разные популяции. Сакмарская, оренбургская и илекская популяции изолированы расстоянием, но потенциально могут контактировать за счет обмена мигрантами через эстафету поколений (см. рис. 6.1, *I-III*). Шубарагашская популяция (четвертая проба) давно изолирована от них степью и населяет самый южный крупный островок леса в Оренбуржье — Шубарагашский лесной массив, примыкающий к р. Малая Хобда. Выборки во всех популяциях были взяты в сходных биотопах. Несколько отличаются условия обитания полевок в шубарагашской популяции. Шубарагаш («пестрый лес» в переводе с казахского) в исторически недавнее время соединялся по р. Илек с пойменными лесами р. Урал (см. рис. 6.1, *IV*). Пестрый вид лесу придают растущие здесь осины и березы. Шубарагашский лесной массив расположен на бугристых песках в 20 км к югу от г. Соль-Илецка и зани-

мает площадь около 5 тыс. га (Чибилев, 1978). Поселения рыжей полевки мозаично разбросаны по всей территории островного леса и приурочены к наиболее влажным, низинным местам. Фактически это южная форпостная популяция, расположенная вблизи южной границы ареала вида.

Предварительный анализ экологических особенностей сравниваемых популяций выявил существенную популяционно-экологическую специфику южной — шубарагашской популяции. Для нее характерна самая низкая относительная численность — 9,6 зверьков на 100 л-с., в то время как в сакмарской и оренбургской — 28,9% и 16,4% соответственно. Наиболее высока относительная численность в ближайшей к шубарагашской илекской популяции — 57,8%. При этом в шубарагашской популяции наблюдается наибольшее число беременных самок, чрезвычайно низка доля яловых самок и максимально велика доля созревших самцов-сеголеток (Васильев, 1981). Анализ размножения сравниваемых популяций показал существенное своеобразие каждой из них, что прямо свидетельствует об их популяционно-экологической специфике.

Южная изолированная популяция отличается от других и по комплексу морфофизиологических признаков. Шубарагашские полевки имеют относительно большую массу тела и сравнительно низкий индекс массы печени. В меньшей степени выражены морфофизиологические различия между пойменными популяциями рек Урала и Сакмары (Васильев, 1981). По морфометрическим признакам фенооблик длительное время изолированной шубарагашской популяции также заметно отличается от фенооблика пойменных популяций. В свою очередь их морфометрические характеристики позволяют описать своеобразие каждой из них по комплексу признаков, хотя различия между популяциями нельзя назвать большими. Оренбургская группировка занимает промежуточное положение между крайними — илекской и сакмарской — популяциями, приближаясь то к одной, то к другой.

Фенетический анализ показывает, что изоляция большим расстоянием приводит к накоплению различий и тем самым — к заметной эпигенетической дифференциации популяций (табл. 6.3, рис. 6.1).

Величина фенетических дистанций возрастает по мере удаления проб друг от друга. При попарном сравнении изолированных расстоянием соседних пойменных популяций различия оказываются примерно одного порядка: между сакмарской и оренбургской выборками — 0,085, а между оренбургской и илекской — 0,117. В свою очередь различия между полностью изолированными приуральской и сакмарской популяциями тоже близки к приведенным выше значениям (0,060–0,075). Напомним, что и различия между крайними (1-й и 6-й) выборками на сплошном участке пойменного леса (см. табл. 6.2) фактически того же порядка (0,086). Следовательно, при большом пространственном «шаге» (150–200 км) на сплошном участке пойменного леса между

Таблица 6.3. Фенетические дистанции (*MMD*) между сравниваемыми популяциями рыжей полевки (Оренбургская обл., 1978 г.): правая верхняя матрица — содержит значения *MMD* (расчет по формуле Смита), слева под диагональю — соответствующие значения *MSD*. Все различия статистически достоверны ($p < 0,01$).

Популяция	1	2	3	4	Средняя уникальность (*MMU*)
1 – сакмарская	-	0,085	0,215	0,278	0,193
2 – оренбургская	0,022	-	0,117	0,251	0,151
3 – илекская	0,029	0,026	-	0,156	0,163
4 – шубарагашская	0,032	0,036	0,025	-	0,228

популяциями наблюдается примерно одинаковая величина меры дифференциации, сопоставимая с различиями между соседними и близко расположенными, но полностью изолированными популяциями.

Шубарагашская популяция меньше всего отличается от илекской и значительно — от оренбургской и сакмарской. Некогда она была связана за счет потенциального генетического обмена через ряд поселений, обитавших в пойменных лесах р. Илек, с илекской популяцией, приуроченной к пойме р. Урала в месте слияния этих рек. С исторических и «филогеографических» позиций можно считать, что отмеченные выше факты подтверждают прямую генетическую связь илекской и шубарагашской популяций, существовавшую ранее. Однако величина различий между этими близкими по происхождению группировками более высока, чем между соседними смежными пойменными группировками, и сопоставима с показателем фенетической дистанции между максимально удаленными крайними — сакмарской и илекской — популяциями (см. табл. 6.3). Причем следует учитывать, что илекская и сакмарская популяции удалены друг от друга более чем на 300 км, что в 2 раза превышает расстояние между илекской и шубарагашской популяциями.

Ускорение диверсификации шубарагашской популяции в условиях возникновения полной изоляции на южной границе ареала, возможно, связано с повышенным давлением отбора в более остепненных по сравнению с пойменным лесом условиях обитания этой южной группировки. Исходя из таких представлений, можно утверждать, что эффективность давления изоляции расстоянием на процесс диверсификации популяций выглядит почти такой же, что и за счет полного нарушения панмиксии при полной изоляции.

Таким образом, реальность влияния изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций представляется бесспорной. Эффективность ее давления относительно меньше, чем при полной изоляции, однако с увеличением удаленности группи-

ровок она может быть почти такой же, что и при полном прекращении генетического обмена. Рассмотренные примеры соотношения двух форм пространственной изоляции весьма контрастны, так как материал взят из маргинальных периферийных популяций вида, обитающих на южной границе ареала, где в силу специфики среды обитания процесс дифференциации может идти более быстрыми темпами, чем в центральных популяциях (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Левонтин, 1978). Не исключено, что при аналогичных сравнениях центральных популяций вида дифференциация может быть более умеренной.

Итак, поскольку рассмотренный выше материал иллюстрирует прямую связь уровня дифференциации популяций со степенью и длительностью их пространственной разобщенности (см. табл. 6.2, 6.3), может быть решен вопрос и о количественной оценке силы этой связи (корреляции). Расстояние между пробами оценивали двумя способами: в первом случае между ближайшими точками измеряли кратчайшее линейное расстояние независимо от возможностей зверьков преодолеть непригодные для жизни участки; во втором — «реальное» расстояние, соответствующее наиболее вероятным путям заселения рыжей полевкой пойменных лесов вдоль речных меандров (с учетом непреодолимых степных ландшафтов).

При сравнении линейно расположенных поселений на малом «шаге» (30–40 км) между пробами (см. рис. 6.1, *1–6*) коэффициенты корреляции фенетических и географических дистанций, измереннные обоими способами, совпали (r = 0,71 и 0,73). Это понятно, так как участок сплошного ареала в виде узкой ленты пойменного леса не приводит к принципиальной разнице в оценке расстояний в силу своей линейности. Выявленная сильная связь количественно подтверждает, что чем больше удалены группировки, тем больше фенетические различия между ними.

При большом пространственном «шаге» (150–200 км) связь географических и фенетических дистанций при двух способах измерения расстояния оценивается неоднозначно. Корреляция практически отсутствует (r = 0,17) при измерении кратчайшего расстояния между пробами (линейность в этом случае резко нарушена, см. рис. 6.1, *I-VI*) и велика для «реального» расстояния, соответствующего вероятным путям миграций вдоль пойменных «коридоров» (r = 0,87). Объединение данных по малому и большому расстоянию между пробами усиливает корреляцию (r = 0,94 !) при втором способе измерений, когда учитываются наиболее реальные пути миграций.

В том случае, когда нет таких ландшафтно-экологических ориентиров, как ленты пойменных лесов для рыжей полевки в Оренбургской области, поиск наиболее вероятного пути формирования населения вида в регионе достаточно сложен. Существует, однако, теоретическая возможность использовать для грубой прокладки наиболее вероятного пути расселения вида смежные

группировки, между которыми наблюдаются минимальные фенетические дистанции. В практике мировых фенетических исследований используется метод построения дендрита минимальных расстояний (minimum spanning tree), описанный Снитом и Сокалом (Sokal, Sneath, 1973). Для первого варианта расчетов («малый шаг») применение этого метода дает линейную цепочку выборок: *1–2–3–4–5–6*. Второй вариант («большой шаг») также формирует непротиворечивую последовательность выборок в цепочке: *I–II–III–IV*. Следовательно, не исключено, что этот подход может быть использован и при поиске естественных путей формирования популяционной структуры вида на сплошном участке ареала.

Полученные выше результаты позволяют сделать следующие выводы. Во-первых, установлено, что на сплошном участке ареала выявляется сильная положительная корреляция между географическим расстоянием и фенетическими дистанциями, отражающими дифференциацию популяционных группировок. Другими словами, пропорционально увеличению расстояния усиливается дифференциация популяций. Во-вторых, корреляция значительно выше в тех случаях, когда расстояние измеряется в соответствии с наиболее вероятными путями расселения мигрирующих зверьков, что, с одной стороны, доказывает сам факт действия изоляции расстоянием на процесс дифференциации, с другой — отражает естественно-исторический генезис рассматриваемых группировок.

Пропорциональность усиления дифференциации популяций с увеличением их разобщенности на сплошном участке ареала, по-видимому, в большей степени определяется относительной равномерностью нивелирующего генетические различия миграционного потока (в историческом масштабе времени), а не случайной дифференциацией за счет генетико-автоматических процессов (дрейфа генов), так как иначе не было бы этой пропорциональности. В свою очередь уникальность каждого местообитания, каждого региона в историко-географическом отношении определяет специфику направлений действия отбора (Оленов, 1959) и тем самым ведет к направленным, а не случайным и неодинаковым для разных местностей эпигенетическим преобразованиям популяций.

Сказанное выше позволяет предположить, что масштабы популяционной дифференциации могут быть оносительно жестко связаны с подвижностью самих животных, точнее, с их способностью мигрировать на большое расстояние. Для проверки этого предположения рассмотрим несколько контрастных примеров. В одном случае по данным Паттона и Федер (Patton, Feder, 1978) мы оценили корреляцию расстояния и внутривидовой генетической дифференциации по коэффициентам генетической дивергенции (электрофорез белков) у малоподвижного роющего вида — гофера *Thomomys umbrinus*. Ана-

логичные расчеты были выполнены по данным Хартмана (Hartman, 1980) для подвижного вида — кенгурового прыгуна *Dipodomys ordii*. В его работе приведены фенетические дистанции (*MMD*) по неметрическим пороговым признакам черепа этого вида для 11 выборок. Расстояния между выборками мы измеряли по картам, приведенным авторами, а меру различий взяли из текста.

Корреляция между величиной генетических (во втором случае — фенетических) различий и удаленностью точек сравнения у относительно малоподвижного вида — гофера — оказалась очень велика ($r = 0{,}97$), а у подвижного вида — кенгурового прыгуна — относительно невелика, хотя и статистически значима ($r = 0{,}36$). Таким же образом нами получены оценки корреляции генетических и географических дистанций у малоподвижного (образующего множество мелких изолятов) горного вида — североамериканской саламандры *Desmognathus fuscus* по данным Тиллея и Швердтфегера (Tilley, Schwerdtfeger, 1981) и у очень вагильного вида — летучей мыши *Uroderma bilobatum* (Phyllostomatidae) по данным Гринбаум (Greenbaum, 1981) и Бэйкера (Baker, 1981). Как и в первом случае, у малоподвижной горной саламандры корреляция генетических и географических дистанций оказалась высокой ($r = 0{,}70$; $p < 0{,}01$), а у подвижной летучей мыши — низкой и статистически недостоверной ($r = -0{,}14$).

Рассмотренные примеры являются количественным подтверждением реальности некоего эмпирического правила существования обратной зависимости масштабов внутривидовой дифференциации от подвижности (вагильности) животных.

При изоляции расстоянием передача генетической информации в чреде поколений осуществляется как во времени (для конкретной популяции), так и в пространстве (между популяциями), но с появлением изолирующего барьера пространственная передача прекращается, и остается только поток генетической информации во времени. В тех случаях, когда возникают изолирующие барьеры, прерывающие связь отдельных группировок друг с другом и тем самым обрывающие нивелирующий генетические различия поток мигрантов, процесс дифференциации таких островных изолятов теоретически должен протекать быстрее.

Напомним, что в тех случаях, когда рассматривались соседние популяции рыжей полевки, полностью изолированные друг от друга (приуральская — сакмарская и илекская — шубарагашская), фенетические дистанции при относительно малом удалении были значительно больше, чем при сравнении проб, взятых на таком же удалении, но на сплошном участке ареала. Это может свидетельствовать об ускорении процесса дифференциации в островных популяциях по сравнению со смежными группировками на сплошных участках, лишенных жестких изолирующих преград. Для таких ситуаций не может быть сильной прямой зависимости степени дифференциации от расстояния, так как они будут

отклоняться от этой зависимости пропорционально длительности существования островного типа их изолированности. Пропорциональность степени локальной дифференциации величине расстояния между группировками будет сохраняться, по-видимому, только при отсутствии преград к проникающему потоку мигрантов, т.е. в случае их изоляции расстоянием.

Проиллюстрируем нарушение этой пропорциональности на примере относительно недавно возникшей островной изоляции черной крысы на Галапагосских островах. По данным Паттона с соавт. (Patton et al., 1975), изучавших изолированные поселения черной крысы, интродуцированной на Галапагосские острова, заселение островов шло неравномерно и было приурочено к нескольким историческим событиям. Первая волна заселения крыс связывается с испанским освоением некоторых островов. Следующими этапами были колонизация отдельных островов английскими пиратами и, наконец, организация военно-морских баз США во время второй мировой войны. Черных крыс завозили на кораблях относительно независимо в разные части Галапагосского архипелага, поэтому ни о каком естественном расселении не может быть речи. В этом случае возможная дифференциация поселений крыс определялась, скорее, их материковым происхождением, чем естественным формообразованием в ходе приспособления к новым условиям обитания. Указанные авторы оценивали дифференциацию крыс разных островов тремя методами: по электрофоретическим, многомерным морфометрическим и фенетическим (по методу Берри, т.е. по неметрическим признакам) данным.

Результаты сравнения с помощью разных методов оказались почти идентичными. Рассчитанный нами коэффициент корреляции расстояния между островами и фенетических дистанций по неметрическим признакам черепа крыс, населяющих их, крайне мал и статистически незначим (r = 0,06). При измерении расстояния между пробами в пределах отдельных островов он также оказался невелик (r = 0,16). В этом примере отчетливо проявляется нарушение связи степени дифференциации группировок с величиной их удаленности в случае островной изоляции. Рассмотренный случай интересен, однако, в другом отношении. Авторы, анализируя дифференциацию крыс на островах, объясняли на первый взгляд случайную генетическую дивергенцию отдельных поселений разным материковым происхождением зверьков за счет их «искусственной» интродукции, хотя изолирующие преграды здесь были очевидны. Чаще в аналогичных ситуациях объяснение бывает иным. Например, появление резких различий между соседними выборками одного вида, несоразмерных с их удаленностью, трактуется как следствие дрейфа генов (Berry, Jakobson, 1975; Otto, 1978; Hartman, 1980). Выявление изолирующих преград и выяснение исторических путей формирования изучаемого участка ареала проводятся далеко не всегда. Такие исследования действительно тру-

доемки, а часто почти невыполнимы. Тем не менее без учета относительной пространственной изолированности исследуемых группировок вопрос о происхождении их дифференциации не может быть решен окончательно.

Классическим вариантом полной изоляции могут служить большие изолированные популяции красной полевки, населяющие островные боры Челябинской области. Мы сравнили две полностью изолированные популяции красной полевки, приуроченные к Джабык-Карагайскому и Брединскому островным борам, окруженным степью и удаленным друг от друга приблизительно на 100 км. Эти боры представляют собой остатки некогда сплошных сосновых лесов, произраставших в Южном Зауралье, поэтому их флористический состав в значительной степени однороден.

Разобщенность Джабык-Карагайского и Брединского лесных массивов существует давно. С.В. Кириков (1966), изучавший природную среду этого района в историческом плане, отмечает, что Джабык-Карагай в первой четверти XIX в. представлял собой дремучий сосновый лес площадью около 100 тыс. га. Нужно подчеркнуть, что уже в то время это был отдельный массив леса, окруженный степью. Площадь Джабык-Карагайского леса резко сокращалась из-за рубок и пожаров. Тот факт, что Джабык-Карагай уже был островным бором в конце XVIII в., позволяет считать, что полная изоляция между брединской и джабык-карагайской популяциями красной полевки длится не менее 200 лет, а, скорее всего, имеет значительно более давнее происхождение. Таким образом, вероятное биологическое время их изоляции превышает 600 поколений полевок. Условия обитания полевок в обоих случаях почти одинаковы, а удаление популяций невелико — около 100 км. Фенооблик популяций при морфометрическом сравнении оказался практически идентичен, что и неудивительно, так как они обитают в сходных экологических условиях (Васильев, 1982).

Сходство наблюдается практически по всем абсолютным и большинству относительных краниометрических промеров. Единственное исключение составляет относительная высота черепа на уровне слуховых барабанов. Полевки из брединской популяции характеризуются относительно более высоким черепом по сравнению с джабык-карагайскими. Сходны зверьки обеих популяций и по количественным показателям окраски шкурок. Различия по показателям оттенка и белизны оказываются статистически недостоверными (Васильев, 1982).

Фенетический анализ был проведен в данном случае по 21 фену неметрических признаков черепа (см. Васильев, 1984 а; Васильев и др., 2000). Фенетические дистанции рассчитывали по формуле Смита. По неметрическим признакам она оказалась весьма значительной (0,154 ± 0,040) и совпала с величиной, полученной для шубарагашской и илекской изолированных популяций рыжей полевки. Если говорить о том, что величина *MMD* отражает в той или иной степени порядок феногенетических различий, то разница эта, по-видимому, ве-

лика. Поэтому, несмотря на то, что признаки общего габитуса полевок совпадают и фенооблик популяций весьма сходен, не исключено, что их генетическая параметризация имеет разную основу, причем она может формироваться и в результате случайных эпигенетических процессов, которые подхватываются отбором на соответствующий фенотип в русле существующей адаптивной нормы популяции. Таким образом, не исключается некий сплав действия отбора на стабилизацию адаптивной нормы и определенный фенотипический результат в целом и случайной «нейтральной» комбинаторики генетической среды, детерминирующей эпигенетическую специфику популяции в условиях полной пространственной изоляции и устойчиво различающихся локальных условий среды обитания. Возможно, это и есть тот эволюционно-экологический механизм, который постепенно приводит к двойниковому формообразованию.

Подводя итоги данного раздела, мы можем количественно соотнести уровень дифференциации популяций и степень их пространственной изолированности. Из табл. 6.4 видно, что при сравнении различных вариантов полностью или частично изолированных группировок (от внутрипопуляционного уровня, когда сопоставляются отдельные поселения в пределах одной популяции, до таксономического, когда оценивалась дифференциация популяций, принадлежащих разным подвидам) на качественном уровне прослеживается прямая связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной изоляции.

Рассмотренные выше примеры свидетельствуют о том, что островной тип пространственной изоляции (полной изоляции) встречается отнюдь не часто и, наверное, не может быть основной отправной точкой при построении теории географического формообразования. На огромных пространствах, на которых осуществляется процесс внутривидовой дифференциации, наиболее распространенным явлением будет изоляция расстоянием, роль которой недооценивается или игнорируется. При достаточно большом удалении популяционных группировок изоляция расстоянием фактически превращается в полную изоляцию, так как противодействие внутривидовому потоку наследственной информации в пространстве происходит уже в соседних группировках, и локальная дифференциация может осуществляться на сплошном участке ареала на сравнительно небольшом удалении. Для популяций мелких мышевидных грызунов критическое расстояние, на котором проявляется отчетливая дифференциация, может составлять, по-видимому, 100–150 км. Поэтому эффективность влияния изоляции расстоянием на процесс диверсификации популяций может быть, как это было количественно показано, почти сопоставима с действием полной изоляции. При достаточном удалении изоляция расстоянием может «работать» как мощный изолирующий барьер, хотя, безусловно, и менее эффективный, чем полная изоляция.

Таблица 6.4. Зависимость уровня дифференциации популяционных группировок от степени их пространственной изолированности (на примере рыжей и красной полевок).

Вариант пространственной изоляции	Оценка фенетических дистанций (*MMD*)
Относительно изолированные внутрипопуляционные поселения	0,007 – 0,019
Соседние популяции, изолированные 30–40-км расстоянием поселения на сплошном участке ареала	0,011 – 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 300–400 км	0,215
Популяции, принадлежащие разным подвидам, обитающим в разных природных зонах	0,427 – 0,801
Популяции наиболее удаленных подвидов (камчатская и казахстанская внутривидовые формы красной полевки)	0,982 – 1,104

6.2. Фенетический анализ межпопуляционных различий и выявление популяционной структуры вида

Сравнение структуры географических различий по частотам встречаемости фенов неметрических признаков между пропорционально удаленными друг от друга популяциями рыжей полевки позволяет приблизиться к выявлению популяционной структуры вида в регионе.

Как было показано в предыдущем разделе, на сплошном участке ареала вдоль пойменных лесов р. Урал между разными популяциями рыжей полевки, изолированными расстоянием в 100–150 км, по частотам фенов наблюдались существенные различия, сопоставимые с различиями между двумя полностью изолированными популяциями (сакмарской и приуральской). Напомним, что средняя фенетическая дистанция между разными парами сравниваемых популяций колеблется возле *MMD* = 0,070. С учетом этого в 1982–1983 гг. нами были собраны данные из пойменных популяций рек Сакмары, Урала и Самары, расположенных приблизительно на равном удалении (не менее 100 км друг от друга) с востока на запад Оренбургской области (рис. 6.2, А). В 1986 г. аналогичные сборы материала из пяти географически удаленных популяций проведены по трансекте с юга на север от г. Кувандык в Оренбургской области (сакмарская популяция) до г. Уфа в Башкирии (уфимская попу-

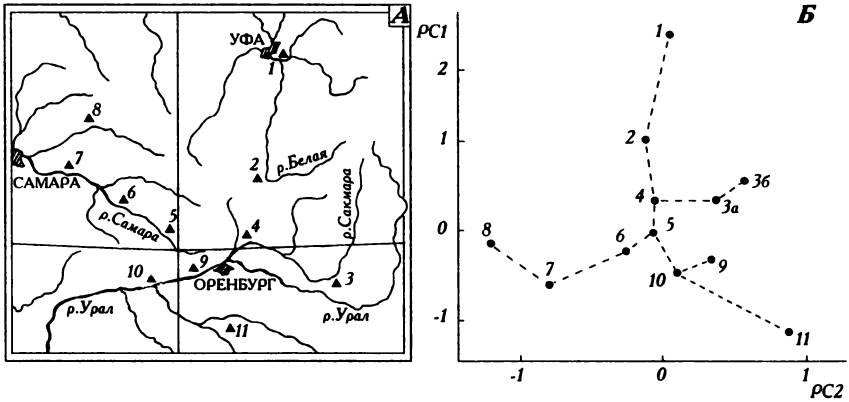


Рис. 6.2. Соотношение взаимной географической и фенетической удаленности популяций рыжей полевки на Южном Урале.

А — географическое расположение сравниваемых популяций в Оренбургской области, Башкирии и Южном Предуралье; Б — географический анализ межгрупповых фенетических различий в популяциях рыжей полевки Южного Предуралья, Оренбургской области и Башкирии в пространстве двух первых главных координат PC1 и PC2.

Популяции: 1 *–уфимская,* 2 *— мелеузская,* 3 *— сакмарская,* 4 *— нижнесакмарская,* 5 *— платовская,* 6 *— тоцкая,* 7 *— богатовская,* 8 *— бугурусланская,* 9 *— нижнеозерская,* 10 *— илекская,* 11 *— шубарагашская; пунктирная линия — граф минимальных фенетических дистанций между популяциями*

ляция). Расстояние между смежными соседними популяционными пробами в обоих случаях составляло 100–150 км.

В первую очередь нас интересовала степень потенциальной связи населения вида между пойменными лесами рек Урала и Самары (в месте наибольшего сближения рек). Такое исследование позволяло оценить возможную связь западных, поволжских, популяций через пойменные леса р. Самары с восточными, урало-сакмарскими, популяциями. Популяции рыжей полевки в этом месте, как и в междуречье Урала и Сакмары (в районе г. Кувандык), изолированы степным водоразделом, который еще в исторически не столь отдаленное время был покрыт почти сплошными лесными массивами (Кириков, 1966). По-видимому, в настоящее время почти полное исчезновение первобытных лесов на речных водоразделах не приводит к абсолютной изолированности поселений стенотопного лесного вида — рыжей полевки. Система ветрозащитных лесополос, существующая в Оренбургской области с конца 40-х годов, является наряду с пойменными лесами теми биотопическими «коридорами» и экологическими ремизами, вдоль которых возможен потенциальный обмен между разными частями населения вида в регионе. Тем не менее лесополосы относительно мало заселе-

ны рыжей полевкой из-за повышенной сухости этого биотопа и предпочитаются малой лесной мышью. Поэтому пространственная изоляция обитателей пойменных лесов рек Самары и Урала в засушливой возвышенной области Общего Сырта, где проводились исследования, весьма существенна. Наибольший интерес представляет анализ общей картины географических различий между всеми рассмотренными популяциями. Для учета размаха возможных смещений оценок в разные годы в анализ были включены две аллохронные выборки из сакмарской популяции, взятые на разных фазах численности популяции (на подъеме — в 1983 г. и спаде — в 1986 г.).

Дополнительно в расчет были включены материалы по некоторым изученным ранее популяциям: шубарагашской и илекской, без которых такой анализ был бы неполным. По ним проводили повторный фенетический анализ и подсчет частот. Встречаемость фенов неметрических признаков для всех сравниваемых популяций приведена в табл. 6.5. Множественное сравнение по отдельным признакам показало, что практически все географические различия по частотам отдельных фенов статистически достоверны.

Фенетические дистанции между всеми парами популяций приведены в табл. 6.6, а средние меры уникальности — в табл. 6.7. Практически все значения *MMD* оказались статистически значимыми. Поскольку почти все ближайшие друг к другу выборки были взяты на удалении приблизительно в 100 км (за исключением аллохронных выборок из сакмарской популяции), то отсутствие случаев недостоверных различий между популяциями позволяет говорить о вполне устойчивых оценках популяционной структуры вида в данном регионе. Полученная матрица фенетических дистанций была обработана сначала методом многомерного неметрического шкалирования, а затем по данным шкалирования был проведен анализ главных координат (рис. 6.2, б, табл. 6.8).

При рассмотрении взаимного расположения центроидов сравниваемых популяций в пространстве первых двух главных координат можно заметить, что получившаяся картина в значительной степени совпадает с картиной географического расположения выборок на карте региона (см. рис. 6.2, б): уфимская, самая северная из выборок, расположилась вверху, а шубарагашская, самая южная, — внизу графика; крайние западные выборки: богатовская и бугурусланская — слева, а две самые восточные аллохронные выборки из сакмарской популяции — справа. Следует отметить, что различия между временными пробами из сакмарской популяции малы и на графике они расположены вблизи друг от друга, являясь своеобразной мерой размаха внутрипопуляционных межгодовых изменений при количественной оценке масштаба межпопуляционных географических различий.

На рисунке хорошо воспроизводится и картина взаимного географического расположения остальных точек. Две южные соседние выборки из илекс-

кой и нижнеозерской популяций расположены в нижней части графика, которая может быть интерпретирована как южное направление географических межгрупповых различий. Мелеузская выборка, пространственно наиболее близкая к уфимской, находится в верхней его части, которая может быть названа северным направлением межгрупповых различий. Характерный почти равносторонний треугольник между богатовской, тоцкой и бугурусланской популяциями расположен в левой части, которая может быть названа западным направлением межгрупповых различий.

Таблица 6.5. Встречаемость фенов неметрических признаков в географически удаленных популяциях рыжей полевки на Южном Урале и в Приуралье,%.

№ признака	Сравниваемые популяции рыжей полевки											
	1 (242)	2 (204)	3 (208)	4 (160)	5 (238)	6 (320)	7 (196)	8 (152)	9 (166)	10 (156)	11 (146)	12 (108)
1	9,9	7,6	6,0	12,5	2,4	2,8	9,5	2,8	4,7	17,6	9,4	15,2
2	31,2	20,3	35,6	37,8	39,7	19,4	16,9	11,1	7,0	41,1	78,6	33,8
3	21,2	19,5	20,5	24,5	42,1	20,0	14,4	19,4	29,7	28,7	24,4	12,7
4	35,4	61,6	66,1	64,2	54,8	31,2	65,6	75,0	69,3	65,4	57,5	52,0
6	2,7	2,7	2,5	10,1	15,3	3,8	0,0	1,4	6,3	1,6	6,0	0,0
7	0,0	4,4	3,3	9,3	3,7	0,0	3,2	9,9	14,5	0,9	7,0	0,0
8	19,3	12,5	29,9	31,8	33,6	9,5	8,0	10,0	11,7	48,7	13,2	29,1
9	3,8	11,7	20,8	5,8	19,0	10,3	10,4	11,8	0,8	5,5	8,9	6,6
10	26,8	13,8	18,3	15,3	9,8	34,9	8,6	7,0	4,0	12,3	18,7	3,8
11	80,0	53,2	41,0	53,9	31,6	75,1	40,7	76,1	92,2	62,6	84,0	65,4
13	54,4	26,6	44,9	85,9	71,4	52,4	43,4	49,3	67,0	48,3	29,1	43,0
14	32,7	19,3	38,1	29,6	54,4	25,9	33,3	7,0	58,8	9,8	21,0	7,6
15	40,2	14,5	17,9	24,0	11,0	29,9	47,7	54,2	70,0	27,6	8,3	27,7
16	46,9	63,6	58,5	43,0	39,7	48,6	43,8	50,0	74,8	34,6	50,0	70,0
17	69,9	67,0	56,2	71,0	82,5	64,0	74,2	80,6	86,6	64,6	38,4	67,5
18	54,5	68,6	44,3	71,0	57,5	47,4	53,1	26,4	14,0	47,7	89,1	70,0
19	34,5	39,0	44,4	13,0	24,4	27,1	32,0	45,8	59,7	42,0	40,0	24,7
20	70,9	72,0	70,7	59,3	46,8	57,9	60,9	30,6	19,2	67,4	63,5	82,9
21u	5,7	10,7	28,1	34,0	9,8	1,9	6,5	2,8	1,7	30,5	26,5	22,9
24	3,7	7,5	21,1	14,8	23,9	5,3	5,7	13,2	18,7	7,0	8,7	12,8
25	9,4	36,3	25,9	35,4	46,2	6,3	19,5	31,9	55,0	18,4	16,4	11,5
26	0,9	0,0	0,0	4,1	4,7	1,0	2,4	2,8	2,3	3,7	0,0	1,2
28	11,4	12,8	15,9	27,0	25,2	7,5	15,0	16,7	13,1	37,8	47,6	9,8
29	43,9	61,5	45,5	79,0	29,7	33,6	44,4	55,6	27,9	41,5	50,5	53,7
30	45,1	24,8	25,8	15,0	18,0	32,9	36,2	30,6	50,4	45,2	28,9	45,1

Примечание: Выборки 1983 г: 1 — сакмарская, 2 — платовская, 3 — тоцкая, 4 — богатовская, 5 — бугурусланская. Выборки 1986 г: 6 — сакмарская, 7 — нижнесакмарская (пос. Ч. Отрог), 8 — мелеузская, 9 — уфимская. Выборки 1978 г.: 10 — илекская, 11 — шубарагашская. Выборка 1982 г.: 12 — нижнеозерская. Географические различия по всем признакам статистически достоверны на уровне $p < 0,001$; и — небилатеральный признак. В скобках указано общее число изученных сторон черепа.

Таблица 6.6. Фенетические дистанции (*MMD*) между географически удаленными выборками рыжей полевки на Южном Урале и в Приуралье

Место и год сбора данных	Кувандык 1983	Платовка	Тоцкое	Богатое	Бугуруслан	Кувандык 1986
Кувандык 1983	-	0,093	0,108	0,163	0,194	0,016
Платовка 1983	0,005	-	0,047	0,129	0,155	0,109
Тоцкое 1983	0,005	0,005	-	0,110	0,093	0,131
Богатое 1983	0,006	0,006	0,006	-	0,105	0,218
Бугуруслан 1983	0,005	0,005	0,005	0,006	-	0,202
Кувандык 1986	0,004	0,004	0,004	0,005	0,004	-
Черный Отрог* 1986	0,005	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004
Мелеуз 1986	0,007	0,007	0,006	0,007	0,006	0,005
Уфа 1986	0,005	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004
Илек 1978	0,005	0,005	0,005	0,006	0,005	0,004
Шубарагаш 1978	0,006	0,006	0,006	0,007	0,006	0,005
Нижнеозерное 1982	0,006	0,006	0,006	0,007	0,006	0,005
Место и год сбора данных	**Черный Отрог**	**Мелеуз**	**Уфа**	**Илек**	**Шубарагаш**	**Нижнеозерное**
Кувандык 1983	0,063	0,137	0,175	0,089	0,170	0,067
Платовка 1983	0,052	0,116	0,256	0,112	0,132	0,057
Тоцкое 1983	0,074	0,155	0,262	0,076	0,148	0,086
Богатое 1983	0,150	0,203	0,326	0,121	0,184	0,142
Бугуруслан 1983	0,150	0,223	0,289	0,171	0,255	0,233
Кувандык 1986	0,099	0,136	0,205	0,159	0,223	0,121
Черный Отрог* 1986	-	0,070	0,176	0,107	0,229	0,084
Мелеуз 1986	0,006	-	0,087	0,152	0,307	0,170
Уфа 1986	0,005	0,006	-	0,283	0,456	0,302
Илек 1978	0,005	0,006	0,005	-	0,132	0,066
Шубарагаш 1978	0,006	0,008	0,006	0,006	-	0,150
Нижнеозерное 1982	0,006	0,008	0,006	0,006	0,007	-

*Примечание: Правая (верхняя) треугольная матрица содержит значения MMD, а левая (нижняя) — усредненные стандартные отклонения (MSD); * — нижнесакмарская популяция*

Таблица 6.7. Мера средней фенетической уникальности аллохронных выборок в кувандыкской популяции (*MMU*)

Место сбора данных	*MMU*	Место сбора данных	*MMU*
Кувандык	0,132	Мелеуз	0,160
Платовка	0,114	Уфа	0,256
Тоцкое	0,117	Илек	0,133
Богатое	0,168	Шубарагаш	0,217
Бугуруслан	0,188	Нижнеозерное	0,134
Черный Отрог	0,114	Средняя *MMU*	0,156

Таблица 6.8. Собственные векторы и собственные числа географически удаленных выборок рыжей полевки Южного Урала, характеризующие первые две главные координаты фенетических межгрупповых различий (PC1, PC2).

Сравниваемые популяции (год)	Главная координата	
	PC1	PC2
Уфимская (1986)	2,03371	0,12282
Мелеузская (1986)	0,98946	-0,13535
Сакмарская (1983)	0,16874	0,42812
Сакмарская (1986)	0,36793	0,59481
Нижнесакмарская (1986)	0,21937	-0,01654
Платовская (1983)	-0,15723	-0,01522
Тоцкая (1983)	-0,29492	-0,22975
Богатовская (1983)	-0,74018	-0,79532
Бугурусланская (1983)	-0,20928	-1,24487
Нижнеозерская (1982)	-0,42517	0,34915
Илекская (1978)	-0,60367	0,12948
Шубарагашская (1978)	-1,34875	0,81266
Собственные числа	8,39473	3,60515
Дисперсия, %	69,96	30,04

Нижнесакмарская и платовская популяции, как географически наиболее близкие, расположенные в центре исследуемого региона, на графике тоже занимают центральное место и размещаются вблизи друг от друга. Таким образом, расположение точек на графике, хотя и с некоторым искажением, отражает их реальное взаимное положение на географической карте.

Хорошее географическое соответствие расположения точек на карте ординатам взаимной фенетической дифференциации популяций в значительной степени неожиданно. Если на карте поместить все рассмотренные точки внутрь прямоугольника, то изученный участок территории Южного Урала и прилегающего к нему Южного Предуралья образует почти правильный квадрат. Другими словами, расстояния, измеренные в километрах, между крайними точками в широтном и долготном направлениях почти эквивалентны. Вместе с тем географические различия по частотам встречаемости фенов наиболее велики в направлении с юга на север, т.е. между шубарагашской и уфимской популяциями. Размах различий с востока на запад выражен в меньшей степени. Из табл. 6.8 следует, что на долю межгрупповой дисперсии вдоль первой главной оси, которая характеризует географические различия в широтном направлении, приходится около 70%. Межгрупповые фенетические различия в межмеридиональном направлении: от сакмарской до богатовской популяции, характеризуемые второй главной осью, выражены меньше. Их дисперсия объясняет только около 30% общих межгрупповых различий. Та-

ким образом, размах географических межпопуляционных различий с юга на север более чем в два раза превосходит величину внутривидового фенетического разнообразия с востока на запад.

Такой результат предполагает в первую очередь направленное давление среды на процесс фенетической дифференциации популяций. Однако прямое влияние среды в данном случае исключается, поскольку мера межпопуляционных различий в сакмарской популяции в сильно различающиеся по экологическим условиям годы (подъем численности в теплый 1983 г. и спад — в холодный 1986 г.) пренебрежимо мала по сравнению с общим размахом географических различий.

Для прояснения этого вопроса мы провели корреляцию значений первых двух главных координат, отражающих фенетическую дифференциацию популяций, со средними многолетними характеристиками условий среды. В качестве таких характеристик для каждой географической точки были выбраны шесть наиболее важных с нашей точки зрения климатических показателей: среднее количество осадков (отдельно в холодный и теплый периоды года), средняя из наибольших декадных высот снежного покрова за зиму, средние температуры января, июля и сумма температур за первое полугодие. Значимые отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена (табл. 6.9) были обнаружены между значениями первой главной координаты (PC1) и такими показателями, как сумма температур за первое полугодие (r = -0,85) и средняя температура июля (r = -0,72). Сильная положительная связь обнаружена между PC1 и среднедекадной высотой снежного покрова (r = 0,69). Для другой главной оси (PC2) выявлена сильная положительная связь с количеством осадков в теплое время года (r = 0,73) и сильная положительная связь со средней температурой января (r = 0,61).

Поскольку уфимская популяция имеет максимальное положительное значение PC1 (см. табл. 6.8), а шубарагашская — максимальное отрицательное, то, интерпретируя полученные корреляции климатических показателей со значениями вдоль PC1, можно говорить об усилении общей аридности климата от уфимской к шубарагашской популяции вдоль этой главной оси, что и наблюдается в действительности. Вторая главная ось характеризует общее снижение средней температуры января с одновременным уменьшением среднего количества выпадающих в теплое время осадков в западном направлении. Следовательно, в направлении от сакмарской до бугурусланской популяции происходит общее нарастание умеренности климата в сочетании с засушливостью в летние месяцы. Эта интерпретация хорошо согласуется с общей климатической характеристикой разных частей изученного региона. Уфимская популяция действительно обитает в более влажном климате с теплым летом и умеренно суровой снежной зимой, а климат в месте обитания шубара-

Таблица 6.9. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) между значениями первых двух главных координат (PC1 и PC2) и средними климатическими показателями, рассчитанные по 12 географическим точкам

Климатический показатель	Коэффициенты корреляции с главными координатами			
	PC1	Уровень значимости	PC2	Уровень значимости
Средняя из наибольших декадных высот снежного покрова за зиму	0,69	*p = 0,02	0,43	p = 0,15
Среднее количество осадков за холодный период года	0,48	p = 0,11	0,27	p = 0,38
Среднее количество осадков за теплый период года	0,58	p = 0,054	0,73	*p = 0,02
Сумма температур за первое полугодие	-0,86	* p = 0,01	-0,07	p = 0,81
Средняя температура января	-0,35	p = 0,24	0,61	*p = 0,04
Средняя температура июля	-0,72	* p = 0,02	-0,45	p = 0,13

*Примечание: * — r_s статистически достоверно отличается от нуля*

гашской популяции можно охарактеризовать как недостаточно влажный с теплым летом, но умеренно суровой малоснежной зимой. Во многом совпадает климатическая характеристика и для популяций, расположенных в градиенте среды с востока на запад.

Таким образом, фенетическая дифференциация популяций рыжей полевки и связанное с ней становление популяционной структуры вида в Южно-Уральском регионе во многом определялись климатическими градиентами среды. Хорошо известно, что на Земле нет двух идентичных в историко-климатическом отношении географических точек. В каждой конкретной местности складывается уникальная констелляция условий среды, что является исходной причиной возникновения диверсификации популяций. В рассмотренном примере только исторически длительный процесс адаптации популяций к локальным климатическим условиям в сочетании с описанным выше механизмом действия изоляции расстоянием могли привести к такому хорошему совпадению фенетических и географических дистанций между популяциями. Только процесс длительной адаптивной диверсификации эпигенетической системы локальных популяций, регулируемый отбором на фоне нивелирующих скрещиваний с мигрантами из соседних популяций, может привести к соответствию популяционной структуры вида основным климатическим градиентам среды в регионе и поддерживать ее относительную устойчивость и целостность.

Кластерный анализ матрицы значений главных координат методом UPGMA (рис. 6.3), выявляет наличие по крайней мере четырех групп популяций, которые обладают фенетическими особенностями и географически относительно обособлены.

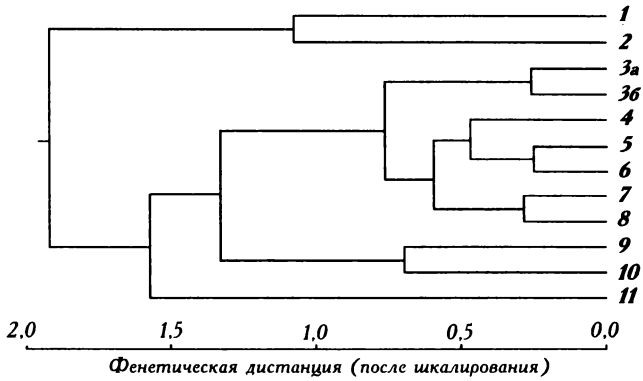


Рис. 6.3. Кластерный анализ (UPGMA) популяционной структуры рыжей полевки Южного Урала и Предуралья по значениям собственных векторов выборок вдоль первых двух главных координат.

Популяции: 1 — *уфимская,* 2 — *мелеузская,* 3 — *сакмарская (*3 а — *1983 г.,* 3 б — *1986 г.),* 4 — *нижнесакмарская,* 5 — *платовская,* 6 — *тоцкая,* 7 — *богатовская,* 8 — *бугурусланская,* 9 — *нижнеозерская,* 10 — *илекская,* 11 — *шубарагашская*

Центральное место занимает группа викариирующих урало-сакмарских популяций, населяющих пойменные леса рек Сакмары и Урала, которые связаны через узкое междуречье с самарскими популяциями, обитающими в пойменных лесах верхнего и среднего течения р. Самары. Группа популяций, населяющих пойму нижнего течения Самары, и буругусланские полевки, живущие в пойме р. Б. Кинель, тоже своеобразны в фенетическом отношении. Они занимают граничное положение на стыке оренбургских и поволжских популяций рыжей полевки и, по-видимому, испытывают генетическое влияние последних. Еще одна фенетически дифференцированная группировка — шубарагашская популяция, которая полностью изолирована и резко дифференцирована от остальных. Исключением можно считать только географически ближайшие популяции: илекскую и нижнеозерскую, которые в меньшей степени дифференцированы от шубарагашской, чем другие. Особняком стоит группа башкирских популяций, обитающих в пойменных лесах р. Белой. Важно отметить, что величина фенетических различий между крайними: уфимской и шубарагашской популяциями приближается к подвидовому уровню (Васильев, 1984 а). В этом

случае *MMD* = 0,456 ± 0,006. Уфимская популяция существенно дифференцирована и от наиболее западной богатовской (0,326 ± 0,006). Сакмарская и нижнесакмарская популяции в фенетическом и географическом отношениях занимают промежуточное положение между шубарагашской и уфимской.

Между выделенными группировками популяций рыжей полевки можно проследить викарианс через систему промежуточных соседних поселений. На рис. 6.2, *б* пунктиром нанесен древовидный граф минимальных дистанций между группировками (minimum spanning tree). Полученный граф не противоречит нашим рассуждениям и подтверждает викариантный характер отношений между ленточными поселениями вида, расположенными вдоль пойменных лесных коридоров. Интразональный характер пойменных лесов позволяет на больших расстояниях сохранять относительную стабильность биотопических условий обитания, что весьма существенно для этого стенотопного лесного вида в степном Оренбуржье и дает возможность проникать вдоль пойменных «коридоров» далеко на юг, за пределы собственно лесной зоны. Эти же «коридоры» обеспечивают целостность популяционной структуры вида благодаря действию механизмов изоляции расстоянием.

Данный пример характеризует лишь фрагмент викариантной популяционной структуры вида, однако на его основе просматриваются все основные этапы внутривидовой дифференциации в пространстве и времени, а также доказывает правильность общих теоретических представлений о географической природе формообразования, основанного на процессе адаптивной морфогенетической диверсификации популяций.

В заключение следует отметить, что максимальные внутривидовые различия, обнаруженные нами на рыжей полевке в межмеридиональном направлении — между корнебургской популяцией из Австрии (материал любезно предоставлен доктором Ф. Шпитценбергер) и сакмарской популяцией из Оренбургской области, составили *MMD* = 0,671 ± 0,010. Такая величина фенетических различий характерна для заведомо разных подвидов (см. табл. 6.4). Однако нам представляется, что на таких огромных расстояниях не должно соблюдаться строгое соответствие фенетических дистанций и географической удаленности внутривидовых форм (возможны обратные изменения частот фенов и даже гомоплазия признаков). С другой стороны, большое сходство ландшафтно-биотопических и в некоторой степени климатических условий обитания полевок в поймах Дуная и Урала может объяснять несколько меньшую величину различий, чем это могло ожидаться на основании только географической удаленности. Тем не менее выявленные фенетические различия между австрийскими и оренбургскими полевками почти на порядок выше среднего уровня межпопуляционных и на два порядка превышают размах внутрипопуляционных различий (между смежными поселениями — демами).

6.3. Хроно-географический аспект фенетического сравнения популяций

Параллельное многолетнее слежение за несколькими популяциями позволяет ответить на вопрос о том, в какой мере устойчиво сохраняются во времени фенетические различия между географически удаленными популяциями. При этом по соотношению размаха внутрипопуляционных хронографических колебаний, которые во многом обусловлены климатическими, биотическими и иными средовыми факторами, и межпопуляционных географических различий можно оценить, устойчивы ли последние и имеют ли они наследственную природу. По-видимому, в случае, если хронографические колебания превышают межпопуляционные нельзя без специальных молекулярно-генетических сравнений считать, что это разные популяции. Ранее мы уже приводили пример устойчивого сохранения различий между изолированными степным водоразделом сакмарской и приуральской популяциями (см. табл. 6.1). Напомним только, что фенетические различия между обеими пространственно изолированными популяциями в параллельные годы слежения остаются практически одинаковыми и значения *MMD* колеблются от 0,060 до 0,075.

Аналогичное слежение в течение трех последовательных лет (1982 по 1984 гг.) было проведено нами за тремя географически удаленными популяциями: сакмарской, платовской и тоцкой (табл. 6.10). Ежегодно сбор материала проводили в середине лета в одних и тех же биотопах и участках пойменного леса. Неполовозрелых зверьков в сравнение не включали. Сакмарская популяция удалена от ближайшей платовской приблизительно на 200 км, а платовская от соседней тоцкой — приблизительно на 100 км (см. рис. 6.2, А). Выше уже было показано, что эти группировки викариируют и исторически связаны друг с другом общим генезисом видового населения на юге ареала.

Фенетические дистанции между последовательными аллохронными выборками внутри каждой из сравниваемых популяций оказались небольшими (табл. 6.11). В сакмарской популяции они колеблются по годам от 0,005 до 0,017, в платовской — от 0,003 до 0,007, а в тоцкой близки к нулю (-0,005 и 0,001). Если в сакмарской популяции между выборками крайних лет (1982 г. и 1984 г.) различия статистически значимы и составляют $MMD = 0{,}038 \pm 0{,}005$, то в остальных популяциях пренебрежимо малы (0,014 и -0,005) и недостоверны.

Географические межпопуляционные различия почти на порядок выше, чем внутрипопуляционные хронографические (табл. 6.11). Усредненые значения *MMD* между сравниваемыми группами показывают, что сакмарская выборка несколько больше отличается от ближайшей платовской, чем от соседней тоцкой (табл. 6.12). Однако в целом можно говорить о сохранении пропорциональности взаимных фенетических и географических дистанций между популяциями и в этом случае.

Таблица 6.10. Встречаемость фенов неметрических признаков черепа в сравниваемых популяциях рыжей полевки (1982–1984 гг.),% (*n* — число изученных сторон черепа)

Фен	Кувандык			Платовка			Тоцкое		
	1982 *n* = 130	1983 *n* = 242	1984 *n* = 592	1982 *n* = 80	1983 *n* = 204	1984 *n* = 184	1982 *n* = 110	1983 *n* = 208	1984 *n* = 102
1	13,24	9,91	6,54	16,67	7,63	15,22	12,96	5,97	16,13
2	28,13	31,25	30,23	35,19	20,34	26,67	41,51	35,61	34,38
3	36,23	21,24	14,57	14,58	19,47	17,24	24,53	20,47	25,81
4	44,78	35,40	42,91	62,00	61,61	62,79	66,02	66,14	69,35
6	6,35	2,68	4,70	0,00	2,70	3,75	2,88	2,48	1,61
7	0,00	0,00	2,22	3,77	4,39	0,00	9,68	3,33	9,43
8	7,69	19,27	10,33	28,85	12,50	10,47	25,29	29,91	30,19
9	1,54	3,77	6,15	12,24	11,71	13,95	20,22	20,83	27,27
10	27,14	26,79	12,84	11,11	13,79	6,32	13,46	18,32	17,74
11	82,26	80,00	79,52	55,81	53,21	58,33	38,78	40,98	32,73
13	57,63	54,37	49,39	20,93	26,61	22,89	45,54	44,92	48,15
14	36,07	32,69	27,42	20, 93	19,27	15,48	44,00	38,14	44,44
15	38,57	40,18	34,75	12,96	14,53	8,60	14,81	17,91	19,35
16	61,43	46,90	38,08	75,00	63,56	49,46	69,44	58,46	51,61
17	58,57	69,91	76,72	73,08	66,95	79,12	51,85	56,15	52,38
18	54,29	54,46	46,18	79,25	68,64	69,57	46,30	44,27	44,44
19	22,86	34,51	28,90	43,40	38,98	41,94	44,44	44,36	42,86
20	61,43	70,91	53,61	72,22	72,03	60,64	68,52	70,68	68,75
21u	6,06	5,66	2,44	8,00	10,71	11,90	28,00	28,13	25,00
24	0,00	3,74	8,12	4,08	7,48	7,32	22,83	21,05	29,41
25	11,48	9,43	10,96	12,50	36,27	30,77	32,97	25,93	14,89
26	2,86	0,88	1,14	0,00	0,00	1,05	0,00	0,00	1,56
28	15,71	11,40	8,37	12,96	12,82	10,42	20,91	15,91	29,69
29	50,00	43,86	40,84	66,67	61,54	60,00	45,45	45,45	43,75
30	37,14	45,13	29,66	20,37	24,79	20,83	18,18	25,76	14,06

После «нормировки» матрицы попарных фенетических дистанций между аллохронными и аллотопными выборками (табл. 6.11) с помощью многомерного неметрического шкалирования полученная новая матрица была проанализирована методом главных координат. Результаты многомерной ординации межгрупповых различий в пространстве трех первых главных координат показаны на рис. 6.4.

Хорошо видно, что координаты аллохронных выборок в пределах каждой популяции располагаются в узкой области вблизи друг от друга и существенно удалены от других популяций. Крайние в географическом отношении популяции: сакмарская и тоцкая фенетически тоже максимально удалены друг от друга. Наибольший разброс вдоль первой главной оси связан с географическими межпопуляционными различиями.

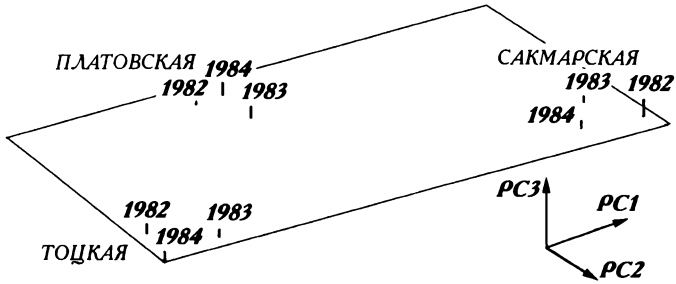


Рис. 6.4. Хроно-географический анализ межгрупповых фенетических различий рыжей полевки на юге ареала в пространстве трех первых главных координат

Кластерный анализ, проведенный по преобразованным после многомерного неметрического шкалирования фенетическим *MMD*-дистанциям, выявил три четких уровня иерархии хроно-географических межгрупповых различий (рис. 6.5). Видно, что на первом (низшем) иерархическом уровне происходит агломерация хронографических различий внутри сравниваемых трех популяций. На втором уровне выделяется кластер, характеризующий межпопуляционные различия при сравнении двух соседних, но изолированных расстоянием платовской и тоцкой популяций. Третий уровень иерархии отражает межпопуляционные различия, обусловленные практически полной пространственной изоляцией, так как в степном междуречье Урала и Самары наблюдается небольшой разрыв сплошного ленточного ареала, нарушающий потенциальный генетический обмен через череду викариирующих поселений.

Сакмарская популяция, населяющая на востоке изученного региона пойменные леса среднего течения р. Сакмары, не только географически, но и в фенетическом отношении оказывается резко удаленной от двух сравниваемых западных популяций, населяющих пойменные леса р. Самары.

Таким образом, проведенный нами хроно-географический анализ межгрупповой изменчивости показал, что популяции способны устойчиво сохранять свою фенетическую специфику в пространстве и во времени. Дисперсия, характеризующая межпопуляционные географические различия, почти в 5 раз (4,8) превышает размах хронографических различий. Эти материалы позволяют утверждать, что популяционная структура вида оказывается относительно стабильной даже при крупных временных флуктуациях климата регионального масштаба.

Модификационные процессы, вызванные региональными климатическими пертурбациями приводящими к «выбору» определенных морфозов из арсенала эпигенетической системы вида, не деформируют популяционную

Рис. 6.5. Кластерный анализ (UPGMA) хроно-географических межгрупповых различий между изолированными популяциями рыжей полевки на юге ареала, проведенный по преобразованным после многомерного неметрического шкалирования фенетическим MMD-дистанциям

Таблица 6.11. Фенетические дистанции (*MMD*) между сравниваемыми выборками рыжей полевки. Правая верхняя треугольная матрица содержит значения фенетических дистанций (*MMD*), а левая нижняя — усредненные стандартные отклонения (*MSD*).

Выборка	Кувандык			Платовка			Тоцкое		
	1982	1983	1984	1982	1983	1984	1982	1983	1984
Кувандык									
1982	-	0,005	0,038	0,114	0,097	0,117	0,155	0,133	0,168
1983	0,007	-	0,017	0,097	0,093	0,107	0,149	0,108	0,151
1984	0,005	0,004	-	0,107	0,087	0,080	0,150	0,116	0,151
Платовка									
1982	0,010	0,008	0,007	-	0,007	0,014	0,071	0,065	0,090
1983	0,007	0,005	0,004	0,008	-	0,003	0,056	0,047	0,087
1984	0,008	0,006	0,005	0,009	0,006	-	0,088	0,074	0,111
Тоцкое									
1982	0,008	0,006	0,004	0,009	0,006	0,006	-	-0,005	-0,005
1983	0,007	0,005	0,004	0,008	0,005	0,006	0,005	-	0,001
1984	0,009	0,008	0,006	0,011	0,008	0,008	0,005	0,007	-

структуру, поскольку уровни межпопуляционной дифференциации устойчиво сохраняются из года в год. Осуществляется лишь несколько иной спектр доминирующих развитийных траекторий, ведущих к формированию определенных гомологичных состояний пороговых признаков — фенов, во всех популяциях вида, обитающих в данном регионе.

Таблица 6.12. Усредненные фенетические дистанции (*MMD*) между сакмарской, платовской и тоцкой популяциями за три года (1982–1984 гг.) и средние меры их уникальности (*MMU*)

Популяция	Сакмарская	Платовская	Тоцкая	*MMU*
Сакмарская	-	0,100	0,142	0,121
Платовская		-	0,077	0,088
Тоцкая			-	0,110

6.4. Изучение уровня внутривидовой дифференциации в экологическом ряду видов, ранжированных по степени подвижности: от слепушонки до человека

Различная способность животных к расселению и передвижению в пространстве, связанная в первую очередь с величиной и наличием индивидуальных участков, во многом определяет популяционную организацию и популяционную структуру вида (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Отсюда следует, что масштабы популяционной дифференциации в первую очередь могут быть относительно жестко связаны с подвижностью (вагильностью) самих животных, точнее, с их способностью мигрировать на большое расстояние. Анализ некоторых собственных данных и опубликованных в литературе позволяет предполагать, что более дифференцированы локальные популяции видов с низкой вагильностью (см. раздел 6.1).

Для количественного решения этой проблемы, тесно связанной не только с общей способностью животных к пространственным перемещениям, но и с их экологической и биологической спецификой, был выбран экологический ряд, объединяющий виды млекопитающих с разной степенью вагильности. Фенетическое исследование внутривидовой дифференциации и популяционной структуры этих видов проводилось на территории одного большого региона (Южный и Средний Урал), что делает такой анализ более адекватным. В качестве самого малоподвижного вида была выбрана слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) — роющий вид, ведущий подземный образ жизни. Следующими в ряду можно поставить стенотопный на Южном Урале лесной вид — рыжую полевку и относительно эвритопную малую лесную мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall.), до недавнего времени известную как лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*). Затем идет обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* L.), которая характеризуется в целом как относительно оседлый хищник (ее основной корм — мелкие мышевидные грызуны). Наконец, в качестве несколько более вагильного в этом ряду вида выбрана обыкновенная рысь (*Lynx lynx* L.), которая пи-

тается на Урале преимущественно зайцами и мелкими копытными (Малафеев и др., 1986), т.е. весьма подвижными крупными животными, способными перемещаться на большие расстояния. Последовательность этих видов отражает переход от почти полной оседлости у вида-землероя, ведущего колониальный образ жизни, до хищника, который в поисках и скрадывании добычи преодолевает десятки километров. Естественно, что степень «интегрального соприкосновения» особи в течение индивидуального развития с разнообразием природных климатических условий в этих случаях будет различной. В первом случае — это значительная однородность микроклиматических условий при некоторой неоднородности механических свойств субстрата (при рытье подземных галерей), а в другом — большое ландшафтно-биотопическое разнообразие посещаемых в охотничьих переходах крупного хищного зверя территорий, площадь которых, по-видимому, может быть сопоставима с площадью нескольких популяций слепушонки. Все это должно накладывать резкий отпечаток на формирование популяционной структуры сравниваемых в пределах данного экологического ряда видов и выражаться в различной степени их фенетической внутривидовой дифференциации.

Такая постановка задачи исследования позволяет не только приблизиться к пониманию экологических процессов, связанных с популяционной диверсификацией и становлением популяционной структуры вида, но и соотнести масштабы их внутривидовой дифференциации, маркируемой частотами встречаемости фенов неметрических признаков. Другими словами, на основе единого метода фенетического сравнения появляется возможность получить сопоставимые для контрастно экологически различающихся видов количественные оценки проявления внутривидового биоразнообразия на популяционном уровне.

6.4.1. Анализ популяционной структуры обыкновенной слепушонки в Южном Зауралье

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) по сравнению с рыжей полевкой чрезвычайно малоподвижный вид, ведущий подземный, роющий образ жизни. Это позволяет использовать ее в качестве модельного объекта как для изучения процессов формирования популяционной структуры вида и анализа дифференциации популяций, так и для оценки устойчивости фенооблика в пространстве и во времени. Исходя из общих теоретических соображений следует ожидать в силу низкой вагильности вида проявление высокого уровня внутривидовой дифференциации популяций слепушонки, который предположительно должен быть выше, чем у более подвижной рыжей полевки. Изучение дифференциации популяций обыкновенной слепушонки в Южном

Зауралье мы провели совместно с Н.Г. Евдокимовым, В.П. Позмоговой и Н.В. Синевой на основе одновременного применения морфометрических и фенетических методов (Васильев и др., 1983, 1992 б; Васильев, Синева, 2002). Сочетание этих методов дает более полное представление о фенооблике сравниваемых групп особей, чем при использовании только одного из них. Используя описанный в разделе 6.1 «принцип пропорциональности географических и фенетических дистанций», мы попытались выявить наиболее вероятные пути формирования популяционной структуры вида в Южном Зауралье на большом, относительно сплошном участке ареала.

Серии черепов обыкновенной слепушонки были собраны Н.Г. Евдокимовым и В.П. Позмоговой в семи географических точках Южного Зауралья в летнее время: 1 — Наурзумский государственный заповедник, Кустанайская обл., Казахстан (1980 г.); 2 — окрестности г. Кувандык Оренбургской обл. (1974–1976 гг.); 3 — окр. пос. Саксей Баймакского р-на Башкортостана в 60 км к северо-западу от г. Сибай (1980 г.); 4 — окр. с. Радиомайка в 30 км к юго-западу от г. Пласт Челябинской обл. (1976 г.); 5 — окр. д. Поляковка Учалинского р-на Башкортостана в 50 км к югу от г. Миасса (1980); 6 — окр. оз. Шугуняк Кунашакского района Челябинской обл.(1975, 1980, 1981 гг.); 7 — окр. пос. Каргаполье Курганской обл. (1976 г.). Достаточно большая удаленность сравниваемых группировок, а также малоподвижность вида позволяют уверенно рассматривать их как самостоятельные отдельные популяции (рис. 6.6).

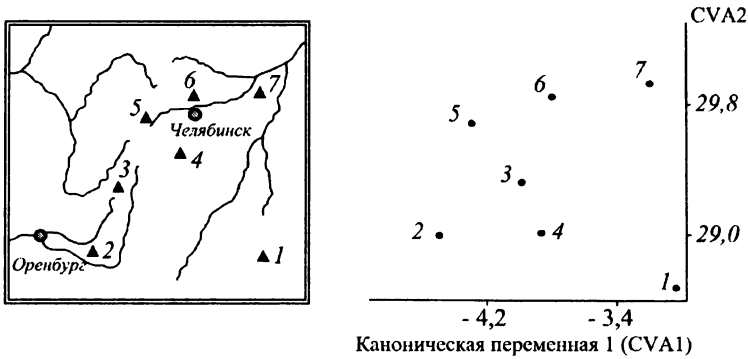


Рис. 6.6. Географическое расположение сравниваемых выборок слепушонки на Южном Урале и в Зауралье и размещение центроидов выборок в пространстве первых двух канонических переменных CVA1 и CVA2.
Популяции: 1 — *наурзумская,* 2 — *кувандыкская,* 3 — *баймакская,* 4 — *пластовская,* 5 — *учалинская;* 6 — *кунашакская;* 7 — *каргапольская*

Анализ краниометрических данных показал, что по направлению с юго-востока на северо-запад прослеживается отчетливое укрупнение общих размеров черепа слепушонки (Васильев и др., 1992 б). Наложение направленных и ненаправленных географических изменений отдельных промеров черепа приводит к тому, что каждая популяция может быть охарактеризована специфическими краниометрическими чертами.

При сравнении аллохронных выборок в двух максимально удаленных популяциях: кувандыкской (южной) и кунашакской (северной), оказалось, что за три последовательных года в первой популяции устойчиво сохраняются морфометрические черты (Васильев и др., 1992 б). Напротив, в кунашакской популяции межгодовые различия проявляются по целому ряду признаков. Однако по большинству признаков различия между выборками в разные годы невелики по масштабу и несопоставимы с рассмотренными выше межпопуляционными.

В результате канонического анализа популяций слепушонки по шести промерам черепа (выборки разных лет в этом варианте расчета объединены) обнаружено, что статистически значимы межгрупповые различия вдоль первых трех канонических переменных: первая объясняет 34,3% различий, вторая — 31,9%, а на долю третьей приходится 16,6% дисперсии. Это позволяет достаточно надежно представить взаимную расстановку популяционных средних векторов в пространстве меньшей размерности. Взаимное размещение центроидов популяций в плоскости двух первых канонических переменных хорошо соответствуют географическому расположению выборок на исследуемом участке ареала (см. рис. 6.6). Наибольшие морфометрические дистанции обнаружены между самыми удаленными популяциями — наурзумской и учалинской, а также кувандыкской и каргапольской (Васильев и др., 1992 б).

Проведена также специальная оценка корреляции морфометрических и географических дистанций между выборками. Географические расстояния измеряли по кратчайшим линиям на карте. Коэффициент корреляции между матрицами дистанций составил $r = 0{,}76$ ($p < 0{,}05$). По классификации Дж. Рольфа, такой уровень скоррелированности матриц рассматривается как «хороший». Коэффициент корреляции значений координат выборок по третьей канонической оси и высоте места взятия выборки над уровнем моря также оказался неожиданно достоверно высок ($r = 0{,}80$ при $p < 0{,}01$). Такое соответствие морфометрического облика географическому местоположению выборок может объясняться по крайней мере двумя причинами: во-первых, ведущим фактором дифференциации фенотипа слепушонки, по-видимому, являются аутэкологические условия обитания; во-вторых, невысокой, но в историческом времени относительно постоянной скоростью обмена генетической информацией между сформировавшимися популяциями в чреде поколений. Поиск лимитирующих факторов, обеспечивающих уникальность условий среды и приводящих к описан-

ной выше картине взаимного расположения выборок на местности, не привел пока к каким-либо обнадеживающим результатам (Васильев, Синева, 2002). По-видимому, действует целый комплекс экологических причин, выявление которых представляет собой самостоятельную и непростую задачу.

Аналогичную картину соответствия географических и многомерных морфометрических дистанций на популяциях ондатры в Финляндии (рис. 6.7) обнаружили Панкакоски и Нурми (Pankakoski, Nurmi, 1986). Интересно, что хорошее совпадение взаимного расположения центроидов выборок в пространстве дискриминантных осей и точек сбора материала на географической карте у финской ондатры сформировалось всего за 30 с небольшим лет акклиматизации вида.

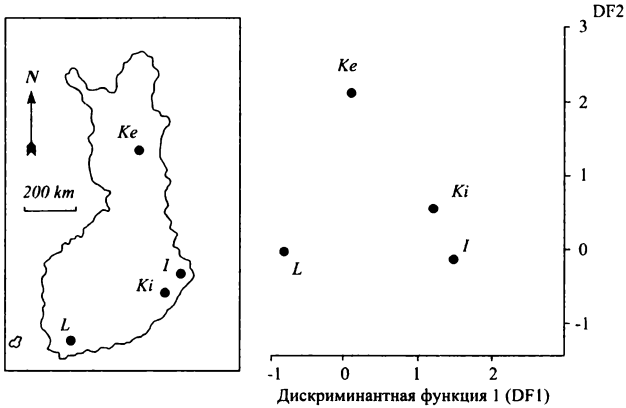


Рис. 6.7. Соответствие географических и многомерных морфометрических дистанций между популяциями ондатры в Финляндии (по Pankakoski, Nurmi, 1986)

Для того чтобы соотнести между собой масштабы географических и хронографических различий и оценить относительную устойчивость фенооблика популяций слепушонки, мы провели повторный расчет. В этом случае аллохронные выборки из кунашакской и кувандыкской популяций рассматривали отдельно. Различия вдоль первых трех канонических переменных оказались статистически значимыми и объединили 79,3% общей изменчивости. На первую ось приходится 41,8% дисперсии, на вторую — 24,5%, а на третью — 13,0%. Приведенная на рис. 6.8 графическая интерпретация результатов дискриминантного анализа вновь показывает, что взаимное размещение центроидов выборок хорошо согласуется с их географическим положением относительно друг друга. Мы специально довернули канонические оси так, чтобы совместить центроиды выборок с их взаимным расположением на карте (рис. 6.8).

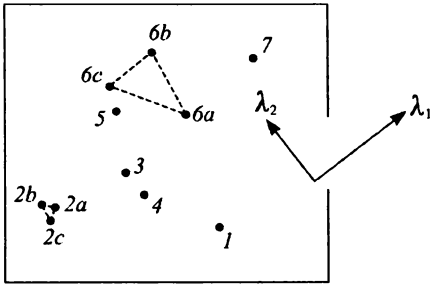


Рис. 6.8. Соотношение географического и хронографического разнообразия формы и размеров черепа у обыкновенной слепушонки в Южном Зауралье (канонический анализ).

Популяция: 1 — *наурзумская*, 2, а-с — *кувандыкская (1974–1976 гг.)*, 3 — *баймакская*, 4 — *пластовская*, 5 — *учалинская*; 6, а-с — *кунашакская (1975, 1980, 1981 гг)*; 7 — *каргапольская*. *Плоскость, образованная первыми двумя каноническими переменными (CVA 1 и CVA 2), повернута*

Обращает на себя внимание тот факт, что хронографические (внутрипопуляционные) различия в целом существенно меньше, чем географические (межпопуляционные). Если кувандыкская популяция устойчиво сохраняет свои морфометрические черты во времени, то в кунашакской уровень хронографической изменчивости выше, но характерные для нее общие особенности формы и размеров черепа сохраняются в такой степени, что выборки разных лет занимают одну и ту же область в пространстве канонических переменных. Относительно большая хронографическая изменчивость северной — кунашакской — популяции по сравнению с южной — кувандыкской — может быть связана с форпостным маргинальным положением этой группировки, обитающей на северной границе ареала вида, где перепады условий обитания в большей мере могут затрагивать фенотипическую изменчивость.

Сравнение частот встречаемости фенов в выборках слепушонки проводили по 26 признакам, которые не были связаны с полом, возрастом и друг другом (рис. 6.9), а расчет фенетических *MMD*-дистанций — по формуле Смита (см. раздел 1.8).

При оценке хронографических различий сравнивали (табл. 6.13) аллохронные выборки в двух удаленных популяциях — кувандыкской и кунашакской (Васильев и др., 1992 б). В кувандыкской популяции частоты большинства признаков почти не изменяются год от года, а фенетические дистанции между последовательными выборками разных лет невелики. Для кунашакской популяции характерны значимые колебания частот целого ряда признаков по годам. По большинству из них изменения не имеют определенной направ-

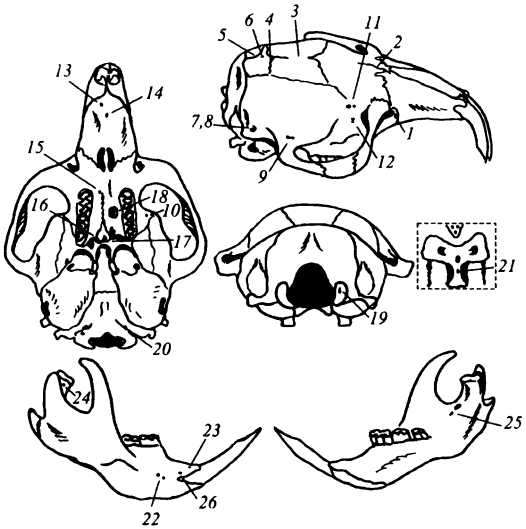


Рис. 6.9. Схема расположения фенов неметрических признаков на черепе слепушонки (по Васильев и др., 1992 б).

Фены: 1 — FPosi, 2 — OFrbi, 3 — CoPa, 4 — CoPIp, 5 — OIpbi, 6 — FIpme, 7 — FPg(-), 8 — FPgdu, 9 — FTmdu, 10 — FOrpo, 11 — FFrdu, 12 — FEtdu, 13 — FPman, 14 — FPmme, 15 — FMxVI, 16 — MgPII, 17 — FPIpo, 18 — FePI, 19 — FCnsu, 20 — FHgsi, 21 — FPsmedu, 22 — FMtdu, 23 — FMtan, 24 — FMbar, 25 — FMbdu, 26 — FMtla

ленности, однако по некоторым признакам частоты возрастают или снижаются. Фенетические дистанции между выборками разных лет в кунашакской популяции значительно больше, чем в кувандыкской, и увеличиваются год от года (табл. 6.13). Это свидетельствует о заметных хронографических различиях по встречаемости неметрических признаков в кунашакской популяции.

Таблица 6.13. Фенетические *MMD*-дистанции при хронографическом сравнении выборок разных лет в кувандыкской (южной) и кунашакской (северной) популяциях слепушонки.

Годы	Кувандыкская популяция (*MMD* ± *MSD*)	Годы	Кунашакская популяция (*MMD* ± *MSD*)
1974–1975	0,010 ± 0,005	1975-1980	0,038 ± 0,004
1975–1976	0,007 ± 0,005	1980-1981	0,029 ± 0,004
1974–1976	0,015 ± 0,004	1975-1981	0,057 ± 0,004

Таким образом, как и по морфометрическим признакам, в разных популяциях слепушонки масштаб хронографических различий по неметрическим признакам может отличаться, однако обнаруженные нами максимальные межгодовые фенетические различия не превышают размаха межпопуляционных (табл. 6.14). Пластовская популяция, расположенная в центре исследуемого региона, фенетически наименее уникальна и близка к окружающим ее соседним популяциям, занимая по отношению к ним промежуточное положение (см. табл. 6.14). Наиболее сильно дифференцирована каргапольская популяция, которая, судя по масштабу фенетической удаленности от всех остальных (возможно, за исключением пластовской), приближается, по-видимому, к подвидовому уровню дифференциации. Эта группировка отличается от ближайшей к ней кунашакской почти так же, как и от удаленных от нее наурзумской и кувандыкской популяций. Несмотря на большое удаление в долготном направлении (около 400 км), напротив, фенетически относительно близки обе южные группировки — наурзумская и кувандыкская. При этом наурзумские зверьки значительно ближе к башкирским (баймакская популяция), чем оренбургские (кувандыкская популяция).

Таблица 6.14. Фенетические дистанции (*MMD*) по комплексу фенов неметрических признаков черепа между популяциями слепушонки в Южном Зауралье

Популяция	1	2	3	4	6	7	MU
1 – наурзумская	-	0,101	0,106	0,095	0,153	0,313	0,154
2 – кувандыкская	0,003	-	0,152	0,124	0,116	0,385	0,175
3 – баймакская	0,003	0,002	-	0,083	0,107	0,230	0,136
4 – пластовская	0,006	0,004	0,005	-	0,116	0,331	0,121
6 – кунашакская	0,003	0,001	0,002	0,004	-	0,189	0,165
7 – каргапольская	0,007	0,006	0,006	0,008	0,005	-	0,290

Примечание: Выборка из учалинской популяции (5) не включена из-за небольшого объема материала

После многомерной ординации данной матрицы *MMD*-дистанций методом главных координат был построен дендрит минимальных связей с помощью процедуры MST, который должен отражать приблизительную картину эпигенетической дифференциации и, возможно, родственных связей сравниваемых частей населения слепушонки в Южном Зауралье, а также на его основе предложена схема вероятных путей заселения видом данного региона (рис. 6.10).

Как видно из рисунка, структура дендрита минимальных связей выборок слабее отражает картину взаимной удаленности географических точек по сравнению с результатами предыдущего морфометрического анализа, но в целом не противоречит схеме путей возможного расселения вида с учетом

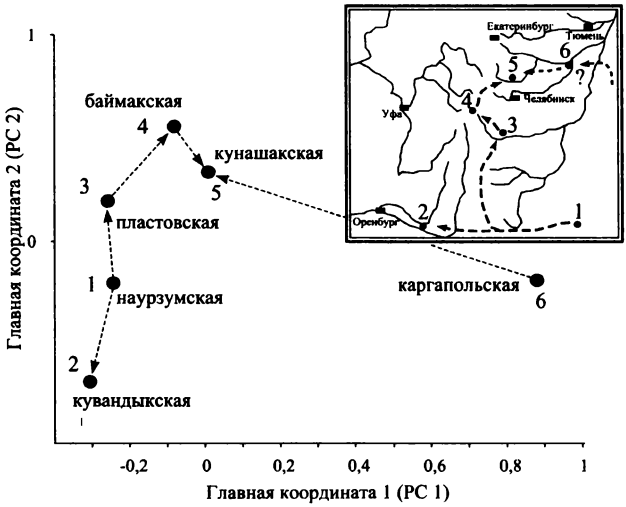


Рис. 6.10. Многомерная ординация сравниваемых популяций обыкновенной слепушонки методом главных координат. Дендрит минимальных фенетических дистанций (minimum spanning tree) между популяциями слепушонки показан в виде стрелок с учетом схемы вероятных путей заселения видом Южного Зауралья, приведенной на карте-схеме.

Популяции: 1 — наурзумская, 2 — кувандыкская, 3 — пластовская, 4 — баймакская, 5 — кунашакская, 6 — каргапольская

ландшафтно-географических «коридоров» — безлесных междуречий, существующих в настоящее время. Это косвенно указывает на то, что формирование популяционной структуры слепушонки связано с постепенным освоением региона. Вероятные пути заселения слепушонкой Южного Зауралья схематически можно представить следующим образом. С учетом взаимной фенетической дифференциации (см. табл. 6.14) выделяется два вероятных пути расселения слепушонки из юго-восточной части изученного региона: один, по-видимому, проходил через центральную часть Челябинской области, разветвляясь в горные районы Башкирии и на север Челябинской области, а другой шел, очевидно, в западном направлении через южные степи Челябинской области в долины Оренбуржья. Каргапольские зверьки из северо-восточной части региона (северо-восточная граница ареала) в Курганской области, как уже отмечалось, фенетически резко отличаются от всех других, условно приближаясь к соседней кунашакской группировке. Поэтому можно предположить, что кунашакская популяция исторически могла

испытывать влияние этой дифференцированной внутривидовой формы из Курганской области. Тем не менее относительно небольшое число исследованных популяций пока не позволяет строго определить этапы формирования популяционной структуры слепушонки в Южном Зауралье, и предложенная схема, безусловно, является самой предварительной.

Таким образом, изучение популяционной структуры обыкновенной слепушонки на значительной территории Южного Зауралья методами популяционной морфологии и фенетики показало, что она относительно устойчива в пространстве и во времени, на что указывают три важных обстоятельства. Во-первых, высокое соответствие морфометрического облика географическому местоположению выборок. Оно настолько велико, что позволяет интерпретировать результаты канонического дискриминантного анализа краниометрических признаков как своеобразное запечатление в облике животных уникальных экологических условий местности, в которой они обитают. Эти результаты можно объяснить в основном только тем, что ведущим фактором популяционной дифференциации и формирования популяционной структуры является исторически складывающаяся экологическая уникальность каждого местообитания. Можно также полагать, что длительный отбор на максимальное приспособление популяций к уникальным условиям внешней среды в каждом сравнительно небольшом регионе привел к формированию у этого малоподвижного вида специфических особенностей строения черепа в каждой популяции. Во-вторых, устойчивость популяционной структуры вида во времени подтверждается относительно высокой устойчивостью морфометрического облика выборок из одной и той же популяции за ряд лет. Несмотря на то, что в кунашакской популяции хронографическая изменчивость промеров черепа заметно выше, чем в кувандыкской, масштаб этих межгодовых различий в целом не превышает межпопуляционных. И наконец, немаловажной причиной устойчивости популяционной структуры следует считать низкую вагильность вида. Мечение животных в кунашакской популяции и их повторный отлов в течение нескольких лет показывают, что зверьки расселяются на очень ограниченной территории. По данным Н.Г. Евдокимова, наибольшее удаление молодых перезимовавших зверьков (самой активно расселяющейся группы в популяции) от места рождения не превышает 500 м. Низкий обмен генетической информацией между удаленными поселениями обеспечивает, таким образом, предпосылки для эффективного действия отбора на наибольшее приспособление группировок к местным условиям и формирование тем самым устойчивой популяционной структуры. В этом случае изоляция расстоянием оказывается мощным фактором, способствующим диверсификации популяции и поддержанию стабильной популяционной структуры.

Если морфометрический анализ убеждает в длительности процесса становления и относительной устойчивости популяционной структуры, то фенетическое сравнение позволяет увидеть скрытую генетическую структурированность вида, которая в той или иной мере отражает сложные пути исторического генезиса его популяций в Южном Зауралье. Тем не менее при сравнении результатов фенетического анализа популяционной структуры слепушонки и более подвижной рыжей полевки можно заметить, что общий уровень значений *MMD*, характеризующих фенетическое разнообразие видового населения, у слепушонки оказывается в целом не только не выше, как это заранее ожидалось, но даже заметно ниже, чем у рыжей полевки

Это можно объяснить тремя причинами. С одной стороны, следует учесть, что слепушонка — степной вид, и в степном и лесостепном Южном Зауралье она населяет в основном типичные для вида местообитания, тогда как рыжая полевка, несмотря на локально высокую численность, становится в данном регионе стенотопной и населяет несвойственные для этого лесного вида остепненные районы. Поэтому различия в видовом экологическом преферендуме могут приводить к тому, что давление отбора на локальные популяции, исторически усиливающее дифференциацию, может быть у этих видов неодинаковым. Необходимо также учитывать, что у слепушонки при ее подземном, роющем образе жизни микроклиматические условия обитания более однородны по сравнению с рыжей полевкой. Обитая под землей, слепушонка хорошо защищена от прямых воздействий флуктуаций климата и способна регулировать микроклимат жилища. Нам неоднократно доводилось наблюдать, как при небольшом похолодании или в дождливое время вся колония слепушонок закрывает вентиляционные отверстия, расположенные на характерных выбросах почвы.

Третья возможная причина может заключаться в специализации вида к подземному роющему образу жизни, поэтому морфогенез этих животных может быть очень строго зарегулирован эпигенетической системой и достаточно консервативен, насмотря на известную пластичность и проявление географической изменчивости.

Таким образом, неожиданно относительно более низкий уровень внутривидовой дифференциации, обнаруженный у малоподвижного, роющего вида — слепушонки по сравнению с более подвижной рыжей полевкой на Южном Урале находит объяснение в экологической и биологической специфике слепушонки как роющей формы. В этой связи становится очевидным, что прямая связь уровня внутривидовой дифференциации и подвижности животных оказывается опосредованной экологическими особенностями конкретного вида и не является абсолютным правилом.

6.4.2. Параллельный фенетический анализ дифференциации синтопных популяций двух видов грызунов (на примере малой лесной мыши и рыжей полевки)

Одновременно со сборами материала по рыжей полевке в Оренбургской области проводился отлов другого массового вида-содоминанта — малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pall. В Оренбуржье эта мышь обычно уступает рыжей полевке по численности в типичных влажных пойменных биотопах нижней приречной части. На более возвышенной части террасы в сравнительно сухих остепненных биотопах, представленных массивами кустарниковых зарослей, а также в остатках небольших лесов на возвышенностях рельефа местности (Губерлинский мелкосопочник, Общий Сырт и др.) малая лесная мышь может численно доминировать. Постоянно высока численность этого вида в ветрозащитных лесополосах, характерных для всех районов Оренбургской области и Башкортостана.

Многолетние наблюдения показывают, что плотность малой лесной мыши в годы спада численности рыжей полевки существенно возрастает. Фактически малая лесная мышь — это типичный обитатель лесостепной зоны, который более толерантен к аридизации климата, чем стенотопная рыжая полевка. Из-за способности заселять практически все характерные биотопы, за исключением открытой целинной степи, можно ее считать в Оренбургской области эвритопным видом. При параллельном изучении популяций малой лесной мыши и рыжей полевки одновременность проведения сбора материала по обоим видам позволяет полностью «совместить» точки в пространственном и временном отношениях. Таким образом становится возможным выполнить сравнительный фенетический анализ масштабов внутривидовой дифференциации уральской мыши и рыжей полевки на одной и той же территории.

Материал для такого сравнения был собран в июле 1978 г. в трех географически удаленных точках Оренбургской области: 1 — шубарагашская выборка (окр. с. Первомайское Соль-Илекского района, островной массив леса «Шубарагаш»); 2 — илекская выборка (окр.г. Илек, пойменный лес в междуречье Урала и Илека); 3 — оренбургская выборка (окр. с. Каменноозерное, в 20 км восточнее г. Оренбурга, пойменные леса р. Урал). Удаление всех синтопных пар популяций обоих видов приблизительно равно и составляет в среднем 150 км по прямой (соединение линиями всех трех точек на карте образует почти правильный равносторонний треугольник). Популяции рыжей полевки из этих точек были описаны ранее, поэтому лишь напомним, что шубарагашские синтопные популяции обоих видов населяют самый южный, изолированный степными ландшафтами островок леса в Приуралье — Шубарагашский лесной массив, ранее (примерно 200 лет назад) соединявшийся с поймен-

ными лесами р. Урала. На значительной части поймы р. Илек пойменные леса были почти полностью уничтожены еще при строительстве укрепленной Оренбургской казачьей линии (Кириков, 1966).

Флористический состав интразональных пойменных лесов р. Урал вблизи городов Оренбурга и Илека в значительной степени однороден (Чибилев, 1983). Соотношение видов-содоминантов несколько смещено в сторону преобладания рыжей полевки: в шубарагашской выборке доля малой лесной мыши составляет 49,2%, а рыжей — 50,8%, в оренбургской 43,9% и 56,1%, а в илекской — 39,9% и 60,1% соответственно. Относительная численность обоих видов распределена практически одинаково и изменяется параллельно: самая низкая численность наблюдается в шубарагашских синтопных популяциях (у малой лесной мыши — 9,2 экз. на 100 лов.-суток, у рыжей полевки — 9,6), промежуточная — в оренбургских (12,9% и 16,4%), наибольшая — в илекской (38,3% и 57,8%). Возрастной состав в географически удаленных популяциях малой лесной мыши и рыжей полевки сходен. Совпадает в общих чертах и интенсивность размножения у зверьков синтопных популяций. Такое относительно синхронное изменение численности, возрастной структуры и протекания размножения у разных видов в географически удаленных друг от друга популяциях, по-видимому, отражает синхронность их популяционных процессов и указывает на определенную общность видовых реакций на складывающуюся в данной местности региональную и локальную экологическую обстановку.

В данном фенетическом исследовании было использовано равное число фенов неметрических признаков у обоих видов — 23 (исходно были взяты 31). Многие признаки и их дискретные состояния — фены оказались гомологичными, но часть оказалась специфичной для каждого таксона. Расположение всех исходно взятых неметрических признаков на черепе и нижней челюсти малой лесной мыши показано на рис. 6.11.

Общий объем изученного материала тоже сопоставим: по рыжей полевке проанализировано 277, а по малой лесной мыши — 236 экз. черепов зверьков. Множественное сравнение частот встречаемости фенов отдельных неметрических признаков выявило достоверные межгрупповые различия у лесной мыши по 12 из них (табл. 6.15).

Анализ фенетических дистанций между выборками показывает, что у обоих видов они почти в 2 раза отличаются по абсолютной величине (табл. 6.16). У мыши уровень межпопуляционных различий в среднем на 40% меньше, чем у полевки. Это косвенно указывает на меньшую степень эпигенетической дифференциации популяций малой лесной мыши.

Обращает на себя внимание определенная пропорциональность различий между популяциями сравниваемых видов. Как у рыжей полевки, так и у малой лесной мыши наиболее отличаются оренбургская и шубарагашская

Таблица 6.15. Встречаемость частот фенов неметрических признаков черепа у малой лесной мыши в трех удаленных популяциях,%.

№ признака	Популяция									Уровень значимости (G-критерий)
	Шубарагашская			Илекская			Оренбургская			
	K	N	%	K	N	%	K	N	%	
1	20	90	22,22	9	66	13,64	4	54	7,41	*
2 u	32	90	35,56	5	68	7,35	2	53	3,77	***
3	46	82	56,10	25	55	45,45	21	43	48,84	ns
4	76	83	91,57	50	56	89,29	36	45	80,00	ns
5	91	94	96,81	65	69	94,20	49	54	90,74	ns
6	43	83	51,81	29	64	45,31	27	53	50,94	ns
7	81	87	93,10	63	66	95,45	55	56	98,21	ns
8	82	103	79,61	53	73	72,60	31	58	53,45	**
9	50	93	53,76	30	72	41,67	38	58	65,52	*
10	61	95	64,21	49	63	77,78	32	56	57,14	*
11	28	84	33,33	8	65	12,31	5	55	9,09	***
12	60	85	70,59	48	69	69,57	46	55	83,64	ns
13 u	33	75	44,00	23	56	41,07	10	45	22,22	*
14	37	69	53,62	18	53	33,96	9	44	20,45	**
15	47	72	65,28	31	53	58,49	22	47	46,81	ns
16	34	66	51,52	25	52	48,08	15	46	32,61	ns
17	78	82	95,12	50	55	90,91	41	48	85,42	ns
18	51	71	71,83	35	51	68,63	29	36	80,56	ns
19	75	75	100,00	51	58	87,93	22	33	66,67	***
20	85	105	80,95	64	74	86,49	47	58	81,03	ns
21	67	104	64,42	58	71	81,69	31	54	57,41	**
22	9	97	9,28	23	70	32,86	11	52	21,15	***
23	32	101	31,68	46	72	63,89	15	58	25,86	***

*Примечание: K — суммарная частота проявления фена на обеих сторонах тела; N — число изученных сторон тела; уровни значимости межгрупповых различий: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns — различия недостоверны; u — небилатеральные признаки*

выборки, географически наиболее разобщенные, и относительно близки между собой оренбургская и илекская. Если полагать, что прямая связь поселений обоих видов должна была осуществляться вдоль поймы рек, то можно было ожидать, что различия между крайними выборками (оренбургской и шубарагашской) должны быть примерно равны сумме различий между шубарагашской и илекской, с одной стороны, и между илекской и оренбургской, с другой. Нетрудно заметить, что это равенство почти точно выполняется у обоих видов (см. табл. 6.16). Однако у рыжей полевки различия между изолированными расстоянием оренбургской и илекской популяциями почти в 1,5 раза меньше, чем между полностью изолированными шубарагашской и илекской, т.е.

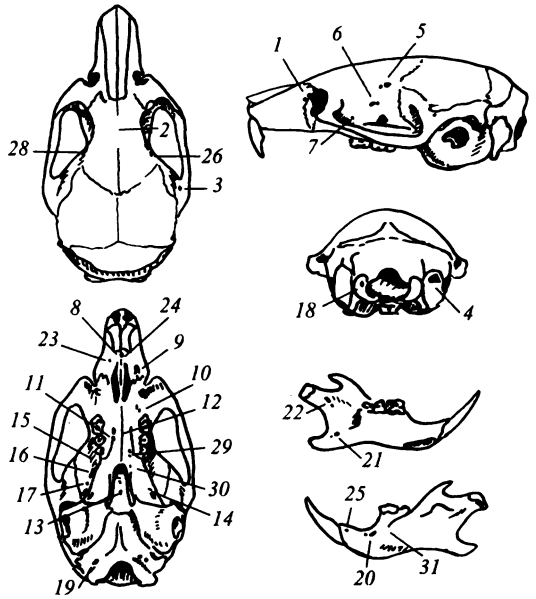


Рис. 6.11. Расположение фенов неметрических признаков на черепе малой лесной мыши Sylvaemus uralensis Pall. (Оренбургская область).

Фены: 1 – *FPodu*, 2 – *CoFr*, 3 – *FTm*, 4 – *FeMs*, 5 – *FFrdu*, 6 – *FEtdu*, 7 – *FOpac*, 8 – *FPman*, 9 – *Fopm*, 10 – *FMxdu*, 11 – *FPldu*, 12 – *FPlmi(-)*, 13 – *FBsme*, 14 – *FOvacim*, 15 – *FAlac*, 16 – *FAlbi*, 17 – *FRacan*, 18 – *FHgsi*, 19 – *FCnsu*, 20 – *FMtdu*, 21 – *FMbag*, 22 – *FMbdu*, 23 – *FPmpo*, 24 – *FPmme*, 25 – *FMtan*, 26 – *FFran*, 27 – *FMbbu*, 28 – *FFr(-)*, 29 – *FPlmidu*, 30 – *FPlpodu*, 31 – *FMbmst(-)* *(по Васильев, Шомина, 1983)*

асимметричны. Это можно связать с разрывом сплошного участка ареала рыжей полевки, который ранее существовал вдоль пойменных лесов рек Илека и Малой Хобды. Этот «канал» обмена через эстафету поколений мигрантов, соединявший ранее Шубарагашский массив леса с пойменными лесами р. Урал, был нарушен при уничтожении большей части лесов в поймах обеих рек. Как уже отмечалось ранее, при возникновении полной «островной» изоляции и нарушении потенциальной связи между викариирующими поселениями вида на сплошном участке ареала процесс диверсификации популяций усиливается. У малой лесной мыши при относительно меньшем уровне дифференцированности популяций такая асимметричность отношений между смежными популяциями практически не наблюдается.

Таблица 6.16. Фенетические дистанции (*MMD* ± *MSD*) между географически удаленными синтопными популяциями малой лесной мыши и рыжей полевки (1978 г). Правая верхняя треугольная матрица — данные по малой лесной мыши, а левая нижняя — по рыжей полевке. Расчет *MMD* проведен по формуле Смита (Berry, 1963, 1964). Все различия статистически достоверны ($p < 0{,}01$).

Популяция	1	2	3	Средняя уникальность (*MMU*)	
				малая лесная мышь	рыжая полевка
1 – шубарагашская	-	0,088 ± 0,020	0,171 ± 0,029	0,130	0,204
2 – илекская	0,156 ± 0,013	-	0,081 ± 0,019	0,085	0,137
3 – оренбургская	0,251 ± 0,036	0,117 ± 0,026	-	0,126	0,184

Можно предполагать, что меньший уровень дифференциации между популяциями малой лесной мыши связан с большей относительной подвижностью этого эвритопного вида и способностью его проникать по незначительным растительным ремизам далеко в степные районы Оренбуржья. Непреодолимый для стенотопного лесного вида рыжей полевки ландшафтно-экологический барьер может оказаться проницаемым для малой лесной мыши, толерантной к обитанию в аридных биотопах. Описанные экологические особенности сравниваемых видов вполне объясняют проявившиеся между ними различия в величине и пропорциональности фенетических межпопуляционных дистанций.

Таким образом, можно заключить, что историческое становление ареала и формирование популяционной структуры у обоих видов в Оренбургской области было непосредственно связано с пойменными лесами крупных рек, вдоль которых осуществлялись их обмен генетической информацией и прямая генетическая связь популяций через эстафету поколений. Однако для более стенотопного вида — рыжей полевки — такой обмен, по-видимому, происходил затрудненнее, чем для эвритопной лесной мыши, что объясняет и больший общий уровень фенетической дифференцировки между популяциями рыжей полевки и возрастание дистанции между полностью изолированными популяциями — шубарагашской и илекской. Зависимость между общей вагильностью вида и уровнем его внутривидовой дифференциации при сравнении синтопных, географически удаленных популяций лесной мыши и рыжей полевки в целом подтверждается и хорошо согласуется с экологической спецификой сравниваемых видов.

6.4.3. Дифференциация уральских популяций обыкновенной лисицы

Обыкновенная лисица была выбрана нами как более подвижный вид в намеченном экологическом ряду, по сравнению с грызунами (слепушонкой, рыжей полевкой и лесной мышью). Однако известно (Огнев, 1931), что лисица — это сравнительно оседлый хищник, имеющий хорошо выраженные индивидуальные охотничьи участки и по отдельным признакам проявляет клинальную географическую изменчивость (Терентьев, 1965). На территории бывшего СССР по данным С.И. Огнева, насчитывается до 17 подвидов лисицы. Такое же число крупных внутривидовых форм на той же территории он приводил (Огнев, 1950) и для многих широкораспространенных видов грызунов — основного корма лисицы: например, только у полевки-экономки им перечислены 18 подвидов. Все это предполагает высокий уровень популяционной структурированности вида и позволяет ожидать проявления заметной дифференциации между смежными популяциями. Следует заметить, что изучение внутривидовой дифференциации и популяционной структуры лисицы как промыслового вида может иметь и реальное прикладное значение.

Совместно с Е.А. Валяевой мы исследовали три большие краниологические серии сеголеток лисиц из природных популяций Свердловской, Челябинской и Оренбургской областей (материалы хранятся в Зоологическом музее Института экологии растений и животных УрО РАН). Эти выборки были сформированы д.б.н. В.Н. Павлининым в 1958–1959 гг. в ходе зоологических экспедиционных работ (большинство черепов получено от местных охотников) и полностью совпадают по сезону добычи. Выборка самцов из Оренбургской области (Халиловский район) была крайне невелика по объему, поэтому из этой популяционной группировки использованы материалы только по самкам. Дополнительно изучили близкие к современности серии черепов лисиц (материалы любезно предоставлены к.б.н. Н.С. Корытиным), добытые в конце 70-х годов XX в. в Пышминском районе Свердловской области, где были получены и материалы в конце 50-х годов. Эти выборки позволяют оценить возможный относительный масштаб хронографических популяционных различий по сравнению с географическими.

У лисицы нами было выделено 66 фенов — устойчивых дискретных состояний пороговых неметрических признаков, часть которых (19 признаков) уже была описана в работе Т. Сьевальда (Sjøvold, 1977). Расположение фенов на черепе и нижней челюсти лисицы приведено на рис. 3.10. Классификация выборок, в процессе которой определялось наличие или отсутствие той или иной вариации у особи, была выполнена Е.А. Валяевой. Анализ различий, связанных с полом, показал, что они сравнительно невелики и носят случайный, нерегулярный харак-

тер. Например, фенетическая дистанция между самками и самцами челябинских лисиц составила 0,014 ± 0,006. Напомним, что Съевольд (Sjøvold, 1977), который изучал популяции лисицы в Норвегии, посчитал возможным пренебречь небольшим возможным смещением оценок *MMD* из-за слабой связи признаков с полом. При большой «выборке» признаков, как в нашем распоряжении при анализе уральских популяций, мелкими случайными сдвигами в частотах встречаемости признаков у разных полов можно также пренебречь. Так как в возрастном отношении и по сезону сбора материал был однороден, а небольшие смещения из-за «накапливания» слабо выраженных различий по полу были невелики, то в фенетический анализ включили практически все 66 признаков. Такая большая «выборка» фенов пороговых неметрических признаков позволяет по их частотам надежно характеризовать эпигенетическую специфику сравниваемых популяций. При межпопуляционном сравнении материалы были объединены по полу, так как смещение оценок из-за различий между полами весьма невелико. Объединили и аллохронные сборы лисиц из свердловской популяции, так как масштаб различий между ними не превышал внутрипопуляционного. Результаты фенетического сравнения приведены в табл. 6.17.

Таблица 6.17. Фенетические дистанции (*MMD*) между сравниваемыми уральскими популяциями обыкновенной лисицы (выборки объединены по полу). Слева (внизу) — усредненные стандартные отклонения (*MSD*).

Популяция	Свердловская $n = 70$	Челябинская $n = 64$	Оренбургская $n = 41$	Средняя уникальность (*MMU*)
Свердловская	-	0,071	0,098	0,085
Челябинская	0,004	-	0,057	0,064
Оренбургская	0,005	0,005	-	0,078

При анализе фенетических межпопуляционных дистанций хорошо видно, что максимальные различия наблюдаются между наиболее удаленными в географическом отношении лисицами свердловской и оренбургской популяций. Меньше всего отличаются по комплексу частот фенов животные из Челябинской и Оренбургской областей. Во всех случаях различия между сравниваемыми группировками приближаются по своей величине к средним межпопуляционным, отмеченным ранее у рыжей полевки (см. раздел 5.2). Интересно, что свердловская и челябинская популяции различаются больше, чем челябинская и оренбургская, хотя смежные выборки были взяты примерно на одинаковом удалении друг от друга и почти строго лежат на трансекте с юга на север. Челябинская и оренбургская популяции были удалены даже несколько больше, чем челябинская и свердловская, но фенетические различия между ними оказались не пропорциональными их удаленности.

Относительно большая фенетическая близость оренбургских и челябинских лисиц вызвана, с нашей точки зрения, не только близостью их географического расположения, но и другими экологическими обстоятельствами. Во-первых, можно полагать, что лисица является типичным автохтонным обитателем Оренбургской и Челябинской лесостепи. Как показали наблюдения В.Н. Павлинина, ее численность здесь была достаточно высока и поддерживается на высоком уровне, несмотря на высокую интенсивность ежегодного промысла. Часто лисица охотится на серых полевок (*Microtus*), сусликов и зайцев в открытой степи, совершая большие переходы, но при этом обычно мало удаляется от основного лесного ремиза (Огнев, 1931). Во-вторых, молодые лисицы могут расселяться, проникая из одного отдельно стоящего в степи лесного массива (колки, рощи деревьев, массивы кустарников с небольшими куртинами деревьев на дне балок и др.) в другой и преодолевая при этом иногда большие пространства (Огнев, 1931). Перемешивание населения и генетический обмен между разбросанными по степи поселениями лисиц, приуроченными к островкам и узким полоскам леса, может осуществляться более интенсивно. Возможно, эти экологические обстоятельства в совокупности и приводят к большей фенетической однородности лесостепного населения лисицы Челябинской и востока Оренбургской областей. Тем не менее механизм изоляции расстоянием, по-видимому, эффективно действует и в данном случае, так как общая пропорциональность географических и фенетических дистанций между сравниваемыми выборками лисицы хорошо заметна (несмотря на некоторые отмеченные искажения).

Проведенный анализ позволяет отметить, что географические межпопуляционные различия по величине в 2–3 раза превосходят внутрипопуляционные хронографические. Общий уровень внутривидовой дифференциации лисицы, судя по удаленности сравниваемых группировок и величине их фенетического своеобразия, заметно ниже, чем это было отмечено у исследованных на таких же территориях видов грызунов: слепушонки, рыжей полевки и лесной мыши. В то же время можно заключить, что эпигенетическая диверсификация уральских популяций лисицы, маркируемая частотами фенов пороговых неметрических признаков, проявилась весьма отчетливо. Если на этот вид распространить количественные критерии, полученные при изучении в этом отношении рыжей полевки, то можно полагать, что на обследованной территории обитают, по крайней мере, три большие популяции лисицы, пространственные границы между которыми размыты. Степень генетического обмена между южными поселениями лисицы, косвенно отражаемая их большим сходством по частотам фенов, оказывается относительно более высокой в менее урбанизированной южной лесостепной части Зауралья.

6.4.4. Фенетический анализ популяционной структуры рыси на Среднем Урале

Рысь способна осуществлять длительные многокилометровые переходы (Малафеев и др., 1986). Представляло интерес оценить популяционную структуру этого вида на территории Среднего Урала, которая эквивалентна по площади тем районам Урала, где проводилось изучение других видов экологического ряда, выстроенного по степени вагильности животных. Ю.М. Малафеевым с соавт. (1986) высказано предположение о популяционном единстве населения рыси в этом регионе, основанное на анализе динамики численности вида по районам Свердловской области. Совместно с Ю.М. Малафеевым и Е.А. Валяевой мы изучали вопрос о том, представляет ли население рыси действительно единую популяцию или распадается на несколько популяционных группировок (Васильев и др., 1992 а).

Ясно, что у мелких млекопитающих в силу их низкой вагильности относительные размеры территорий, занятых популяцией, сравнительно невелики, и выборки из них легко «привязываются» к географическим точкам. Формирование выборок для крупных млекопитающих, способных перемещаться на большие расстояния, представляет более трудную задачу. Действительно, возле некоторого населенного пункта можно получить выборку, характеризующую местную популяцию полевок, но встретить лишь одну рысь. По этой причине весь краниологический материал из различных районов Среднего Урала был сознательно разделен в соответствии с местами поимок животных по административным районам на элементарные серии, которые в дальнейшем использовались для объединения в более крупные выборки, характеризующие территориальные агрегации сходных по комплексу природных условий районов. Для более объективного выявления естественных территорий со сходными физико-географическими, ландшафтно-экологическими и антропогенными параметрами нами проведен факторный анализ районов Свердловской области по 15 основным характеристикам, включающим информацию о локальной плотности населения, железных и безрельсовых дорог, относительной площади почв (горно-подзолистых, дерново-подзолистых, серых лесных, черноземов), относительной площали различных типов лесов и сельскохозяйственных угодий, балльной оценке деградации естественной растительности, среднемесячных температурах января и июля и среднегодовом количестве осадков (Васильев и др., 1992 а). Наряду с основными количественными показателями дополнительно рассчитывали усредненные данные по многолетним учетам заготовок рыси, волка и зайца-беляка из 33 районов области за период с 1950 г. по 1976 г. Элементарные серии черепов рыси были собраны далеко не во всех районах, однако факторный анализ для получения наиболее

полной картины был проведен с учетом всех районов области, исключая лишь Свердловский, где резко повышена степень урбанизации.

В ходе анализа выделилось 5 факторов, объясняющих в целом 76,3% общей дисперсии, а в факторном пространстве — 7 агрегаций районов, географически расположенных вблизи друг от друга (Васильев и др., 1992 а). Каждая такая агрегация имела сходную констелляцию природных условий внутри себя и отличалась от соседней, смежной. Элементарные серии черепов были объединены на основе этого факторного районирования в более крупные выборки в соответствии с выделенными агрегациями отдельных районов (Васильев и др., 1992 а). Итоги факторного районирования и взаимное пространственное расположение агрегаций административных районов с относительно сходными природными условиями приведены на рис. 6.12. Видно, что агрегации сходных по комплексу условий районов хорошо согласуются с границами лесорастительных группировок, выделенных для Свердловской области Б.Н. Колесниковым и В.Н. Прокаевым (1965). Сборные пространственные выборки рыси получили условное наименование с учетом их положения на карте по сторонам света (см. рис. 6.12). Исходно различные комплексы природных условий по выделившимся агрегациям территориально близких районов повышают вероятность выявления естественной структурированности населения рыси в этом регионе.

Встречаемость фенов неметрических признаков черепа по всем сформированным выборкам приведена в табл. 6.18, а схема расположения фенов на черепе и нижней челюсти рыси — на рис. 6.13. Частоты встречаемости фенов многих признаков существенно варьируют по выделенным группировкам. Детальное описание изменения их частот в пространственном отношении приведено в нашей работе (Васильев и др., 1992 а). Обращает на себя внимание то, что частоты фенов в смежных соседних выборках иногда довольно близки и как бы маркируют сходство этих выборок по данным признакам. Однако для разных признаков картина изменения частот фенов между выборками, как правило, неодинакова.

Для оценки различий между выборками рыси по всему комплексу фенов неметрических признаков черепа был проведен расчет фенетических дистанций. Как видно из табл. 6.19, крайняя северо-западная выборка (*I*) существенно отличается от крайних юго-западной (*IV*) и восточной (*VII*), которые между собой различаются в значительно меньшей степени. С другой стороны, северо-западная выборка (*I*) наиболее фенетически близка к смежной северо-восточной (*II*) и территориально соседствующей с ней — юго-восточной (*VI*). Фенетические дистанции между этими тремя выборками крайне малы и статистически недостоверны. При этом западная выборка (*III*) близка к северо-восточной (*II*), но существенно отличается от смежной северо-западной

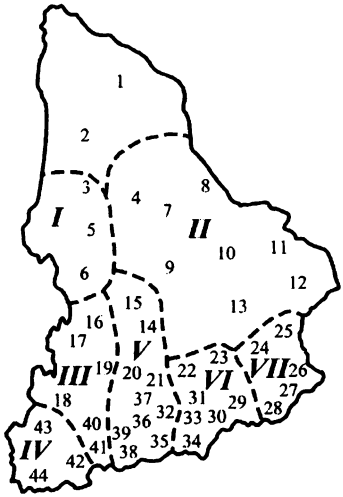


Рис. 6.12. Схема расположения административных районов (1–44) на карте Свердловской области. Штриховой линией показаны агрегации сходных по природным условиям районов (районирование основано на результатах факторного анализа).

Сборные выборки рыси: I – *северо-западная;* II – *северо-восточная;* III – *западная;* IV –*юго-западная;* V – *южная;* VI – *юго-восточная;* VII – *восточная*

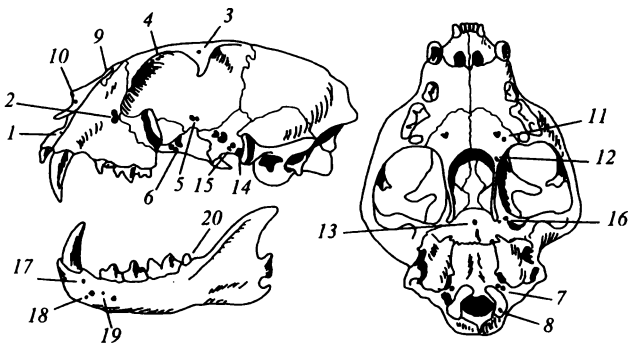


Рис. 6.13. Схема расположения фенов неметрических признаков на черепе и нижней челюсти рыси (по Васильев и др., 1992).

Фены: 1 – *FPman,* 2 – *FIodu,* 3 – *FSo,* 4 – *FFrdu,* 5 – *FEtdu,* 6 – *FPlladu,* 7 – *FHgdu,* 8 – *FCndu,* 9 – *FNspo,* 10 – *FNsan,* 11 – *FPldu,* 12 – *FPlmi,* 13 – *FBsme,* 14 – *FOvacan,* 15 – *FRac,* 16 – *FAsac,* 17 – *FRdu,* 18 – *FMtandu,* 19 – *FMtim,* 20 – M_2

Таблица 6.18. Встречаемость фенов неметрических пороговых признаков черепа рыси в выборках, сформированных на основе факторного анализа,%.

№ признака	Выборка						
	I $n = 36$	II $n = 74$	III $n = 161$	IV $n = 60$	V $n = 86$	VI $n = 147$	VII $n = 237$
1	97,1	93,1	95,4	94,9	96,4	93,0	93,5
2	11,1	5,5	3,8	0,0	2,4	5,5	3,4
3	37,9	32,9	22,0	37,0	36,3	32,8	26,3
4	27,3	24,6	18,8	45,8	23,2	27,6	36,8
5	8,3	20,0	16,1	17,2	9,5	18,5	26,9
6	17,1	23,3	16,4	25,4	32,1	28,1	22,5
7	0,0	8,9	3,2	1,9	4,9	4,6	7,4
8	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,5
9	36,7	54,3	53,6	57,4	52,6	49,7	45,6
10	23,3	20,3	22,5	37,3	18,9	32,1	27,7
11	82,4	75,3	69,2	63,3	63,9	74,3	73,6
12	50,0	47,3	51,3	45,8	59,3	61,7	52,4
13	14,7	20,8	21,7	25,9	13,3	19,9	20,4
14	70,6	54,9	63,3	58,2	60,5	70,1	63,0
15	0,0	1,4	1,9	5,3	2,3	2,1	4,3
16	23,5	37,7	54,1	40,0	57,8	46,9	60,5
17	45,5	43,1	46,8	41,7	46,4	46,2	50,0
18	20,6	18,1	8,4	3,8	11,6	22,1	18,5
19	17, 1	9,7	18,1	25,5	21,2	24,8	26,0
20	32,4	11,1	14,7	10,9	22,4	11,0	13,9

Примечание: I–VII — выборки, полученные из территориальных выделов с такими же номерами, которые приведены на рис. 6.12

Таблица 6.19. Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками рыси по комплексу фенов неметрических пороговых признаков черепа.

Выборка	I	II	III	IV	V	VI	VII	*MMU*
I	-	0,015*	0,031	0,054	0,028	0,020*	0,051	0,033
II	0,014	-	0,006*	0,025	0,014*	0,006*	0,016	0,014
III	0,012	0,007	-	0,022	0,005*	0,015	0,016	0 016
IV	0,015	0,010	0,008	-	0,024	0,023	0,023	0,029
V	0,013	0,008	0,006	0,010	-	0,011*	0,019	0,017
VI	0,012	0,007	0,004	0,008	0,006	-	0,005*	0,013
VII	0,011	0,006	0,004	0,007	0,005	0,004	-	0,022

*Примечание: Слева внизу — значения среднеквадратических отклонений — MSD; * –различия статистически недостоверны; MMU — средняя уникальность выборки.*

(*I*). Полученные результаты говорят об относительно большей фенетической близости северной и юго-восточной частей населения рыси в пределах области. Об этом свидетельствуют и значения средней уникальности выборок. Создается общее впечатление, что по малонаселенным лесистым северо-восточным районам осуществляется более значительный обмен особями между северной и южной частью региона, чем по западным горным и освоенным человеком районам области. Центральные и южные группировки также проявляют большое фенетическое сходство друг с другом, что косвенно может указывать на интенсивную генетическую связь между центральными и, особенно, южными группировками. Однако для получения более точных оценок необходимо проведение прямых наблюдений, включая и мечение животных. Относительно большее сходство центральных и наибольшее своеобразие крайних выборок убедительно свидетельствуют о структурированности населения рыси в пределах региона, что можно объяснить, на наш взгляд, только некоторым давлением изоляции расстоянием, а также указывает на тесную взаимосвязь анализируемых частей населения рыси.

Следует особо подчеркнуть, что общий уровень фенетических различий (включая максимальные) существенно ниже эмпирически выявленного уровня межпопуляционных различий, типичных для разных видов животных (0,070). Показательны в этом отношении величины средней уникальности выборок рыси, варьирующие от 0,013 до 0,033. Такой уровень фенетических различий характерен для смежных поселений в пределах одной популяции в разные годы (см. табл. 6.4). На основании этого мы можем сделать вывод о том, что население рыси Свердловской области представляет собой единую, но пространственно структурированную популяцию, крайние поселения которой в фенетическом, а следовательно, и в эпигенетическом отношении более своеобразны, чем центральные.

Норвежскими исследователями был проведен фенетический анализ скандинавской популяции рыси по комплексу фенов неметрических признаков черепа (Wiig, Andersen, 1988). На сравнительно большой серии (100 экз.) рысей разного возраста были изучены встречаемость фенов и их разнообразие. Всего описано 53 признака. Это позволило нам с помощью рисунков и детальных анатомических описаний фенов, приведенных в данной работе, провести надежную идентификацию для 15 признаков, использованных в нашем исследовании. Некоторые признаки не были встречены норвежскими исследователями, а часть из них трудно поддается идентификации и не была включена нами в анализ. Представляло интерес сравнить в фенетическом отношении скандинавских и уральских рысей. Расчеты проведены нами на объединенной выборке рысей из Свердловской области и скандинавской выборке животных того же возраста. Фенетическая дистанция между этими двумя удаленными популяциями соста-

вила 0,318 ± 0,003, т.е. на порядок больше, чем средние величины фенетических дистанций при сравнении внутрипопуляционных группировок рыси в пределах Свердловской области, и близка к подвидовым различиям (см. табл. 6.4). Следует подчеркнуть, что проведенная нами оценка, безусловно, носит предварительный характер и может быть уточнена лишь при непосредственной работе со скандинавской коллекцией черепов рыси, однако даже такой «заочный» анализ материала показывает, что скандинавские и уральские рыси существенно отличаются друг от друга в фенетическом отношении.

6.4.5. Оценка уровня внутривидовой дифференциации в экологическом ряду видов, ранжированных по степени вагильности

Ранее нами было установлено, что обратная количественная связь между степенью общей вагильности животных и уровнем внутривидовой дифференциации сильно зависит от экологических особенностей видов. Для сопоставимости оценки уровня фенетической дифференциации по разным видам, включенным в сравнение, были вычислены индексы популяционной дифференцированности (*IPD* — *index of population differentiation*), представляющие собой средние значения фенетических дистанций (*MMD*) в пересчете на 100 км относительно сплошного участка ареала. Величина *MMD*, равная 0,001, была принята в качестве условной единицы, которой дали название *1 берри* (по имени английского зоолога Р. Берри). Поэтому индекс *IPD* может быть выражен в берри на 100 км. Для сравнимости были взяты *MMD*, рассчитанные по формуле Смита, так как результаты, полученные ранее другими авторами, и многие наши собственные оценки были выполнены этим способом. *MMD* — средняя величина фенетических различий, приходящихся на признак, не зависит от их числа при достаточной большой «выборке» признаков (в наших сравнениях число признаков у каждого изученного вида составляет не менее 20). При расчетах использовали отношение суммы значений *MMD* между всеми сравниваемыми парами выборок по отношению к их суммарной взаимной географической удаленности в пересчете на 100 км для конкретного вида.

Результаты расчетов в логарифмическом масштабе приведены на рис. 6.14. Видно, что средний уровень *IPD* в пересчете на 100 км резко различается у всех сравниваемых форм и в целом укладывается в ожидаемую схему. Хорошо заметна обратная зависимость этого показателя от ранга подвижности животных: величины *IPD* колеблются от 10 берри у рыси до 84 берри у рыжей полевки. У хищников лисицы и рыси эти величины близки, но у лисицы, как относительно более оседлой формы, *IPD* чуть выше (0,017 или 17 берри). Соответственно малая лесная мышь занимает по *IPD* промежуточное положение между рыжей

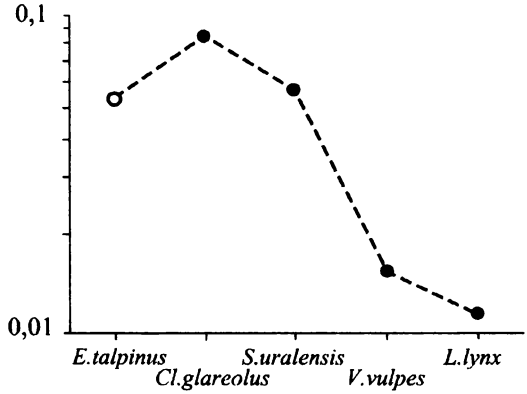


Рис. 6.14. Изменение значений индекса средней фенетической дифференцированности популяций (IPD) в пересчете на 100 км в экологическом ряду видов, ранжированных по степени вагильности и миграционной способности

полевкой и лисицей, смещаясь к первой. Исключение из общего правила составляет слепушонка. При ее низкой подвижности в сравнении с другими видами можно было бы ожидать резкого повышения фенетической дифференциации между локальными популяциями вида, но этого не наблюдается. Величина показателя *IPD* у слепушонки составляет 44 берри, т.е. даже несколько меньше, чем у малой лесной мыши. Следовательно, несмотря на чрезвычайно низкую вагильность и тесную связь морфометрических характеристик фенооблика с аутэкологическими условиями обитания (Васильев и др., 1992 б), у слепушонки не происходит усиления внутривидовой дифференциации по сравнению с более подвижными видами. Ранее мы выявили (Васильев и др., 1977) адаптивную связь величины прогнатизма резцов слепушонки («угла атаки» резцов при рытье) с механической плотностью грунта в разных популяциях. Более строго с использованием методов геометрической морфометрии это было показано у слепушонки нашим аспирантом Н.В. Синевой (2003 а, б).

Таким образом, при общей лабильности фенооблика, выраженной по морфометрическим признакам, эпигенетическая система слепушонки оказывается весьма устойчивой и консервативной на большей части ареала, причем в центральной части ареала эта устойчивость выражена сильнее, чем в северной маргинальной. Напомним, что хронографические различия в кувандыкской популяции на юге Зауралья были выражены в несколько раз слабее, чем в кунашакской на севере. Лишь сочетание краевого положения в ареале с очень вероятным хроническим воздействием повышенного радиоактивного фона местообитаний

(например, в кунашакской и, особенно, в каргапольской популяциях, расположенных на территории, подвергшейся воздействию ВУРСа и, возможно, загрязненной радионуклидами р. Течи), по-видимому, приводит к резким изменениям и нарушениям в расстановке эпигенетических порогов, что сказывается в изменении частот фенов. Можно полагать, что консервативность эпигенетической системы, на основе которой развертывается морфогенез слепушонки, при адаптивной лабильности ее фенооблика (изменчивость морфометрических признаков) связана не только с высоким постоянством экологической среды и возможностью регулирования микроклиматических условий в системе подземных коммуникаций. Необходимость поддержания стабильности развития может быть обусловлена еще и жесткими экологическими требованиями, которые накладывает подземный образ жизни на морфогенез животных. Возможно, что у слепушонки имеются особые эпигенетические и генетические механизмы поддержания гомеореза, обеспечивающие такой высокий общий уровень стабильности системы развития на большей части ареала.

Таким образом, в экологическом ряду видов на общем фоне сохранения обратной зависимости уровня внутривидовой дифференциации от степени вагильности животных слепушонка отличается непропорционально высокой стабильностью эпигенетической системы, генетические механизмы поддержания которой пока не ясны. Общей причиной такого уклонения следует считать специфические особенностей ее экологии, обусловленные подземным образом жизни.

В качестве аргумента в пользу высказанного нами предположения о корреляции дифференциации и вагильности можно привести хорошо известный в литературе пример повышенной стабильности генома гепарда (*Acinonix jubatus*), который среди млекопитающих максимально подвижен. Геном гепарда почти на всем протяжении его ареала в Передней Азии и Африке высоко стабилен, мономорфен и почти неизменен (Kieser, Groenveld, 1991). До сих пор неизвестны генетические и экологические механизмы, приводящие к поддержанию такой стабильности.

В заключение рассмотрим пример, связанный с фенетическим анализом внутривидовой дифференциации человека на основе данных, приведенных в работе Ю.Г. Рычкова и А.А. Мовсесян (1972), посвященной изучению аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения. Так как расчеты в ней были проведены по ошибочной формуле (см. раздел 1.8), мы вынуждены были провести повторный стандартный расчет, принятый нами и большинством других исследований в последнее время, используя формулу Смита с угловым преобразованием частот $\Theta = arcsin\ (1-2p)$ (Sjøvold, 1977). Выбрав восемь выборок, по которым в данной работе приводился полный набор частот встречаемости фенов по 26 фенам неметрических

пороговых признаков черепа, в расчеты мы включили данные по следующим группам монголоидов Сибири: эскимосы юго-восточные (80 черепов), чукчи береговые и оленные (54), алеуты с Алеутских островов (50), айны (45), ульчи (57), негидальцы (34), тунгусы оленные (25), буряты забайкальские (200). Так как авторы опирались на аналогичные исследования Грюнеберга и Берри, то технология учета и выделения неметрических признаков хорошо соответствовала той, которая была принята в нашей работе. Это позволяет говорить о хорошей потенциальной сопоставимости полученных нами ранее результатов с вычисленными по материалалм Ю.Г. Рычкова и А.А. Мовсесян оценками *MMD*-дистанций между популяциями монголоидов Сибири.

Фенетические дистанции между сравниваемыми группами монголоидов Сибири приведены в табл. 6.20. Хорошо видно, что уровень эпигенетических различий между разными группами монголоидов Сибири, характеризуемый фенетическими дистанциями по частотам фенов неметрических признаков черепа, как правило, приближается к известному среднему уровню межпопуляционных различий, а часто и превышает его. Об этом свидетельствует и величина средней уникальности *MMU*. Интересно, что фенетические различия между эскимосами и чукчами, разделенными приблизительно 100 км Берингова пролива, крайне малы (0,007), что не превосходит обычных внутрипопуляционных различий между относительно изолированными смежными поселениями в одной и той же популяции (см. табл. 6.4). Отсюда можно заключить, что в эпигенетическом отношении эскимосы и чукчи, по-видимому, являются представителями исходно генетически единой популяции. Рёзко уклоняется группа айнов, населяющих север о. Хоккайдо. По словам Ю.Г. Рычкова и А.А. Мовсесян, происхождение этой обособленной группы монголоидов до сих пор служит предметом споров. Своеобразие этой группы соответствует уровню резко дифференцированных популяций (Васильев, 1996; Васильев и др., 2000). Максимален для этой группы и показатель уникальности (см. табл. 6.20). В значительной мере уникальна и группа тунгусов оленных из Красноярского края.

После процедуры многомерного неметрического шкалирования был проведен анализ главных координат (рис. 6.15). Знак всех собственных векторов групп вдоль первой главной оси был изменен на противоположный. Центроиды групп при этом разместились в пространстве первых двух главных координат в некотором соответствии с их географическим положением. Наиболее резко различаются в фенетическом, а следовательно, и эпигенетическом отношении айны и тунгусы, которые в значительной степени удалены друг от друга географически.

Построение графа минимальных дистанций, вычисленного в программе MST NTSYS-pc, позволило соединить между собой наиболее близкие в эпигенетическом отношении группы монголоидов (рис. 6.15). В центре графа

Таблица 6.20. Фенетические дистанции (*MMD*) между монголоидными группами Сибири и Северной Азии (вычислены по Рычков, Мовсесян, 1972); средние стандартные отклонения (*MSD*) не приведены

Группа	Чукчи	Алеуты	Айны	Негидальцы	Ульчи	Тунгусы	Буряты	MMU
Эскимосы	0,007	0,035	0,121	0,050	0,045	0,097	0,061	0,059
Чукчи	-	0,073	0,095	0,047	0,050	0,135	0,057	0,066
Алеуты		-	0,161	0,062	0,089	0,081	0,045	0,078
Айны			-	0,079	0,092	0,181	0,117	0,121
Негидальцы				-	0,072	0,074	0,042	0,061
Ульчи					-	0,085	0,060	0,070
Тунгусы						-	0,046	0,100
Буряты							-	0,061

расположились негидальцы (жители верховий рек Амура и Амгуни) и связанные с ними эпигенетически буряты забайкальские, у которых самые низкие уровни фенетической уникальности (см. табл. 6.20). Буряты Забайкалья оказываются эпигенетически связанными с тунгусами оленными из Красноярского края. Негидальцы, занимающие промежуточное положение, с одной стороны, связаны еще и с самостоятельной группой близких в эпигенетическом отношении арктических монголоидов (эскимосы, чукчи, алеуты), а с другой, относительно близки к ульчам, населяющим низовья р. Амура. Айны, как уже отмечалось, занимают обособленное положение, но, по-видимому, эпигенетически больше всего связаны с ульчами, которые и в географическом отношении к ним ближе всех остальных групп. В целом результаты, полученные на одном и том же материале разными методами, очень хорошо согласуются. Возможно, что наша схема минимальных эпигенетических связей между группами монголоидов Сибири несколько дополнит выводы из работы Ю.Г. Рычкова и А.А. Мовсесян (1972), на основе которой были выполнены эти расчеты. Величины фенетической дифференциации между разными группами аборигенных монголоидов Сибири близки к межпопуляционным, однако некоторые из них, например чукчи и эскимосы, являются, скорее всего, биологически единой популяцией.

Показатель средней дифференциации популяций (*IPD*) в пересчете на 100 км для популяций человека как биологического вида в среднем составляет 2,5 берри. Следовательно, человек, обладающий максимальным уровнем вагильности, замыкает по значениям индекса *IPD* экологический ряд видов, обладая крайне низкой величиной эпигенетического внутривидового разнообразия и, соответственно, очень высокими межгрупповым сходством и однородностью эпигенетической системы, что вполне соответствует нашим выводам, сделанным ранее.

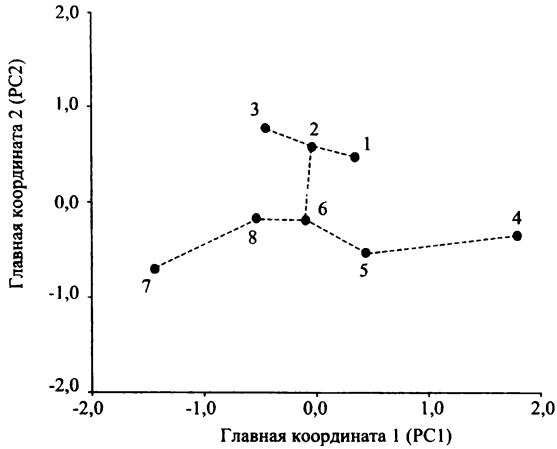


Рис. 6.15. Анализ межгрупповых фенетических различий монголоидов Сибири методом главных координат (PC1, PC2) на основе данных, вычисленных по Рычков, Мовсесян, 1972.

Сравниваемые группы монголоидов Сибири: 1 – эскимосы юго-восточные, 2 – чукчи береговые и оленные, 3 – алеуты с Алеутских островов, 4 – айны (север о-ва Хоккайдо), 5 – ульчи (низовья р. Амур), 6 – негидальцы (верховья р. Амур и р. Амгунь), 7 – тунгусы оленные (Красноярский край), 8 – буряты забайкальские; пунктирные линии – дендрит минимальных связей

Таким образом, на примере млекопитающих показано, что фенетический анализ внутривидовой дифференциации позволяет выявлять популяционную структуру и оценивать популяционную организацию вида, устанавливать микрофилогенетические связи и отношения внутривидовых таксонов, восстанавливать естественно-исторический генезис популяционной структуры видов. С использованием фенетического анализа количественно доказано, что влияние изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций на сплошном участке ареале может быть сопоставимо по эффективности с действием полной изоляции и установлена корреляция уровня внутривидовой дифференциации с миграционной способностью видов в экологическом ряду форм, ранжированных по степени вагильности. Поэтому изоляцию расстоянием можно считать полноправной и, скорее всего, основной формой пространственной изоляции при построении теории географического формообразования. Разработанная методология фенетического анализа может быть использована при решении конкретных популяционно-экологических, эволюционно-экологических и таксономических проблем, связанных с анализом рецентных и, возможно, анцестральных ископаемых популяций.

Глава 7

РОЛЬ ФЕНЕТИКИ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ: ИЗУЧЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВНУТРИ ПОПУЛЯЦИИ

Популяционно-морфологические исследования, так же как и фенетические, обычно нацелены на решение задач популяционной биологии (Яблоков, 1987) и эволюционной экологии (Шварц, 1980), включая анализ проблем внутривидовой дифференциации, микроэволюции и таксономии (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Ищенко, 1978; Новоженов, 1980; Яблоков, Ларина, 1985; Изюмов, Кожара, Касьянов, 1986; Мина, 1986; Соболевский, 1988; Васильев, Большаков, 1994; Глубоковский, 1995; Васильев, Васильева, Большаков, 2000; Монахов, 2002; Васильев и др., 2004; и др.). В то же время при исследовании внутрипопуляционных группировок, т.е. при решении проблем собственно популяционной экологии, фенетический анализ часто выполняет роль вспомогательного популяционно-генетического инструмента (Яблоков, 1980). В частности, известны успешные попытки использования фенетических подходов при маркировании фенами отдельных внутрипопуляционных группировок и практическом выявлении биохорологической иерархии популяций (Баранов, 1978; 1982, 1988; Турутина, 1982; Яблоков и др., 1981 а, б, в; Яблоков, Ларина, 1985; Еремина, 1988; Evans, Yablokov, 2004; и др.). Главный интерес в этом случае заключается в использовании фенов как косвенных «генетических маркеров» тех или иных внутрипопуляционных объектов.

Такая популяционно-генетическая нацеленность фенетики была особенно важна на первом этапе ее становления, когда каждое исследование с использованием фенов-маркеров одновременно было апробацией возможностей метода. Сегодня необходимость в такой постоянной апробации выражена

в меньшей степени, так же как и возможность генетической интерпретации фенетических различий давно экспериментально доказана и не требует строгой аргументации (Grüneberg, 1963; Berry, Searle, 1963; Hartman, 1980 и др.). Однако, как уже говорилось выше, ввиду сравнительной молодости фенетики такие доказательства до сих пор нелишни.

В то же время фенетические исследования, имеющие популяционно-экологическую, а не только популяционно-генетическую, нацеленность (стремление использовать фены в качестве маркеров генетического состава популяции), в настоящее время еще мало распространены. Видимо для успешного дальнейшего развития фенетики важно сочетание, а не искусственное противопоставление ее редукционистких и композиционистских тенденций, которые, как мы ранее не раз подчеркивали, на самом деле хорошо согласуются между собой на основе эпигенетических представлений М.А. Шишкина (1984 а, б, 1988) и П. Олберча (Alberch, 1980, 1982).

Концепция эпигенетической изменчивости позволяет иначе взглянуть на использование фенетическмх методов исследования при попытке решать сугубо популяционно-экологические задачи. Многие внутрипопуляционные функциональные группы, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность популяции, с этих позиций могут рассматриваться как проявление альтернативных путей развития (креодов Уоддингтона), которые приводят к проявлению определенной фенотипической изменчивости (в смысле Ч. Дарвина). Поиск таких «определенных» путей индивидуального развития в популяции и выявление их связи с функциями по поддержанию популяции как надорганизменной системы наполняет новым смыслом изучение внутрипопуляционного фенотипического разнообразия. Дальнейшее понимание адаптационной роли тех или иных внутрипопуляционных модусов развития, приводящих к формированию определенных структурно-функциональных групп в популяции, позволит приблизиться к выявлению развитийных механизмов эволюции.

С этих позиций становится понятной каузальная связь между преобразованием эпигенетической системы популяции и адаптивными изменениями внутрипопуляционных структурно-функциональных групп (возрастные группы, отличающиеся скоростью созревания и развития, мигранты и резиденты, K- и r-стратеги и др.). Изменение функционирования популяции потребует адекватных перестроек в системе индивидуального развития (эпигенетической системе), что выразится в первую очередь в изменении фенотипического разнообразия популяции и может привести к эволюционным новациям, т.е. в полном смысле слова к диверсификации. С другой стороны, вынужденные изменения в эпигенетической системе непосредственно отразятся на функционировании внутрипопуляционных структур и их роли в динамике популяции и, следовательно, в ее эволюционной судьбе.

Таким образом, эволюционно-экологические взгляды на популяцию, опирающиеся на экологические механизмы эволюционного процесса (Шварц, 1980), в этом понимании приобретают новое развитие и аргументацию. Все сказанное позволяет надеяться, что использование фенетического подхода при изучении строго популяционно-экологических проблем может способствовать дальнейшему развитию популяционной и эволюционной экологии.

В этой связи нами были предприняты попытки использовать фенетические методы для исследования конкретных задач популяционной экологии, касающихся изучения фунциональной роли отдельных внутрипопуляционных групп: мигрантов и оседлых животных (Васильев и др., 1996); обитателей контрастных биотопов и экотона между ними (Banach et al., 1995 а, б); толерантных к паразитарной инвазии и устойчивых к ней (Галактионов и др.,1991); сезонных генераций; фаз популяционного цикла динамики численности; окрасочных морф, обладающих физиологической спецификой (Васильев и др., 1992 б; Васильев, Лобанова, 2002), а также демографических групп животных, избирательно отлавливаемых хищником (Хиревич, Васильев, Шепель, 2001, 2002).

7.1. Сравнение мигрирующих и оседлых особей в популяции по комплексу фенов неметрических черепных признаков

Исследование биологических особенностей мигрирующих и оседлых животных представляет особую важность при изучении механизмов пространственной дисперсии мелких млекопитающих (Stenseth,1983; Lidicker, 1985). Сложность идентификации мигрирующих и оседлых животных в популяции обычно затрудняет проведение подобных работ. В последнее время предложен подход, основанный на методе многосуточного отлова, позволяющий анализировать не только обилие оседлых и мигрирующих животных, но и, используя динамику их соотношения в последовательных уловах, различные биологические характеристики этих категорий особей (Бердюгин, 1983; Лукьянов, 1988; Щипанов, 1990; Lukyanov, 1994).

О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой (1997) после идентификации мигрирующих и оседлых животных в модельной популяции рыжей полевки было установлено, что среди мигрантов преобладают молодые зверьки, однако мигранты в целом характеризуются более ранним половым созреванием. По комплексу морфофизиологических показателей оседлые особи больше соответствуют критериям К-стратегов, а мигранты — r-стратегов. При этом вопрос о природе фенотипических различий мигрирующих и оседлых особей остался открытым.

Использование фенетических методов анализа позволяет оценить степень эпигенетических различий между этими классами особей в популяции и определить меру развитийных различий между ними. В свою очередь мера дифференциации самой организации индивидуального развития, маркируемая частотами фенов неметрических признаков, позволит косвенно судить о том, какова величина генетически обусловленных различий между мигрирующими и оседлыми животными в популяции. Нами совместно с О.А. Лукьяновым, Л.Е. Лукьяновой и И.А. Васильевой (Васильев и др., 1996) была предпринята попытка на заранее идентифицированных категориях мигрирующих и оседлых животных использовать фенетический подход для решения этой задачи. Использовали 219 черепов рыжей полевки из Висимского заповедника (Средний Урал), отлов которых проводился О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой в июле 1992 г. в пихтово-еловом лесу в течение 10 суток линией из 160 ловушек, расставленных с интервалом 10 м. Важно отметить, что в этом сезоне из-за повышенного выпадения осадков была затоплена значительная часть пригодных для рыжей полевки местообитаний, и их емкость, несмотря на средний уровень обилия животных (23 особей на 100 ловушко-суток), была насыщенной.

Мигрирующие и оседлые особи были идентифицированы с помощью метода многосуточного безвозвратного изъятия на основе эффекта стабилизации последовательных уловов с использованием модифицированной О.А. Лукьяновым процедуры Н.А. Щипанова (1990). Метод предусматривает построение графика суточных уловов. Факт снижения величины последовательных суточных уловов указывает на наличие оседлых особей в зоне облова, а ее стабилизация — на присутствие на данной территории мигрирующих зверьков с других участков. Таким образом, после периода полного изъятия оседлого населения в дальнейшей выборке теоретически будут преобладать мигрирующие особи (в идеале до 100%), а в выборке, накопленной до начала стабилизации суточных уловов, должны существенно преобладать оседлые зверьки. Это обстоятельство позволяет провести сравнение биологических характеристик мигрирующих и оседлых животных, так как в выборках с преобладанием данных категорий животных средние статистические оценки соответственно смещены в пользу мигрантов или резидентов. Математическая основа расчетов и детали методики изложены в специальной публикации (Лукьянов, Лукьянова, 1997). Важно отметить, что момент стабилизации последовательных уловов в данной популяции был достигнут на 7-е сутки. Таким образом, начиная с седьмого улова, судя по результатам расчетов, проведенных О.А. Лукьяновым, отлавливались лишь мигрирующие особи. На основе этой группы в дальнейшем были проанализированы свойства мигрирующих особей. В выборке, накопленной за первые шесть суток, преобладают оседлые особи, доля которых по расчетам составляет около 67%. Поэтому можно по-

лагать, что средние статистические оценки в данной выборке будут типичными для оседлых животных.

Необходимо подчеркнуть, что специально для увеличения возможностей разрешения метода относительный возраст полевок определяли в соответствии с рекомендациями Г.В. Оленева (1989). Выделено семь условных возрастных классов полевок по степени развитости корней второго верхнего коренного зуба: 1–6-й классы — сеголетки в возрасте 1–3 мес., 7-й — перезимовавшие животные. Сеголетки в свою очередь разделены на две группы: juvenis (1–3 классы) и subadultus (4–5 классы). Единственный взрослый сеголеток 6 возрастного класса формально был нами причислен к группе subadultus.

Фенетический анализ в данном случае исходно проведен по 29 фенам неметрических признаков черепа рыжей полевки (см. рис. 3.13). В целях повышения надежности фенетических оценок и исключения их возможных смещений при сравнении выборок с преобладанием мигрирующих и оседлых особей проведен предварительный анализ связи встречаемости признаков с полом, возрастом, размерами и друг с другом с последующей выбраковкой признаков, проявивших зависимость от этих факторов. Анализ показал, что с полом проявили значимую связь шесть признаков: 1, 2, 19, 21, 26 и 28 (см. рис. 3.13). После их исключения данные по самцам и самкам были объединены в единую совокупность. Связь встречаемости признаков с возрастом оценивали при попарном сравнении животных двух возрастных групп сеголеток: juvenis (возрастные классы 1--3) и subadultus (возрастные классы 4–6) и группы перезимовавших животных — adultus (возрастной класс 7). Между группами сеголеток существенные различия выявлены только по трем признакам: 2, 4 и 29. После их исключения обе группы сеголеток были объединены в общую выборку. Перезимовавшие зверьки, напротив, по значительному числу признаков (1, 2, 4–8, 11, 13, 15, 19, 22, 28, 30) отличались от сеголеток juvenis или subadultus, поэтому в дальнейшем сеголетки и перезимовавшие особи анализировались как отдельные самостоятельные выборки. Значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между наличием фенов и размерами (длиной) тела особей выявлены по семи признакам: 1, 4, 5, 15, 21, 22, 28. Часть из этих признаков уже была удалена из-за связи с полом или возрастом, а три (5, 15 и 22,) по-видимому, отражают специфику, связанную исключительно с ростом животных. О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой (1997) показано, что оседлые сеголетки в отличие от мигрирующих характеризуются большими размерами тела и скоростью роста. Следовательно, указанные три признака могут быть диагностическими при сравнении мигрирующих и оседлых зверьков и должны быть использованы в дальнейшем анализе.

Вычисление коэффициентов корреляции Спирмена между всеми парами неметрических признаков проведено на группе сеголеток с целью исключения

дублирования информации. Число слабых, но статистически значимых корреляций не превысило уровня 5%. По этой причине ни один из 12 признаков, между которыми выявлены слабые корреляции (0,10–0,18), не исключен из дальнейшего анализа. Лишь между признаками 18 и 19 обнаружена средняя по значению отрицательная связь (r = -0,429; p < 0,001), однако признак 19 был удален на предыдущих этапах, поэтому данная корреляция не влияет на итоговые результаты. Признак 12, обнаруженный лишь у одной особи, был исключен из дальнейшего анализа из-за своей редкости. Таким образом, после предварительного этапа количество используемых для дальнейшего анализа признаков сократилось с 30 до 21. При этом следует отметить, что для этих признаков не обнаружено проявлений направленной асимметрии. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков особей из смешанной выборки с преобладанием оседлых особей и выборки мигрантов в группах сеголеток и перезимовавших приведены в табл. 7.1. Множественное сравнение всех четырех групп (G-критерий) выявило достоверные различия между ними по 12 признакам из 21.

В выборке, накопленной с 7-е по 10-е сутки отлова, как уже отмечалось выше, мигранты составляют приблизительно 100%. Поэтому эти данные использованы для оценивания теоретических частот фенов у оседлых животных из смешанной выборки, накопленных за первые шесть суток отлова. Согласно расчетам, доля мигрантов в смешанной выборке составляет p = 0,328. Это позволяет приблизительно оценить относительную частоту фенов у оседлых животных по формуле (Бердюгин, 1983): $Pr = (Pt - p \cdot Pm)/(1 - p)$, где Pr — оцениваемая частость фена у «собственно» оседлых животных; Pt — частость фена в смешанной выборке; Pm — частость фена у мигрантов, отловленных с 7-е по 10-е сутки; p — доля мигрантов в смешанной выборке. Теоретическая встречаемость фенов у оседлых сеголеток рыжей полевки приведена в табл. 7.2.

Расчет фенетических дистанций (MMD) между парами сравниваемых групп в большинстве случаев выявил достоверные различия (табл. 7.3). Обнаружены достоверные различия по частотам фенов неметрических признаков между смешанной выборкой с преобладанием оседлых и выборкой мигрирующих сеголеток (MMD = 0,0307 ± 0,0056; p < 0,01). Различия между аналогичными выборками перезимовавших особей примерно того же порядка, хотя из-за малочисленности группы мигрантов в данном случае они не могут быть подтверждены статистически. Наибольшие различия наблюдаются в целом между сеголетками и перезимовавшими животными.

Фенетические дистанции между мигрирующими и теоретически вычисленными данными по частотам встречаемости фенов для группы оседлых сеголеток также статистически достоверны и значительно больше (MMD = 0,0833 ± 0,0063), чем при сравнении группы мигрирующих сеголеток со смешанной выборкой, в которой преобладают оседлые сеголетки. Именно эти оценки пред-

Таблица 7.1. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков рыжей полевки из смешанной выборки с преобладанием оседлых особей и выборки «мигрантов» разных возрастных групп (Средний Урал, 1992 г.),%

№ призн-ака	Сеголетки				Перезимовавшие				Уровень значим. (G-крит.)
	Смесь		"Мигранты"		Смесь		"Мигранты"		
	K/N	%	*K/N*	%	*K/N*	%	*K/N*	%	
3	48/263	18,25	8/74	10,81	10/83	12,05	1/8	12,50	ns
5	160/264	60,61	44/76	57,89	24/84	28,57	0/8	0,00	***
6	7/264	2,65	5/75	6,67	9/84	10,71	0/8	0,00	*
7	10/262	3,82	2/75	2,67	0/84	0,00	0/7	0,00	ns
8	63/260	24,23	23/75	30,67	11/84	13,10	2/7	28,57	*
9	38/261	14,56	4/76	5,26	13/84	15,48	0/7	0,00	*
10	32/263	12,17	1/75	1,33	5/82	6,10	0/8	0,00	**
11	171/255	67,06	42/75	56,00	59/78	75,64	7/8	87,50	*
13	147/256	57,42	46/74	62,16	31/78	39,74	3/8	37,50	*
14	52/256	20,31	15/74	20,27	15/78	19,23	1/8	12,50	ns
15	188/264	71,21	57/76	75,00	38/84	45,24	5/8	62,50	***
16	137/264	51,89	34/76	44,74	40/84	47,62	5/8	62,50	ns
17	183/264	69,32	51/76	67,11	50/84	59,52	1/8	12,50	*
18	189/264	71,59	46/76	60,53	59/84	70,24	5/8	62,50	ns
20.	198/264	75,00	57/76	75,00	56/84	66,67	4/8	50,00	ns
22	125/256	48,83	29/72	40,28	10/71	14,08	1/5	20,00	***
23	14/130	10,77	0/37	0,00	1/41	2,44	0/8	0,00	*
24	29/262	11,07	5/76	6,58	11/83	13,25	2/7	28,57	ns
25	34/261	13,03	7/76	9,21	7/84	8,33	1/7	14,29	ns
27	8/264	3,03	2/76	2,63	1/84	1,19	0/8	0,00	ns
30	130/264	49,24	22/76	28,95	30/84	35,71	0/8	0,00	***

*Примечание: K — суммарная частота проявления фена на обеих сторонах тела; N — число изученных сторон тела; уровни значимости: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$; ns — различия недостоверны*

ставляют наибольший интерес. В соответствии с ними выявленный уровень различий между мигрирующими и оседлыми животными приближается к межпопуляционному (Васильев, 1984 а, б).

Хорошо известно, что дистанции в матрице *MMD* не удовлетворяют некоторым аксиомам евклидовой метрики (в частности, правилу треугольника), поэтому перед кластерным анализом необходимо осуществить «выравнивание» матрицы фенетических дистанций. Это было проведено с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального «стресса» Краскела (Kruskal, 1964). Процедуры многомерного неметрического шкалирования и кластерного анализа (метод ближайшего соседа) выполнены с помощью статистического пакета NTSYS-pc (Rohlf, 1988).

Таблица 7.2. Теоретические частоты встречаемости фенов неметрических признаков рыжей полевки у оседлых сеголеток (1992 г.),%

№ признака	*K/N*	%	№ признака	*K/N*	%
3	40/175	22,86	16	98/176	55,68
5	108/176	61,36	17	126/176	71,59
6	1/176	0,57	18	135/176	76,70
7	8/175	4,57	20	132/176	75,00
8	36/173	20,81	22	91/171	53,22
9	34/174	19,54	23	14/ 82	17,07
10	31/175	17,71	24	23/175	13,14
11	124/170	72,94	25	26/174	14,94
13	93/171	54,39	27	6/176	3,41
14	34/171	19,88	30	104/176	59,09
15	120/176	68,18			

Примечание: K — суммарная частота проявления фена на обеих сторонах тела; N — число изученных сторон тела

Таблица 7.3. Фенетические дистанции (*MMD*) между смешанными выборками с преобладанием оседлых животных и выборками оседлых и мигрирующих особей рыжей полевки разных возрастных групп (Средний Урал, 1992 г.)

Возрастная группа	Категория	1	2	3	4	5
Сеголетки	1-Мигранты*	-	0,0307	0,0833	0,1131	0,0734
	2-Смесь**	0,0056	-	0,0006	0,1624	0,0822
	3-Оседлые***	0,0063	0,0032	-	0,2093	0,1116
Зимовавшие	4-Мигранты*	0,0429	0,0399	0,0405	-	0,0270
	5-Смесь**	0,0084	0,0053	0,0059	0,0426	-

*Примечание: * — выборки за 7–10 сут. отлова; ** — выборки за 1–6 сут. отлова; *** — расчетные данные. Правая треугольная матрица, расположенная выше диагонали, содержит значения MMD, а ниже диагонали — среднеквадратичные отклонения (MSD).*

Кластерный анализ «выровненной» шкалированной матрицы дистанций (метод ближайшего соседа) выявил два уровня иерархии различий между выборками (рис. 7.1). На первое место вышли онтогенетические различия, так как выделились два больших кластера, характеризующих фенетические особенности сеголеток и перезимовавших животных. Второе место занимают различия между мигрантами и оседлыми, поскольку практически на одном и том же уровне преобразованных *MMD* в обеих возрастных группах выделяются субкластеры, объединяющие мигрантов и «оседлых». Расчетная выборка

оседлых сеголеток наиболее близка к смешанной выборке (1–6-е сутки отлова), в которой доминируют оседлые животные.

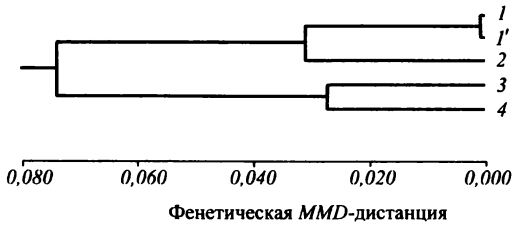


Рис. 7.1. Кластерный анализ (UPGMA) фенетических отношений между смешанными выборками с преобладанием оседлых животных и выборками оседлых и мигрирующих особей рыжей полевки разных возрастных групп (по многомерно шкалированной матрице фенетических дистанций – MMD).
Сеголетки: 1 – смесь с преобладанием оседлых особей (выборка за 1-6 сут отлова), 1' – оседлые особи (расчетные данные); 2 – мигранты (выборка за 7-10 сут отлова); Перезимовавшие животные: 3 – смесь с преобладанием оседлых особей (выборка за 1-6 сут отлова); 4 – мигранты (выборка за 7-10 сут отлова)

Проведенный фенетический анализ показал, что между мигрирующими и оседлыми особями рыжей полевки из насыщенных местообитаний существуют значительные различия по комплексу частот фенов неметрических признаков черепа, которые косвенно указывают на эпигенегенетическую специфику индивидуального развития данных категорий особей, а следовательно, могут быть истолкованы как генетически обусловленные различия в онтогенезе этих двух категорий зверьков. Кластерный анализ выявил два уровня иерархии различий, которые обусловлены двумя ведущими факторами: во-первых, онтогенетическими различиями между сеголетками и перезимовавшими, а во-вторых, спецификой мигрантов и оседлых. Различия между мигрантами и расчетной группой оседлых приближаются по своему рангу к межпопуляционным (см. табл. 6.4). Таким образом, фенетическое сравнение мигрирующих и оседлых животных позволило выявить скрытую феногенетическую гетерогенность в популяции рыжей полевки, маркированную особенностями территориального поведения зверьков. Ранее было показано, что по комплексу морфофизиологических показателей оседлые особи в данной популяции рыжей полевки приближаются к *K*-стратегам, а мигрирующие — к *r*-стратегам (Лукьянов, Лукьянова, 1997). Если это справедливо, то, опираясь на результаты проведенного исследования, можно ожидать, что и различия между K- и r-стратегами в популяциях мышевидных грызунов, проявляющиеся в их индивидуальном развитии, имеют эпигенетическую природу.

7.2. Дифференциация населения рыжей полевки трех контрастных лесных биотопов в Северо-Восточной Польше: возможное влияние экотона

Одной из актуальных проблем популяционной экологии является практическое выявление возможных генетических контактов между отдельными поселениями в популяции и оценка степени их относительной изолированности при отсутствии видимых преград. Решение этой экологической проблемы во многом прояснит детали действия механизма изоляции расстоянием, который обеспечивает становление и поддержание популяционной структуры вида на сплошном ареале. В качестве одной из рабочих гипотез можно рассматривать вероятность проявления «буфферных» свойств населением животных из экотонов, разделяющих обитателей основных биотопов в качестве невидимого экологического барьера. В этой связи остановимся более подробно на наших исследованиях, проведенных совместно с А. Банах (Варшавский университет) и И.А. Васильевой в субизолированных экотоном поселениях рыжей полевки из Северо-Восточной Польши.

Изучали три субпопуляции рыжей полевки, населяющие контрастно различные лесные биотопы в Северо-Восточной Польше: *1* — «биотоп-1» (B1); *2* — «экотон» (Ec); *3* — «биотоп-2» (B2). Биотопы детально описаны А. Банах (Banach, 1988), поэтому приведем лишь их краткую характеристику: первый биотоп (B1) представляет собой сырой, заболоченный ольшаник, расположенный в низине; второй (B2) — мезофильный сосняк на возвышенности, расположенный неподалеку от первого; между основными биотопами на склоне возвышенности расположена сравнительно узкая полоса экотона (Ec) с разреженным древостоем. Выборки рыжих полевок из этих местообитаний получены в 1987 г. сразу после завершения серии туров отлова зверьков живоловками, мечения и повторного отлова (CMR). Линии ловушек расставляли параллельно экотону на удалении друг от друга в 15 м. Расстояние между ловушками также было равно 15 м. Общая площадь экспериментального участка составила около 2 га.

Предварительные исследования позволили А. Банах (Banach, 1988) определить популяционно-экологические и некоторые этологические особенности животных, населяющих данные местообитания. Установлено, что отдельные поселения (по ее терминологии — субпопуляции) рыжей полевки из всех трех биотопов существенно различаются по плотности и структуре: в сосняке плотность зверьков составила около 90 экз/га, а в ольшанике — около 65 экз/га. Плотность в экотоне была приблизительно в 6–8 раз ниже, чем в основных биотопах.

Метод мечения и повторного отлова (CMR) позволил определить центры активности животных и классифицировать каждого зверька в отношении его двигательной активности. А. Банах были выделены шесть категорий зверьков: 1 — особи с центрами активности вблизи экотона (0–30 м), но не пересекающие его (категории II и III); 2 — особи, центры активности которых удалены от экотона (30–60 м, категории I и IV); 3 — зверьки, часто пересекающие экотон (категория V), и 4 — животные, вероятно являющиеся мигрантами и пересекавшие экотон лишь раз за все туры отлова (VI). По итогам повторных отловов меченых зверьков баланс миграций животных из ольшаника почти в три раза выше, чем из сосняка (23% и 8% соответственно). Плотность животных заметно возрастает в основных биотопах при удалении от экотона на 50 м. Сосняк, по-видимому, является более благоприятным биотопом, так как здесь и плотность выше и почти в три раза больше полевок двигалось из ольшаника в сосняк. В другом опыте А. Банах показала, что открытая просека является существенной преградой для этого лесного вида, так как ни один зверек не попал в живоловки на открытом месте и только три пойманы в линии, расположенной на границе ольшаника и просеки. Основная масса зверьков в этом опыте (более 90%) была отловлена в ольшанике. Аналогичный эффект для этого вида мы отмечали в Оренбургской области при отлове полевок внутри лесных колков и в степи между близко (до 50 м) расположенными колками. Во всех случаях зверьки избегали ловушки и быстро пересекали открытый участок, попадая лишь в ловчие канавки. По сравнению с количеством животных, отловленных внутри колков, такие мигранты были единичными и составляли 1–3% от общего числа пойманных зверьков.

Поэтому цель проведенного нами исследования заключалась в оценке возможной феногенетической дифференциации субпопуляций рыжей полевки, населяющих экологически контрастные, но территориально смежные лесные биотопы, разделенные экотоном. Проверялась гипотеза о том, что на сплошном участке ареала контрастные биотопы могут способствовать пространственной структурированности отдельных поселений и выступать в качестве проницаемых экологических барьеров. Возможная роль проницаемых экологических барьеров, усиливающих давление изоляции расстоянием, обсуждалась в главе 5. Используя методы фенетического анализа, можно было попытаться косвенно оценить степень «генетического обмена» между разными пространственно подразделенными биотопическими группировками рыжей полевки.

Весь материал был разделен на четыре возрастных класса с учетом развития корней зубов и формы нижней части второго верхнего коренного зуба (Tupikova et al.,1968): 1 — juvenis (до 1 месяца); 2 — subadultus (возраст приблизительно 1,5–2 мес.); 3 — adultus (2,5–5 мес.); 4 — senex (более 8 мес.). Последний возрастной класс состоял из перезимовавших животных. В целом

было изучено 138 экз. рыжей полевки (в возрастном интервале от 1,5 до 5 мес.: subadultus и adultus) по тем же самым 30 неметрическим черепным признакам, что и в предыдущих исследованиях рыжей полевки (см. рис. 3.13).

Предварительная оценка связи проявления фенов неметрических признаков с полом, возрастом и общими размерами черепа показала, что по шести признакам (1, 4, 9, 11, 23, 28) в польской популяции рыжей полевки отмечается слабая, но статистически значимая связь с полом (наибольшее значение коэффициента корреляции Спирмена $r = 0{,}19$). В пяти случаях (2, 3, 10, 13, 20) обнаружены слабые, но достоверные различия, связанные с возрастом (наибольшее значение коэффициента корреляции $r = -0{,}17$). Только один признак проявил очень слабую, но значимую отрицательную связь с размерами черепа, т.е. со средовыми (скорее всего, трофическими) факторами, обусловливающими рост животных. При оценке корреляции признаков друг с другом выявлены только три случая такой значимой связи: между 20 и 21 ($r = 0{,}31$, $p < 0{,}001$), 23 и 26 ($r = 0{,}33$, $p < 0{,}001$) и 27 и 28 ($r = -0{,}29$, $p < 0{,}001$). В данном исследовании перед нами стояла задача получить максимально несмещенные оценки *MMD*, которые в наибольшей степени отражают генетическую специфику развития животных, поэтому по итогам проведенного тестирования из дальнейшего анализа были исключены 11 признаков. Таким образом, только 19 признаков, не коррелирующих с полом, возрастом, размерами и друг с другом (не дублирующие информацию), были использованы в дальнейших расчетах (табл. 7.4).

Множественное сравнение на основе G-критерия показало, что статистически значимые различия между населением разных биотопов проявляются по шести признакам (17, 19, 21, 22, 23, 27). Фенетические дистанции (*MMD*) между сравниваемыми выборками, приведенеые в табл. 7.5, показывают, что различия между населением рыжей полевки из двух лесных биотопов оказываются статистически достоверными, но по своему уровню они невелики и практически совпадают с внутрипопуляционными оценками, полученными нами в сакмарской популяции рыжей полевки из Оренбургской области. Близкие внутрипопуляционные значения получены в работах М. Сикорского и А.Д. Бернштейн (Sikorski, 1982; Sikorski, Bernshtein, 1984) на полевой мыши и рыжей полевке и Р. Берри (Berry, 1964) на домовой мыши из природных поселений. Различия между B1 и Ec статистически незначимы, но величина фенетического удаления Ec и B2 достигает почти такого же уровня, что и между B1 и B2. Следовательно, фенетический анализ свидетельствует о том, что между экотоном и биотопом-1 (ольшаником) генетическая связь и обмен населением выражены в большей степени, чем между тем же экотоном и населением полевок из биотопа-2. В фенетическом отношении население экотона обладает промежуточными чертами, однако в большей степени сближается с животными из ольшаника. Субпопуляция полевок в сосняке характеризуется наиболь-

шей фенетической уникальностью (см. табл. 7.5). Уникальность животных из экотона и ольшанника в два раза ниже, причем у зверьков из экотона этот показатель минимален. Отсюда следует только один возможный вывод о том, что население экотона в значительной степени сформировано за счет мигрантов из ольшаника, а не из сосняка.

Таблица 7.4. Встречаемость фенов неметрических признаков черепа в выборках полевок из различных лесных биотопов.

Код фена (см. рис. 3.13)	Биотоп-1 (B1)		Экотон (Ec)		Биотоп-2 (B2)		Уровень значимости (G-критерий)
	K/N	%	*K/N*	%	*K/N*	%	
FFracve	12/98	12,2	9/58	15,5	25/120	20,8	ns
FFracpo	5/98	5,1	7/58	12,1	10/120	8,3	ns
FEtdu	4/98	4,1	5/58	8,6	4/120	3,3	ns
FTm(-)	3/98	3,1	2/58	3,5	1/120	0,8	ns
FeMs	28/98	28,6	17/58	29,3	42/120	35,0	ns
FHgdu	35/88	39,8	20/52	38,5	39/109	35,8	ns
FHgla	25/92	27,2	11/55	20,0	29/112	25,9	ns
FPmpo	8/98	8,2	6/58	10,3	17/120	14,2	ns
FMxII	45/98	45,9	35/58	60,3	76/119	63,9	ns
FMxIII	69/98	70,4	45/58	77,6	88/120	73,3	*
FMxV	75/98	76,5	45/58	77,6	70/119	58,8	ns
FePlpo	10/46	21,7	8/29	27,6	27/59	45,8	**
MgPl2	22/98	22,4	18/57	31,6	11/116	9,5	*
FRacan	23/98	23,5	19/58	32,8	21/120	17,5	**
FMtdu	2/98	2,0	1/58	1,7	0/120	0,0	*
FMtsu	9/98	9,2	9/58	15,5	15/120	12,5	ns
FMtlg	48/98	49,0	15/58	25,9	50/120	41,7	*
FMtan	13/98	13,3	6/58	10,3	11/120	9,2	ns
FBola	5/98	5,1	7/58	7,1	14/120	11,7	ns

*Примечание: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; ns — различия недостоверны; K — число сторон, на которых признак проявился, N — число изученных сторон черепа*

Данные CMR, полученные доктором А. Банах в ходе прямых экспериментов по мечению и повторному отлову изученной нами в дальнейшем серии животных, подтверждают этот вывод. По данным прямых наблюдений, миграция животных из ольшаника в направлении сосняка, идущая через экотон, выражена в большей степени, чем в обратном направлении. Следовательно, фенетическое сходство между населением экотона и биотопа-1 неслучайно и имеет, с одной стороны, экологическую, а с другой, — генетическую природу. Приведенные выше данные указывают на существование пространственной подразделенности слабо изолированных биотопических поселений рыжей полевки на сплошном участке ареала. Важно подчеркнуть,

что эта пространственная подразделенность (структурированность) населения не связана с существованием каких-либо жестких или непреодолимых биотопических преград, так как экотон в данном случае не только экологически проницаем, но и имеет постоянное население полевок. Напомним, что в сакмарской популяции рыжей полевки из Оренбуржья (см. глава 5) такие резкие барьеры были хорошо выражены (широкая старица реки, участки открытой степи), но различия между смежными субизолированными поселениями были ниже (от 0,007 до 0,019), чем в польской популяции, где отсутствуют видимые физические преграды. Таким образом, существуют определенные, пока не известные нам популяционно-экологические и этологические механизмы, которые сдерживают обмен между различными частями населения в одной и той же популяции и приводят к ее пространственной структурированности. Животные, которые выселяются из ольшаника в экотон и затем постоянно его населяют, по-видимому, обладают специфическими биологическими чертами (Banach et al., 1994 а, б).

Для проверки предположения об относительно большей стрессированности процесса развития у животных из экотона по сравнению с основными метообитаниями, во всех трех выборках была изучена величина флуктуирующей асимметрии (ФА). Хорошо известны исследования В.М. Захарова (1978, 1981 а, б, в, 1985, 1987; Zakharov, 1992), а также многих его последователей (Palmer, Strobeck, 1986; Кожара, 1987; Clarke, 1992; Parsons, 1992; и др.), в которых показана возможность использования ФА для оценки стабильности развития на популяционном уровне. Напомним лишь, что мера флуктуирующей асимметрии может рассматриваться еще и как обобщенная эпигенетическая мера стресса в ходе развития (Parsons, 1990). Такой подход позволяет оценить уровень стабильности развития и меру эпигенетического стресса у различных структурно-функциональных групп природной популяции, обитающих в разных условиях. Оценку ФА у зверьков из разных биотопов (B1, B2, Ec) отдельно для каждого пола проводили по коэффициенту FAnm (средней доле асимметрично проявившихся неметрических признаков на особь), который часто используется для измерения уровня флуктуирующей асимметрии на популяционном (групповом) уровне (Leary et al., 1985 а, б; Захаров, 1987; Hartl et al., 1993; Markowski, 1993). Эти данные проведеного нами сравнения разных демографических групп по FAnm приведены в табл. 7.6.

Видно, что уровень ФА в группе животных из экотона проявляет тенденцию всегда быть выше, чем в двух других группах. Однако тест Краскела-Уоллиса позволил выявить статистическую значимость различий лишь в одном случае — при сравнении самок. Несколько более высокий уровень FAnm у животных из экотона согласуется с нашей гипотезой о большей стрессированности и рассогласованности развития в этой группе животных.

Таблица 7.5. Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками из различных лесных биотопов по 19 неметрическим признакам. (в скобках приведены стандартные отклонения; * — различия значимы при $p < 0,05$, ns — статистически недостоверны

Выборки	Биотоп-1 (B1)	Экотон (Ec)	Биотоп-2 (B2)	Средняя уникальность (*MMU*)
Биотоп-1	-	0,0079 ns (0,0097)	0,0335* (0,0066)	0,0138
Экотон		-	0,0307* (0,0090)	0,0129
Биотоп-2			-	0,0214

В ряде работ показана обратная связь величины ФА с уровнем гетерозиготности в популяции (Leary et al.,1983; Wayne et al.,1986), хотя у млекопитающих она не так однозначна, как у пойкилотермных животных (Novak et al.,1992). С другой стороны, как мы уже отмечали, повышение уровня FA является индикатором экологического неблагополучия условий обитания и используется при оценке экологического стресса (Захаров, 1987; Parsons, 1990, 1992; Захаров, Кларк, 1993).

Таблица 7.6. Индексы средней асимметричности неметрических признаков на особь (FAnm,%) у животных разного пола из трех сравниваемых контрастных лесных биотопов в Польше (расчет проведен по 18 билатеральным признакам).

Группа	Биотоп			Тест Краскела-Уоллиса (H)
	B1	Ec	B2	
Самцы	18,94 ± 1,27 (26)*	19,92 ± 2,53 (20)	19,72 ± 1,70 (35)	ns
Самки	16,82 ± 1,48 (23)	26,00 ± 3,86 (9)	17,27 ± 1,35 (25)	$p < 0,05$
Subadultus	18,53 ± 1,11 (36)	20,33 ± 2,98 (14)	17,63 ± 1,20 (37)	ns
Adultus	16,34 ± 1,96 (13)	23,18 ± 2,59 (15)	20,42 ± 2,25 (23)	ns
Общая	17,94 ± 0,99 (49)	21,81 ± 1,95 (29)	18,70 ± 1,13 (60)	ns

*Примечание: * — объемы выборок указаны в скобках; ns — различия недостоверны*

Если бы нам удалось доказать смешанное (гетерогенное) происхождение населения экотона от B1 и B2, то можно было ожидать более высокого уровня гетерозиготности и снижения величины флуктуирующей асимметрии в Ec. Однако в нашем случае зверьки из экотона, судя по полученным оценкам *MMD*, происходят в основном из биотопа B1. При этом у зверьков из Ec отмечен более высокий уровень FAnm по сравнению с основными биотопами, что не может быть истолковано в пользу предположения о гетерогенности населения Ec и

прямо указывать на снижение стабильности индивидуального развития в этой субпопуляции. Следовательно, можно полагать, что население Ес имеет лишь в слабой степени выраженное смешанное происхождение, т.е. слабо гетерогенно в отношении представителей типичных биотопов В1 и В2, но испытывает в целом больший экологический стресс по сравнению с населением В1, от которого в основном происходит. По-видимому, в основных биотопах животные хорошо адаптированы к соответствующим экологическим условиям, причем примерно в равной степени, так как уровни флуктуирующей асимметрии у них относительно невелики и приблизительно одинаковы по величине. Поэтому животные, вынужденные жить в экотоне и происходящие в основном из В1, по-видимому, изначально испытывали больший стресс в ходе развития, чем зверьки, оставшиеся в В1. Также возможно, что, попадая на относительно свободную территорию, молодые зверьки ускоряют свое созревание и развитие, что отслеживается в возрастании флуктуирующей асимметрии. В целом можно заключить, что роль экотона состоит в том, что он выполняет роль определенного проницаемого экологического и этологического барьера для населения обоих типичных биотопов и способствует относительной сегрегации поселений грызунов и структурированию населения вида. Таким образом, проведенный анализ показал, что отдельные задачи популяционной экологии могут быть решены и уточнены при использовании фенетических методов оценки внутрипопуляционного разнообразия и стабильности развития.

7.3. Проявление эпигенетической структурированности популяции водяной полевки по толерантности к инвазии нематодами

Известно, что в популяциях диких животных может существовать генетический контроль восприимчивости и устойчивости к паразитарным болезням (Кеннеди, 1978; Уэйклин, 1983). Может наблюдаться генетически обусловленная как первичная конституциональная предрасположенность, так и, напротив, устойчивость животных к паразитарной инвазии. В популяции водяной полевки встречаются животные, как зараженные нематодами, в частности, *Longistriata minuta*, так и устойчивые к заражению. В этой связи нами совместно с большим коллективом коллег из Института химизации сельского хозяйства СО РАСХН было проведено исследование возможной скрытой эколого-генетической структурированности популяции водяной полевки по толерантности к инвазии этим видом нематод на основе многомерного анализа встречаемости фенов неметрических пороговых признаков (Галактионов и др., 1991; Васильев и др., 2004).

Ю.К. Галактионов и В.М. Ефимов отлавливали водяных полевок в 1980 г. в пик численности — с 10 июня по 9 сентября, в Убинском районе Новосибирской области. Отлов проводили разными методами: капканами, ловчими канавками, живоловушками, включая абсолютный вылов на изолированных участках болот, чтобы избежать возможного смещения оценок, которое возникает при использовании одного способа отлова. Материал по инвазированности получен в ходе полного гельминтологического вскрытия, однако в данном исследовании анализировали экстенсивность инвазии лишь указанным выше видом нематод. Полевок разбили на две группы: зараженных (если был встречен хотя бы один паразит данного вида) и незараженных. Анализировали только перезимовавших самцов, чтобы избежать влияния половых и возрастных различий в частотах фенов. Фенетический анализ исходно провели по 33 признакам (рис. 7.2). Для учета возможного сезонного сдвига встречаемости фенов каждая из выборок была разделена на две части: первая половина лета — сезон I (с 10.06 по 2.07) и вторая половина лета — сезон II (с 4.07 по 9.09). Обработка данных была проведена с помощью линейного дискриминантного анализа. Данные по проявлению фенов каждого билатерального признака, закодированные в виде «0» и «1», рассматривали как два разных отдельных признака. Все переменные предварительно центрировались и нормировались.

Дискриминантный анализ полевок с учетом зараженности нематодой *L. minuta* выявил статистически достоверные различия между четырьмя выборками по трем дискриминантным функциям ($p < 0{,}01$). Графическая ординация выборок в пространстве двух первых дискриминантных функций показана на рис. 7.3. Хорошо видно, что различия между зараженными и незараженными полевками по комплексу фенов неметрических признаков выражены довольно отчетливо. Одновременно проявляются и сезонные различия между выборками. В большей степени отличаются друг от друга выборки зараженных и незараженных полевок во вторую половину лета, причем все выборки хорошо разделяются друг от друга. Поэтому если частичное наложение полигонов рассеивания наблюдается в пространстве первых двух дискриминантных осей, то они различаются по третьей оси. Если воспользоваться процедурой вращения, известной в факторном анализе, то новые оси, повернутые на 45°, будут соответствовать двум главным направлениям межгрупповых различий: сезонному сдвигу и толерантности к инвазии данным видом нематоды.

Таким образом, скрытая эколого-генетическая структурированность популяции проявилась в ходе многомерного фенетического анализа. Интерпретируя полученные различия, можно полагать, что толерантность и восприимчивость к инвазии нематодой связаны в первую очередь с эпигенетической спецификой животных, которая маркируется устойчивыми различиями частот фенов пороговых неметрических признаков у этих двух групп животных. Эпигенети-

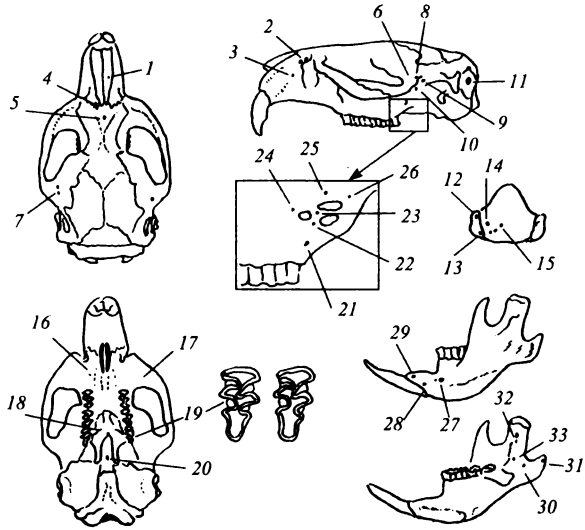


Рис. 7.2. Расположение фенов неметрических признаков на черепе и нижней челюсти водяной полевки.

Фены: 1 – *FNsim*, 2 – *FPodu*, 3 – *FPoan*, 4 – *FSfpm*, 5 – *FFrme*, 6 – *FTm(-)*, 7 – *FTmdu*, 8 – *MeTmsu*, 9 – *MeTm*, 10 – *FSqor*, 11 – *FeMs*, 12 – *FCnsu*, 13 – *FCnif*, 14 – *FHgla*, 15 – *FHgtr*, 16 – *FMxIV*, 17 – *FMxIII*, 18 – *MgPl2*, 19 – *M³ab*, 20 – *FBsme*, 21 – *FRacla*, 22 – *FRacpo*, 23 – *FOvacan*, 24 – *FRacan*, 25 – *FOvacim*, 26 – *FOvacpo*, 27 – *FMtdu*, 28 – *FMtla*, 29 – *FMtan*, 30 – *FMbaa*, 31 – *FMbag*, 32 – *FMbdu*, 33 – *FMbif*

ческая природа выявленных межгрупповых различий обусловлена неодинаковостью расстановки эпигенетических порогов, что и приводит к иному соотношению частот фенов, а следовательно, обеспечивает возможность дискриминации двух «криптических фенотипов» полевок. Возможно, что наблюдаемые устойчивые различия и жестко генетически обусловлены, т.е. эпигенетические переключения развития могут вызываться определенной констелляцией генома и относиться к категории, описываемой генетиками термином полиморфизм.

Однако «сезонный» эпигенетический «сдвиг» выборок незараженных особей требует особого объяснения, так как они лишь частично трансгрессируют. Наша трактовка данного явления несколько отличается от интерпретации, предложенной Ю.К. Галактионовым (Галактионов и др., 1991). Практически сформированная, дефинитивная структура черепа у перезимовавших зверьков исключает собственно сезонные «прижизненные» или возрастные изменения в проявлении фенов с июня по начало сентября. Избирательная

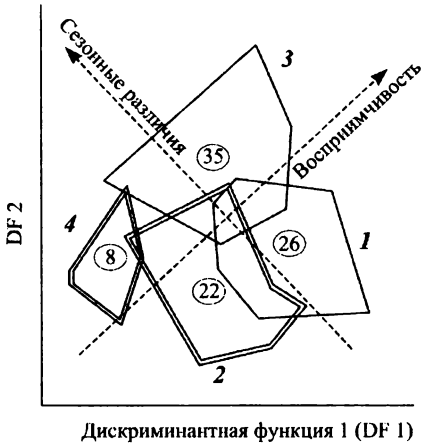


Рис. 7.3. Дискриминантный анализ встречаемости фенов неметрических пороговых признаков в выборках перезимовавших самцов водяной полевки, различных по толерантности к инвазии нематодой L. minuta *(по Васильев и др., 2004).*
Выборки: 1, 3 – *зараженные полевки (двойная линия контура полигона рассеивания);* 2, 4 – *незараженные (одиночная линия контура);* 1, 2 – *первая половина лета,* 3, 4 – *вторая половина лета. Объемы выборок указаны в центроидах*

элиминация и отбор на формирование «осеннего фенотипа» не могут приниматься в расчет, поскольку такие же фенотипы, как у резко отличающихся от них «осенних незараженных» особей, должны были присутствовать и в первой половине лета. Пожалуй, единственный возможный ответ на этот вопрос заключается в том, что в начале и конце лета мы имеем дело с разными животными, которые относятся к категории толерантных к инвазии. Проверка этого предположения показала, что в начале лета в наиболее удаленных от стационара болотах отлавливали капканами и живоловушками оседлую размножающуюся часть популяции, а в конце лета, ближе к стационару на сухих гривах, ловчими канавками — мигрирующую часть. Доля мигрантов к концу лета из прилегающих территорий должна была резко возрасти, так как большая часть уже обловленной в самом начале лета территории пустовала. Учитывая, что в 1980 г. был пик численности, следует полагать, что большая часть выборки второй половины лета была представлена именно мигрирующими животными, пришедшими из мест с повышенной плотностью населения. Следовательно, сравнение выборки первой половины лета со второй представляет собой во многом сравнение оседлой и мигрирующей частей популяции.

Полученные данные хорошо согласуются с результатами проведенного нами фенетического сравнения оседлой и мигрирующей частей рыжей полевки из Висимского заповедника, где также между мигрантами и оседлыми проявились эпигенетические различия (см. раздел 7.1). Так как исследование проводили на однородной в возрастном отношении группе перезимовавших самцов, то можно говорить о присутствии двух факторов наблюдаемого фенетического разнообразия в популяции: толерантности-восприимчивости к инвазии паразитом и принадлежности к оседлой или мигрирующей частям популяции. Рассматривая материал с таких позиций, можно заключить, что и среди мигрантов, и среди оседлых имеются животные, толерантные к инвазии данным видом нематоды, и восприимчивые к заражению. Все четыре группы фенотипов характеризуются существенными эпигенетическими различиями, маркируемыми встречаемостью фенов неметрических пороговых признаков и их определенных композиций.

Интересно, что многомерный фенетический анализ позволил не только выявить скрытое фенотипическое разнообразие в популяции по двум биологическим факторам: устойчивости к нематоде и миграционной способности, но и установить, что они в значительной мере независимы. Об отсутствии связи между этими факторами можно косвенно судить по «ортогональности» обнаруженных направлений межгрупповых различий. Видимо, сами фены, скорее, не связаны с явлением толерантности или способности к миграции, а лишь маркируют глубинные эпигенетические особенности, обеспечивающие устойчивое развитие существующих в популяции биологически разнокачественных типов животных. Определенная степень независимости выявленных факторов межгрупповых фенетических различий вынуждает осознать, что одни и те же животные могут объединяться в самые разные агрегации сходных в том или ином биологическом отношении фенотипов. Такие объединения фенотипов неслучайны и обусловлены сложностью эпигенетического ландшафта популяции. Каждая группа сходных фенотипов, дискретно отличающаяся от других, в свою очередь сходных между собой, формируется в ходе эпигенеза как альтернативный путь развития и связана с тем или иным креодом или субкреодом по терминологии К.Х. Уоддингтона (1964).

Дискриминантный анализ основан на минимизации межгрупповых различий по отношению к внутригрупповым (Ким и др., 1989). Поэтому в процессе дискриминантного анализа отобраны именно те состояния неметрических пороговых признаков — фены и их композиции, которые одновременно в наибольшей степени стабильно проявляются в пределах конкретной группы особей и максимально различаются по своему проявлению у разных внутрипопуляционных совокупностей. Отсюда следует вывод о том, что каждая конституционно однородная группа водяных полевок, выявленная дискриминан-

тным анализом индивидуальных композиций фенов, является отражением конкретного реализованного эпигенетического креода, а непосредственные координаты объектов в пространстве дискриминантных функций представляют собой следы, которые позволяют провести многомерную ординацию креода (Галактионов и др., 1991). Аналогичные результаты в отношении дискриминации скрытых групп фенотипов водяной полевки по индивидуальным композициям фенов неметрических признаков получены и в отношении зараженности тех же самых животных другим видом нематод — *Hepaticola hepatica* (Васильев и др., 2004).

В итоге можно отметить, что с помощью фенетического сравнения обнаружены два класса скрытых — «криптических» фенотипов, каждый из которых относительно независимо проявляется в виде альтернативных путей развития: 1) восприимчивые и толерантные к паразитарной инвазии определенных видов нематоды полевки; 2) мигрирующие и относительно оседлые зверьки. Формирование особей в рамках одного эпигенетического креода может изменить вероятность проявления (частоту встречаемости) целого комплекса фенов неметрических пороговых признаков и привести к появлению сочетанных свойств фенотипа (композиций), что характерно уже для определенных морф (в данном случае морфозов).

7.4. Фенетический анализ избирательности отлова хищными птицами разных демографических групп грызунов (на примере ушастой совы и обыкновенной полевки)

Многолетние экологические исследования по оценке избирательности отлова полевок и других грызунов хищными птицами, проведенные проф. А.И. Шепелем и его коллегами, позволили им собрать уникальный материал, включающий серии черепов и других частей скелета массового вида — обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall., 1778) из погадок ушастой совы (*Asio otis* L., 1758), и серии, параллельно добытые при использовании безвозвратного отлова грызунов линиями ловушек в местах охоты совы. При втором способе добычи материала — использовании ловушек избирательность тотального отлова была сведена к минимуму, а также количественно оценена при использовании иных методов поимки. В публикациях сранительно недавнего времени при изучении взаимоотношений хищных птиц и их жертв грызунов было показано, что на вероятность поимки определенной особи могут влиять физиологическое состояние животного, пол, общая зрелость зверька, а также его иерархическое положение в группе (Шепель, 1995, 1997; Koivunen et al., 1996). В этой связи

можно было предположить, что в популяции мелких грызунов существует скрытое разнообразие по чертам поведения, которое, собственно, и определяет вероятность регулярной поимки определенной структурно-функциональной группы животных хищной птицей. Однако для проверки этой гипотезы необходимо было заранее найти маркирующие фенотипические черты животных — наиболее вероятных жертв, поскольку ее прямая экспериментальная проверка в природных условиях крайне затруднительна.

7.4.1. Феномен избирательного отлова ушастой совой обыкновенных полевок с определенными композициями фенов

Совместно с А.И. Шепелем и Е.А. Хиревич мы провели фенетический и морфометрический анализ черепов обыкновенных полевок, добытых двумя способами: с помощью ловушек и из погадок ушастой совы, и, получив заранее фенетические характеристики, маркирующие принадлежность объектов к материалам из погадок ушастой совы, осуществили экспериментальное тестирование некоторых поведенческих реакций зверьков, включая их реакцию на предъявление чучела совы (Хиревич и др., 2001, 2002). Поскольку эти работы позволили с помощью методов фенетики выявить скрытую структурированность в популяции обыкновенной полевки в отношении избирательности добычи зверьков ушастой совой, рассмотрим результаты более подробно.

Материал был собран на юго-востоке Пермской области в заказнике «Предуралье» и на прилегающих территориях в подзоне южной тайги, расположенных вдоль р. Сылвы. В 1979–1982 гг. отлов обыкновенных полевок и сбор погадок, содержащих черепа и другие элементы скелета модельного вида, проводился в местах охоты ушастых сов. В 2000 г. зверьков отлавливали в сходных открытых биотопах: на левом берегу р. Сылвы вблизи д. Камаи (суходольные луга) и на правом берегу (пойменный луг и суходольный луг). Отлов зверьков осуществляли непрерывно в течение четырех суток методом ловушко-линий, используя 50 или 100 ловушек, отстоящих друг от друга на 4–5 м. Кариотипирование более 60 обыкновенных полевок, отловленных на данной территории, проведенное под руководством проф. Э.А. Гилевой, выявило только один из видов-двойников — обыкновенную полевку *Microtus arvalis* Pall. (форма *obscurus*).

Основной материал был представлен сериями черепов обыкновенной полевки, добытых обоими способами в 1979–1982 гг. А.И. Шепелем и В.В. Демидовым в ходе отловов ловушками и из погадок ушастой совы. Наряду с этим исследовали аналогичные материалы, собранные Е.А. Хиревич в 2000–2001 гг. Всего изучено более 1200 экз. черепов. Относительный возраст и возрастные группы зверьков, отловленных в ловушки, определяли по комплексу

признаков, учитывая степень развития тимуса, массу и длину тела, состояние генеративной системы, а также формирование гребней черепа. В итоге выделили три возрастные группы: 1 — juvenis (неполовозрелые сеголетки), 2 — adultus (половозрелые сеголетки), 3 — senex (перезимовавшие животные). Фенетический анализ проводили по частотам встречаемости 30 неметрических признаков (Хиревич и др., 2001).

Предварительная оценка связи встречаемости фенов с полом, возрастом и длиной тела позволила произвести выбраковку пяти признаков, поэтому расчет фенетических дистанций (*MMD*) проводили по 25 признакам. Все фенетические дистанции между сравниваемыми выборками разных лет и способов добычи оказались статистически значимыми, за исключением выборок 1979 и 1982 гг. из погадок ушастой совы.

Анализ, проведенный нами методом главных координат по преобразованной в ходе многомерного неметрического шкалирования матрице фенетических дистанций (рис. 7.4), показал, что наибольшие межгрупповые различия наблюдаются между выборками, полученными из погадок ушастой совы и из ловушек. Примечательно, что проба, накопленная в 1982 г. методом гнездового ящика-сборника, т.е. из пищи, приносимой птенцам ушастой совой, расположена в левой части плоскости, образованной первыми двумя главными координатами, и группируется с пробами, добытыми с помощью ловушек. Другими словами, если взрослые совы питались избирательно, то птенцов они кормили случайно добытыми зверьками, т.е. такого же состава, что и попавшие в ловушки. На первую ось, которая объясняет фенетические различия, связанные с избирательностью поимки совами определенной группы зверьков, приходится более 87% от общей дисперсии. Напомним, что влияние возраста почти исключено, так как фены, связанные в своем проявлении с возрастом, были заранее изъяты из анализа. Наблюдается некоторый разброс координат центроидов аллохронных выборок, добытых ловушками, вдоль второй оси главных координат, хотя вдоль этой оси сосредоточено лишь 12% межгрупповой дисперсии, обусловленной, скорее всего, межгодовыми и случайными факторами. Таким образом, четыре года подряд между парами выборок обыкновенной полевки, добытых разными способами, наблюдаются устойчивые различия, которые достаточны для того, чтобы убедиться в реальности избирательности отлова совами полевок с определенной констелляцией фенов неметрических признаков черепа.

Мы провели сравнение зверьков, добытых двумя разными способами, по величине индекса FAnm (%). Напомним, что этот индекс характеризует среднюю долю билатеральных неметрических признаков с асимметрично проявившимися у особей фенами. Известно (Захаров, 1987; Markowski, 1995), что индекс FAnm%, применяется для оценки уровня флуктуирующей асимметрии и,

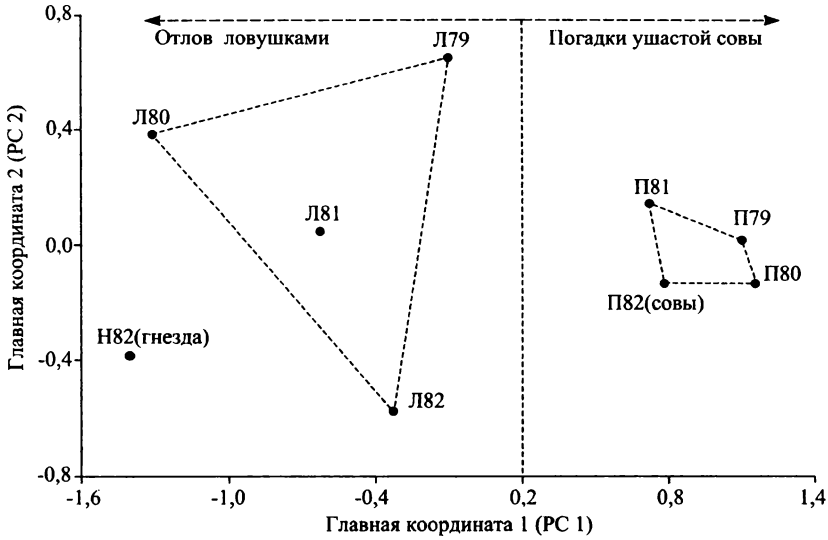


Рис. 7.4. Результаты анализа главных координат по преобразованной при многомерном неметрическом шкалировании матрице фенетических MMD-дистанций (по Хиревич и др., 2001).

П79–П82 – материал из погадок ушастой совы, собранный в разные годы (1979-1982 гг.); Л79–Л82 – выборки, добытые параллельно в те же годы с помощью ловушек; Н82 – материал из накопительного гнездового ящика (питание птенцов сов), полученный в 1982 г.

следовательно, степени нестабильности/стабильности развития. Мы уже использовали этот показатель при обсуждении флуктуирующей асимметрии проявления фенов (см. раздел 7.1). Уровень индекса нестабильности развития FAnm оказался достоверно выше в выборке, добытой из погадок ушастой совы (непараметрический аналог однофакторного дисперсионного анализа — критерий Краскела-Уоллиса: $H = 8{,}22$; $p = 0{,}004$) и составил для выборок из погадок 15,16 ± 0,62%, а для проб, добытых ловушками, — 13,19 ± 0,48% соответственно.

7.4.2. О некоторых новых методах индивидуальной оценки дисперсий общей асимметричности, направленной и флуктуирующей асимметрии

Поскольку явление большей асимметричности черепа у зверьков, добытых из погадок, в дальнейшем исследовании оказалось достаточно важным обстоятельством, постараемся вначале подробнее рассмотреть проблему оцен-

ки асимметричности строения билатеральных структур и разделения направленной и флуктуирующей компонент общей асимметричности, которую оценивает индекс FAnm.

Как показали наши специальные исследования, индекс FAnm пропорционален дисперсии общей асимметричности (*TA* — variance of total asymmetry) проявления фенов по совокупности признаков и включает в себя две ее компоненты: *DA* — дисперсию направленной асимметричности (variance of directional asymmetry) и *FA* — дисперсию флуктуирующей асимметрии (variance of fluctuating asymmetry). При традиционных исследованиях флуктуирующей асимметрии в работах по оценке стабильности развития это обстоятельство обычно игнорируется, хотя специальная проверка на проявление направленной асимметрии предполагается как обязательная (Palmer, 1994).

Для оценки дисперсии общей асимметричности мы использовали формулу, взятую из работы Сокэла и Снита (Sokal, Sheath, 1973), которая была разработана для иных целей, но идеально подходила для решения нашей задачи, т.е. разделения компонент дисперсии общей асимметричности для качественных признаков с использованием четырехпольной таблицы частот билатеральных композиций фенов. Напомним, что билатеральные композиции проявления фена на разных сторонах тела: +/+, +/-, -/+, -/-, являются атрибутом пороговых неметрических признаков. Критерий асимметричного проявления был использован еще английским генетиком Грюнебергом (Grüneberg, 1963) для их индикации.

Для каждой особи можно подсчитать по всем использованным признакам частоту билатеральных сочетаний (композиций) и, заполнив четырехпольную таблицу частот, вычислить индивидуальные характеристики *TA*, *DA* и *FA* аналогично тому, как это делают при вычислении FAnm. Затем соотвествующие частоты в полях четрехпольной таблицы отдельных особей можно суммировать в целом для выборки, заполнив соответствующую четырехпольную таблицу уже для всей совокупности изученных особей.

Обозначим для удобства частоты соответствующих полей четырехпольной таблицы следующим образом: *a* — +/+, *b* — +/-, *c* — -/+ и *d* — -/-. Из формулы и рассуждений Сокэла и Снита (Sokal, Sheath, 1973) вытекает, что дисперсии направленной и флуктуирующей асимметрии должны быть аддитивны и в сумме составлять дисперсию общей асимметричности: $TA = DA + FA$. Величина $TA = (b+c)^2/N^2$, где N — общее число изученных особей — $N = a+b+c+d$. Соответственно вычислим дисперсии направленной асимметричности по формуле $DA = (b-c)^2/N^2$ и дисперсии флуктуирующей асимметрии: $FA = 4bc/N^2$. Эти формулы могут быть использованы для вычисления соответствующих показателей *TA*, *DA* и *FA* для отдельных особей и для выборок в целом. Соотношение DA/TA и FA/TA показывает, как соотносятся меж-

ду собой величины дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии. Обычно доля дисперсии направленной асимметрии от общей дисперсии асимметричности не превышает 4–5%, а соответственно и доля флуктуирующей асимметрии составит — 85–86%.

В случаях, когда фены неметрических признаков регулярно преобладают на одной из сторон тела, наблюдается возрастание дисперсии DA. Для удобства представим следующую модель-аналогию — «корабль викингов» (дракар), где ряды пар весел будут означать позицию соответствующих неметрических признаков, а поднятое вверх весло — проявление соответствующего признака. Если у особи наблюдается направленная асимметрия проявления фенов разных признаков, большинство «весел с одного из бортов корабля» будут подняты вверх, а с противоположного, напротив, — погружены в воду. При флуктуирующей асимметрии «весла в разных парах» (по аналогии с разными признаками) будут направлены случайным образом.

Пусть наблюдается резкое преобладание частоты фенов на одной из сторон: $a = 15$; $b = 45$; $c = 15$; $d = 15$. В этом случае $TA = 0{,}444$; $FA = 0{,}333$ (75%); $DA = 0{,}111$ (25%). Следовательно, этот способ расчетов позволяет учесть реальную величину и соотношение дисперсий флуктуирующей и направленной асимметрии по отношению к дисперсии общей асимметричности. Важным преимуществом такого подхода является возможность получать индивидуальные оценки флуктуирующей и направленной асимметрии и их соотношения, а следовательно, оценивать стабильность развития не только группы, но и отдельных особей.

Следует обратить внимание еще на одно обстоятельство. В тех случаях, когда у отдельной особи выражена направленная асимметрия проявления фенов разных признаков, это означает, что структурогенез на разных сторонах тела идет с разной скоростью и проходит разный по длине морфогенетический путь. Например, на одной стороне большинство фенов как структурных элементов уже проявились, а на другой они еще не сформировались. Таких случаев в природных популяциях существует немало. В частности, мы неоднократно обнаруживали у когорты быстро созревающих сеголеток весеннего рождения в популяциях рыжей и красной лесных полевок доминирование одностороннего асимметричного преобладания числа шовных выростов лобно-предчелюстного шва, т.е. направленную асимметрию. Напротив, у сеголеток летних и осенних пометов направленная асимметрия не выражена и наблюдается флуктуирующая асимметрия числа шовных выростов, т.е. отсутствие корреляции числа выростов между сторонами черепа.

Интересно, что в смежных, но надежно пространственно изолированных популяциях у одного и того же вида могла наблюдаться противоположная полярность направленной асимметрии. В одной популяции рыжей полевки в Орен-

бургской области несколько лет подряд преобладали «весенние» особи, у которых число шовных выростов всегда в среднем было больше на левой стороне, а в изолированной 30-километровым ландшафтно-экологическим степным водоразделом смежной популяции, наоборот, регулярно преобладали зверьки данной когорты, у которых на правой стороне черепа число выростов было больше. В любом из этих случаев быстро развивающиеся сеголетки, по-видимому, не успевают «построить» в морфогенезе необходимые структурные элементы на одной из сторон, что и приводит к проявлению направленной асимметрии.

Оценка связи индивидуальных показателей асимметричности FAnm с величинами дисперсий *TA*, *DA* и *FA*, формулы которых приведены выше, была выполнена нами на всем изученном материале по обыкновенным полевкам, отловленным ловушками в природе. Результаты оценки (табл. 7.7) показывают, что коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен r_s = 1,0 между индивидуальными индексами нестабильности развития FAnm и индивидуальными дисперсиями общей асимметричности *TA*, т.е. эти показатели оказались полностью взаимозаменяемыми. Коэффициент корреляции FAnm с величиной индивидуальной дисперсии направленной асимметричности *DA* оказался невысоким и составил r_s = 0,298, а для индивидуальных дисперсий флуктуирующей асимметрии *FA*, напротив, достаточно большим — r_s = 0,893. Отсюда следует, что FAnm, так же как *TA*, представляет собой аддитивную оценку, включающую компоненты дисперсии направленной и флуктуирующей асимметрии. Основную роль в этом случае играет компонента дисперсии флуктуирующей асимметрии проявления фенов, поэтому показатель FAnm, действительно, характеризует величину флуктуирующей асимметрии как у отдельной особи, так и в группе особей при усреднении индивидуальных значений в выборке.

Поскольку показатель FAnm пропорционален *TA* он, кроме компонент дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии, должен потенциально включать и компоненту дисперсии антисимметрии, которая приводит к ненулевой корреляции между *FA* и *DA* (см. табл. 7.7). В принципе *FA* и *DA* не должны коррелировать, если *DA* будет всегда характеризовать однополярное проявление направленной асимметрии. В случае, например, если DA отражает смесь ситуаций: преобладание кирального одностороннего проявления фенов у одних особей наблюдается всегда на правой стороне тела, а у других — на левой, присутствует большая доля компоненты антисимметрии (ANS). За все время исследований мы встретили лишь один случай отчетливой антисимметрии проявления фена для вариации — крупное лобное отверстие *foramen frontale magnum* у большеухой полевки *Alticola macrotis*. Однако на оценку индивидуальной дисперсии флуктуирующей асимметрии проявления фенов эти ситуации не должны существенно повлиять, а сам показатель будет точнее отражать феномен собственно флуктуирующей асимметрии, чем FAnm.

Таблица 7.7. Сравнение непараметрических коэффициентов корреляции Спирмена при оценке связи между индивидуальными показателями, характеризующими асимметричное проявление фенов разной природы

Показатели индивидуальной асимметричности проявления фенов	*TA*	*DA*	*FA*
FAnm (%) – индекс нестабильности развития	1,000	0,298	0,893
TA – дисперсия общей асимметричности	-	0,298	0,893
DA – дисперсия направленной асимметрии		-	-0,020*
FA – дисперсия флуктуирующей асимметрии			-

*Примечание: * — значение коэффициента корреляции незначимо отличается от нуля*

Установлено, что зверьки из погадок по сравнению с добытыми в ловушки значимо отличаются также по значениям *TA* и *DA*. Дисперсия направленной асимметрии у зверьков, полученных из погадок оказалась в два раза выше (*DA* = 0,0082), чем у животных, добытых ловушками (*DA* = 0,0041). В то же время значения дисперсий FA у обеих категорий зверьков оказались близкими — 0,0205 и 0,0177 соответственно, а различия между ними — статистически недостоверными. Таким образом, преобладание величин FAnm и *TA* у зверьков, добытых из погадок, связано не столько с различиями в уровне FA (собственно флуктуирующей асимметрии, что проявилось лишь как слабая тенденция), сколько существенным различием в значениях дисперсий направленной асимметрии — DA. Это означает, что среди зверьков, отловленных совами, избирательно преобладают животные с выраженной направленной асимметрией в строении черепа.

7.4.3. Многомерная морфофизиологическая ординация обыкновенных полевок, ранжированных по степени асимметричности проявления фенов неметрических признаков черепа

Мы использовали явление преобладания общей асимметричности черепа у зверьков, добытых из погадок, для того, чтобы косвенно маркировать потенциальных жертв совы в природной популяции и в дальнейшем изучить их специфику по морфофизиологическим признакам и признакам поведения. Зверьков, отловленных живоловками, ранжировали по проявлению асимметричности черепа, полагая, что сова чаще отлавливает более асимметричных особей.

Всех особей вначале разделили на две группы: первая — зверьки с сильным асимметричным проявлением фенов, вторая — с диссимметричным. Сравнивали асимметричных и диссимметричных полевок одних и тех же возраст-

ных групп: неполовозрелых и половозрелых сеголеток и перезимовавших животных, по комплексу морфофизиологических признаков. Пошаговый дискриминантный анализ выявил отчетливую морфофизиологическую специфику двух групп животных разных возрастов (рис. 7.5). Статистически значимыми оказались три первые дискриминантные функции. Вдоль первой дискриминантной оси проявляются, как это хорошо видно, возрастные различия: слева расположены центроиды перезимовавших зверьков, а справа — молодых. Взрослые сеголетки занимают промежуточное положение. Следовательно, справа — налево в направлении от молодых, к старым увеличиваются общие размеры животных и масса их внутренних органов (см. рис. 7.5, А).

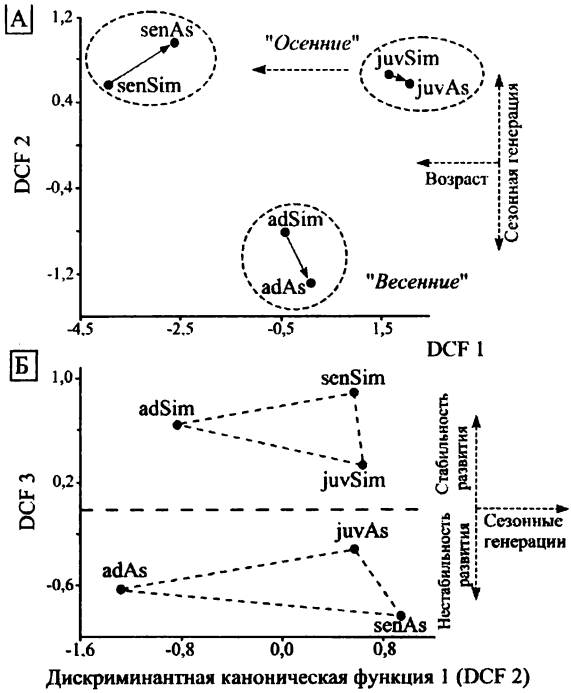


Рис. 7.5. Дискриминантный анализ морфофизиологических особенностей «асимметричных» и «симметричных» полевок разных возрастных групп.
А – проекции центроидов выборок в плоскости первой и второй дискриминантных канонических функций: juv - молодые, ad - взрослые сеголетки и sen – зимовавшие животные (Sim – подгруппа симметричных и диссимметричных особей, As – асимметричных зверьков по проявлению фенов на черепе); Б - проекции центроидов в плоскости 2-ой и 3-ей дискриминантных канонических функций (по Хиревич и др., 2001)

На первую дискриминантную ось приходится около 70% общей дисперсии межгрупповых различий. Хорошо видно, что эта ось в основном характеризует межгрупповые различия по размерам. Если спроецировать центроиды на первую дискриминантную ось, то будет заметно, что асимметричные зверьки во всех возрастных группах оказываются несколько мельче. Вдоль второй оси наблюдаются резко выраженные различия между представителями разных сезонных генераций животных, но не возрастных групп, а быстро и медленно развивающихся зверьков, условно обозначенных «весенне-летним» и «осенне-зимним» типами развития сеголеток. В настоящее время Г.В. Оленевым (Оленев, 2002) предложено рассматривать их как ФФГ — функциональные физиологические группы, развитие которых представляет собой реализацию двух разных программ онтогенеза. Молодые сеголетки, родившиеся в середине и конце лета, фактически в основном являются представителями «осенне-зимней» генерации, которые не размножаются в год рождения. Из них и формируются перезимовавшие зверьки. Можно считать, что неполовозрелые сеголетки и перезимовавшие животные — это представители одной и той же «сезонной» генерации, но на разных ее возрастных этапах. Из рис. 7.5. видно, что проекции центроидов на вторую ось для групп перезимовавших и молодых зверьков практически совпадают. Следовательно, и после зимовки данная группа зверьков сохраняет многие свои характерные морфофизиологические особенности. Однако эти животные отличаются от зверьков, рожденных в начале лета, для которых характерны очень быстрое развитие и созревание (Оленев, 1991).

На рис. 7.5 также показаны ординаты центроидов вдоль второй и третьей осей. Хорошо видно, что вдоль третьей оси основные различия наблюдаются между диссимметричными (их центроиды расположены в верхней части графика) и асимметричными животными (их центроиды лежат в нижней части). Для наглядности мы соединили пунктиром центроиды разных возрастных групп. Доля дисперсии межгрупповых различий в данном случае составляет более 7%, т.е. масштаб морфофизиологических различий между группами «асимметричных» и «диссимметричных» животных оказался на порядок меньше уровня возрастных различий, но не является случайным эффектом. Межгрупповые различия вдоль третьей оси статистически достоверны на втором уровне значимости ($p < 0{,}01$).

Таким образом, асимметричные животные всех трех возрастов действительно отличаются общими устойчивыми морфофизиологическими чертами. У них больше абсолютные размеры сердца, больший индекс печени при меньшем размере надпочечника и длины тела. Интересно, что индекс, предложенный Н.В. Башениной (1978), — отношение массы почки к массе сердца — также несколько выше, хотя обычно он выше у грызунов — обитателей открытых пространств.

Вопреки нашим исходным представлениям, мы пришли к заключению, что животные с асимметрично проявляющимися на черепе фенами выглядят физиологически даже несколько более благополучными, чем «диссимметричные», хотя и несколько меньшими по размерам тела. Эти свойства сохраняются у зверьков разных генераций. Более точная оценка величины флуктуирующей асимметрии, полученная с помощью FA, не выявила между ними значимых различий, а следовательно, у этих групп животных развитие протекает в сходных условиях. Однако направленная асимметрия, по-видимому, в большей степени проявляющаяся у быстро развивающихся животных, может быть своеобразным внутрипопуляционным маркером избирательности отлова, поскольку именно этих быстро подросших зверьков предпочитает отлавливать сова. Интересно отметить, что «асимметричные» животные отличаются и по шести краниометрическим признакам: в группах молодых и зимовавших зверьков достоверно меньше длина резцового отверстия, коронарная длина зубного ряда, а у взрослых сеголеток значимо больше общее число шовных выростов в области лобно-предчелюстного и переднего лобно-скулового швов черепа.

7.4.4. Этологическая оценка возможных факторов избирательного отлова ушастой совой определенных фенотипов в популяции обыкновенной полевки

Изучение поведения обыкновенных полевок проводили в три этапа. Сначала работа состояла в экспериментальном изучении поведения обыкновенных полевок в тесте типа «открытого поля» и оценке реакции зверьков на предъявление модели хищника (Хиревич и др., 2002). Каждое животное помещали в квадратный загон площадью 150 х 150 см и высотой окружающей стенки 50 см. Для количественного учета перемещений дно площадки было расчерчено на 100 квадратов со стороной 15 см. После каждого животного пол и стенки протирали слабым спиртовым раствором. Ход экспериментов фиксировали два оператора: один учитывал пространственное перемещение полевки на заранее подготовленных бланках, а другой — время начала и окончания каждого элемента поведения и квадрат, где это происходило. Опыты проводили в утренние часы в лабораторном помещении на территории заказника. Длительность эксперимента составляла 3 мин. Полевку высаживали в центр поля и фиксировали элементы поведения (каждый из которых оценивали в баллах активности), а также их продолжительность: 0 — неподвижность (реакция затаивания); 1 — принюхивание; 2 — исследовательская стойка; 3 — почесывание (короткая чистка); 4 — чистка; 5 — перемещение по полю шагом; 6 — быстрое перемещение по полю (бег); 7 — вертикальный прыжок; 8 — попытка выбраться из загона (стремление освободиться).

На втором этапе животное вновь помещали в центр поля и после небольшой выдержки над площадкой пропускали модель ушастой совы в натуральную величину, оценивая активность животного по балльной шкале: 0 — отсутствие видимой активности; 1 — ориентировочное поведение; 2 — слабо выраженная пассивно-оборонительная реакция; 3 — слабо выраженная исследовательская реакция; 4 — хорошо выраженная пассивно-оборонительная реакция.

На третьем этапе к передней части головы зверька внезапно приближали предмет, моделирующий непосредственное нападение хищной птицы, а при оценке реакции использовали следующие показатели: 1 — исследовательская реакция; 2 — слабо выраженная активно-оборонительная реакция; 3 — хорошо выраженная активно-оборонительная реакция. Затем полевок подвергали эвтаназии и обрабатывали стандартным способом.

Индекс активности каждого зверька рассчитывали по формуле

$$I = \sum_{m=0}^{8} n \cdot t_n \Big/ 180,$$

где n — коэффициент, соответствующий баллу шкалы активности, t_n — общее время (с), затраченное на данный тип активности.

Ранжирование индексов FAnm для полевок, с которыми проводили поведенческие эксперименты, позволило выделить три группы полевок: 1 — с низким уровнем FAnm; 2 — с промежуточным уровнем; 3 — с высоким уровнем общей асимметричности проявления фенов разных неметрических признаков черепа.

Обыкновенные полевки с повышенным уровнем асимметричности строения черепа реагируют на пролетающую над экспериментальным загоном модель совы значимо активнее ($H = 5{,}17$; $p = 0{,}023$).

Многомерную ординацию поведенческих реакций провели с помощью факторного анализа по комплексу признаков поведения в тесте типа «открытое поле», включая реакции на «модель совы» и имитацию нападения хищника, а также индивидуальный ранг флуктуирующей асимметрии неметрических признаков черепа FAnm (табл. 7.8). Доля объясненной дисперсии по шести выделившимся факторам составила 75,3%, причем ни один из факторов не был связан с полом. По четвертому фактору проявилась очень слабая связь с возрастом ($r_s = 0{,}19$: $p < 0{,}05$), которой, по-видимому, можно пренебречь. Возможно, этот аспект также может отражать и некоторые неточности в определении возраста для быстро созревающих сеголеток, фракция которых избирательно отлавливается совой.

Интерпретируя величину и направленность факторных нагрузок, можно полагать, что первый фактор характеризует двигательную активность зверьков, поскольку вдоль него наблюдается наибольший разброс между реакциями наи-

меньшей активности (затаивание) зверьков, с одной стороны, и максимальной активности (шаг, бег, прыжки), с другой (табл. 7.8, рис. 7.6). Второй фактор обусловлен изменчивостью комплекса признаков, отражающих, на наш взгляд, смещенную реакцию (чистка, почесывание и др.). Третий фактор характеризует реакцию на модель совы и имитацию нападения хищника и связан с вариацией индекса флуктуирующей асимметрии мелких структур черепа. На его долю приходится 11,5%. Кроме третьего фактора, с изменчивостью индекса FAnm также связаны 4-й и 6-й факторы. В целом доля объясненной дисперсии, приходящейся на 3, 4 и 6-й факторы, коррелирующие с индексом флуктуирующей асимметрии неметрических признаков черепа, составила 33,4%.

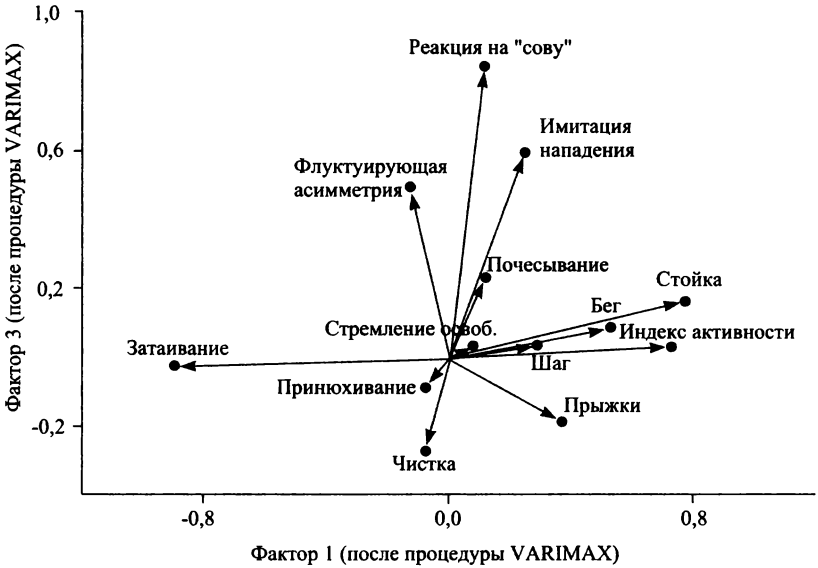


Рис. 7.6. Факторный анализ количественных характеристик поведения обыкновенных полевок в тесте типа «открытое поле», реакций на модель «совы» и имитацию нападения хищника, а также индекса флуктуирующей асимметрии

Факторный анализ позволил выделить три группы зверьков с высокой асимметричностью черепных структур, которые имеют разную структуру поведения. Из них часть полевок отличается повышенной реакцией на модель совы, т.е. они легко вспугиваются хищником и одновременно отличаются тем, что обычно обороняются, а не убегают при внезапном нападении (фактор III). Вторая группа «асимметричных» зверьков является в целом пассивной и характе-

ризуется отсутствием стремления покинуть «открытое поле», а также низкой общей активностью (фактор IV). В то же время для них характерны неожиданные прыжки и спонтанные замирания в вертикальной стойке. Третья группа с высоким уровнем FAnm отличается почти полным отсутствием оборонительной реакции на имитацию нападения и отсутствием такого поведенческого элемента, как «принюхивание», которое связано с ориентировочным поведением и реакцией общей бдительности (фактор VI). Эти же зверьки обладают стремлением к перебежкам и вертикальным прыжкам. Таким образом, можно предположить, что зверьки с высоким уровнем флуктуирующей асимметрии структур черепа действительно отличаются определенными чертами поведения, которые выделяют их и, по-видимому, способствуют тому, что именно эти зверьки могут стать более вероятными потенциальными жертвами ушастой совы.

Таблица 7.8. Факторный анализ параметров поведения обыкновенных полевок с разным уровнем флуктуирующей асимметрии черепных признаков в тесте типа «открытое поле» в сочетании с экспертными оценками реакции зверьков на модель хищной птицы и имитацию нападения (подчеркнуты статистически значимые факторные нагрузки).

Признаки	Факторы					
	I	II	III	IV	V	VI
Затаивание	-0,893	-0,152	-0,025	0,263	0,161	0,105
Принюхивание	-0,072	0,019	-0,087	0,123	-0,025	-0,890
Стойка	0,769	0,013	0,162	0,201	-0,082	0,062
Почесывание	0,122	0,804	0,234	0,081	-0,072	0,019
Чистка	-0,075	0,811	-0,272	0,067	0,097	-0,072
Шаг	0,284	-0,095	0,036	0,124	-0,880	-0,027
Бег	0,528	-0,310	0,087	-0,101	0,493	0,313
Прыжки	0,371	-0,300	-0,182	0,348	0,282	0,385
Стремление освободиться	0,063	-0,131	0,030	-0,890	0,107	0,132
Индекс активности	0,731	-0,097	0,031	-0,550	-0,008	0,295
Реакция на модель "совы"	0,121	0,006	0,837	-0,170	-0,054	0,080
Реакция на "нападение хищника"	0,249	-0,086	0,593	0,098	0,413	-0,270
Ранг асимметричности	-0,124	0,041	0,487	0,384	-0,109	0,231
Объясненная дисперсия	2,543	1,557	1,497	1,563	1,342	1,291
Доля объясненной дисперсии, %	19,6	12,0	11,5	12,0	10,3	9,9

В целях выявления устойчивых групповых различий по признакам поведения провели пошаговый дискриминантный анализ по двум обучающим группам, выделенным в ходе ранжирования индекса FAnm. Первая группа представлена зверьками с высоким уровнем асимметричного проявления фе-

нов, а вторая — особями с симметричным или диссимметричным их проявлением. Анализ этих групп зверьков по комплексу признаков поведения выявил четыре характеристики, которые устойчиво различают группы друг от друга (табл. 7.9). Оказалось, что «асимметричные» зверьки наиболее эффективно отличаются от «диссимметричных» по признакам «реакция на сову». В то же время эти зверьки после вспугивания «совой» не стремятся «освободиться» — уйти с открытого пространства. Они редко чистят шерсть (смещенная реакция) и после вспугивания моделью «совы» не прячутся, но начинают совершать спонтанные прыжки.

Таблица 7.9. Дискриминантный анализ признаков поведения обыкновенных полевок с разным уровнем FAnm.

Признак	Дискриминантная каноническая функция DCF	Коэффициент корреляции переменной с DCF
Реакция на модель "совы"	-0,825	-0,637
Стремление освободиться	0,634	0,268
Чистка	0,436	0,399
Прыжки	-0,390	-0,336
Каноническая корреляция	0,42	
Уровень значимости	$p = 0,011$	

Значения той же самой дискриминантной канонической функции использовали для сравнения всех трех выделенных по рангу асимметричности групп зверьков: «симметричных», «диссимметричных» и «асимметричных» по отдельности (рис. 7.7). Из рисунка видно, что группа «диссиметричных» полевок по среднему значению DCF занимает промежуточное положение между группами «симметричных» и «асимметричных».

Таким образом, проведенный анализ выявил специфику поведенческих реакций зверьков с повышенным уровнем флуктуирующей асимметрии фенов неметрических признаков черепа, которая проявляется в повышенной пугливости зверьков при появлении модели совы, отсутствии у них стремления покинуть открытое пространство и спонтанных прыжках, что в значительной степени повышает шанс для совы заметить зверька. Обнаруженное явление хорошо согласуется с доминированием асимметричных по строению черепа полевок в добыче ушастой совы в составе погадок (Хиревич и др., 2001).

Большая часть полевок с выраженной асимметричностью строения черепа является быстро подросшими сеголетками, которые обычно потенциально участвуют в размножении в год рождения и выполняют функцию наращивания летней численности популяции. Скорее всего, это та самая группа полевок-акселератов, которые обычно отличаются направленной асимметрией в

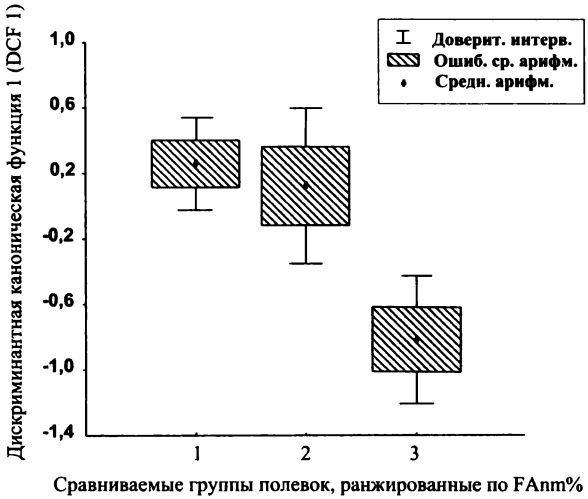


Рис. 7.7. Дискриминантный анализ по признакам поведения обыкновенных полевок с разным рангом нестабильности развития (FAnm).

Группа: 1 – «симметричных»; 2 – «диссимметричных»; 3 – «асимметричных» зверьков по проявлению фенов неметрических признаков на разных сторонах черепа

строении черепа, из-за ускоренного развития и роста. Несомненно, что эти молодые, крупные и еще неопытные животные могут стать удобной и выгодной добычей для хищных птиц, которые предпочтут именно их более осторожным перезимовавшим зверькам. Не исключено, что при невысоком уровне численности в этом может состоять еще одна популяционая «роль» этих быстро созревающих животных: отвлечение хищников от наиболее эффективно размножающихся перезимовавщих зверьков. Вполне возможно, что обнаруженная низкая плодовитость «асимметричных» зверьков в сочетании с их аномальным поведением, «бросающимся в глаза хищнику», могут рассматриваться как элемент популяционной адаптации к прессу хищных птиц. Наличие таких «аномальных» животных в популяции может быть своеобразной «платой» хищнику, которая снижает вероятность отлова нормальных зверьков с высокой плодовитостью (Хиревич и др., 2002).

В итоге можно заключить, что и в данном случае с использованием методов фенетики и популяционной феногенетики удалось выявить скрытую структурированность популяции обыкновенной полевки в отношении фактора избирательности отлова ушастыми совами и, возможно, другими хищными птицами.

7.5. Общие итоги фенетического анализа внутрипопуляционного биоразнообразия: биотип Иоганнсена как альтернативный путь развития

Проведенный нами фенетический анализ позволил во всех рассмотренных случаях выявить скрытое фенетическое разнообразие внутри популяции. Оказалось, что частоты фенов неметрических признаков позволяют надежно различать часто внешне незаметные, скрытые (криптические) внутрипопуляционные классы сходных по определенным биологическим свойствам фенотипов: мигрантов и оседлых, толерантных и восприимчивых к инвазиям, обитателей контрастных биотопов и экотона между ними, подверженных и не подверженных избирательному вылову хищником и других. Примером такой структурированности популяций является и разная скорость созревания сеголеток полевок в сезон рождения: с одной стороны, животные с ускоренным развитием (акселераты), с другой — с замедленным типом развития (ретарданты). Ранее мы уже отмечали, что они были названы Г.В. Оленевым (2002) — ФФГ — функциональными физиологическими группами. Морфогенез этих структурно-функциональных групп полевок обусловлен пороговыми эпигенетическими механизмами (Васильев, 1996), а не является, как считалось ранее, строго детерминированной генотипом ростовой реакцией (Шварц, 1969, 1980). Напомню, что Г.В. Оленевым (1979, 1989) была проанализирована ситуация в ильменской популяции рыжей полевки в год сильнейшей региональной засухи (1975 г.), когда ни один из рожденных в этот год зверьков не принял участия в размножении. Этого не могло наблюдаться при строгой генотипической детерминации скоростей роста (более подробно эта проблема будет рассмотрена в главе 8). В обычные по условиям развития годы и акселераты и ретарданты могут формироваться как два разных класса фенотипов — две альтернативные онтогенетические подпрограммы развития (Оленев, 2002).

Поскольку поддержание стабильной частоты фенов пороговых неметрических признаков обусловлено эпигенетическими пороговыми механизмами, регулирующими переключение морфогенетических процессов в ходе развития, то можно полагать, что в основе поддержания в популяции обнаруженной нами биологической разнокачественности особей в первую очередь лежат эпигенетические причины. Аналогичный вывод о вероятной эпигенетической природе различий между леммингами (*Lemmus lemmus* L.), отловленными на разных фазах динамики численности, косвенно может быть сделан на основе работы норвежских исследователей Андерсена и Виига (Andersen, Wiig, 1982). Авторы обнаружили морфологические различия между животными разных фаз численности, которые проявляются по частотам неметрических признаков черепа. Однако, обнаружив связь частот встречаемости вариаций неметрических признаков скелета с фазой динамики численности норвежских леммингов, они используют эти аргументы

для доказательства справедливости известной гипотезы Читти (Chitty, 1967) о том, что популяционные циклы мелких мышевидных грызунов — это результат существования генетического полиморфизма по поведенческим признакам. Хорошо известны электрофоретические исследования Кребса (Krebs, Myers, 1974; Krebs, 1978), которые показали, что молекулярно-генетические изменения действительно происходят в популяциях грызунов при циклических изменениях плотности населения и могут повторяться во времени. Ответ на вопрос о возможной роли генетических факторов в природе явлений, приводящих к циклической динамике численности, имеет первостепенное значение для популяционной экологии животных. Однако в свете представлений об открытом относительно недавно альтернативном сплайсинге транскриптома и его роли в дальнешем биосинтезе белков могут появиться сомнения в интерпретации результатов электрофореза белков, полученных в исследованиях Кребса. Рассмотрим некоторые аргументы, позволяющие предполагать иную интерпретацию этих фактов.

Известны исследования Н.Д. Озернюка и его коллег, обнаруживших с помощью электрофоретических методов у одной и той же группы рыб при длительном культивировании в разных условиях низкой и высокой температур качественное изменение в энзиматическом спектре. Хорошо известны также классические исследования возрастных изменений спектра изоферментов лактатгидрогеназы в сердечной мышце у мышей, когда присутствующая на ранней стадии развития фракция фермента ЛДГ-5 у взрослого организма на электрофореграмме полностью исчезает и доминирует фермент ЛДГ-2, которого не было на ранней фазе развития (Маркерт, Уршпрунг, 1973). В недавнем исследовании А.Ю. Левых (2001) при изучении электрофоретического спектра белков в трех удаленных популяционных группировках красной полевки на разных фазах динамики численности показано, что некоторые доминировавшие при спаде численности аллели ферментов, частота встречаемости которых была близка к 80%, на последующем пике численности на следующий год полностью отсутствовали, но встречались с такой же высокой частотой аллели, которые вообще не были встречены в популяции в предыдущем году. Поскольку нельзя представить себе такую систему скрещивания и отбора, которая бы привела к подобной «динамике аллелей», можно лишь предположить, что этот эффект обусловлен перестройкой эпигенетической системы, и, возможно, за счет альтернативного сплайсинга произошло переключение с производства одних ферментов на создание других, которые, по-видимому, физиологически необходимы особям популяции на пике численности. Это вполне согласуется с предыдущими двумя примерами и представляется более правдоподобной версией интерпретации того феномена, который был описан Кребсом.

Таким образом, можно внести существенную поправку в его гипотезу, полагая, что при циклических колебаниях плотности грызунов может происходить переключение развития за счет эпигенетической регуляторной систе-

мы, т.е. модификация работы эпигенотипа в соответствии со средовыми требованиями, что может приводить к иному набору физиологически необходимых ферментов. Поэтому, скорее всего, можно ожидать, что не баланс генотипов играет ведущую роль в динамике численности, а эпигенетическая система адекватно параметризует развитие таких морфозов, которые соответствуют складывающейся популяционно-экологической ситуации. С нашей точки зрения более вероятно, что колебания численности исходно обусловлены пороговыми изменениями в энергетическом бюджете животных при разных уровнях плотности и общей стрессированности, однако обсуждение этой интересной проблемы явно выходит за рамки этой книги.

Многие классические примеры полиморфизма (Ford,1940), характеризующего биоразнообразие внутри популяции, связаны с биологической спецификой морф. Хорошо известны примеры адаптационного полиморфизма окраски, обнаруженного у божьей коровки *Adalia bipunctata* (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966), или, например, окрасочного полиморфизма у обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* (Гершензон, 1946, 1974). В этих случаях наличие двух окрасочных морф в популяциях маркирует биологическую специфику животных, приводящую к регулярному сезонному колебанию долей морф, обеспечивающих, по мнению авторов, адаптивные репаративные функции по поддержанию численности популяции. Молекулярно-генетическая природа формирования окрасочного полиморфизма у некоторых форм, в частности млекопитающих, детально изучена (Эванс, Яблоков, 1983; Evans, Yablokov, 2004).

Как показали многолетние исследования Н.Г. Евдокимова (2001) обыкновенная слепушонка также является полиморфным по окраске видом, многие популяции которого на территории Южного Зауралья представлены зверьками черной-меланистической и охристо-бурой морф. Встречаются также зверьки серой окраски и чепрачные — бурые, но с широкой черной полосой вдоль спины. Рассмотрим некоторые аспекты окрасочного полиморфизма у слепушонки, генетическая природа которого в свете упомянутых выше работ, не вызывает сомнений (Чепраков и др., 2005), при этом будем считать окрасочные морфы слепушонки генетически обусловленными маркерами биоразнообразия в популяции. Кроме того, следует добавить, что в ходе специальных исследований окрасочных морф слепушонки, проведенных М.П. Мошкиным с соавторами, показана фундаментальная биологическая природа физиологических различий между зверьками черной и бурой окраски, включая и их устойчивость к стрессу (Большаков и др.,1989; Мошкин, 1989).

Некоторые результаты наших исследований по фенетике слепушонки, проведенных совместно с Н.Г. Евдокимовым и В.П. Позмоговой (Васильев и др., 1992 б), уже обсуждались выше в разделе 6.4.1. Особый интерес представляет иной случай фенетического сравнения между собой зверьков, отно-

сящихся к разным окрасочным морфам в одной и той же популяции, который уместно рассмотреть в данном разделе.

В одной из популяций слепушонки на территории Башкирии, которой было дано условное наименование «баймакская» (по названию административного района), доля меланистов при тотальном вылове нескольких поселений составила 15%. При достаточно большом общем числе отловленных животных выборка меланистов оказалась вполне репрезентативной для проведения фенетического сравнения по частотам фенов неметрических признаков с доминирующей бурой морфой. Напомним, что сравнение проводили только по признакам, частота встречаемости фенов которых не зависит ни от пола, ни от возраста зверьков.

Перед фенетическим сравнением морф была проведена оценка однородности распределения частот фенов в выборке, которая могла выявить возможную смещенность или неустойчивость критериев выделения фенов при первичной классификации объектов. Для этого материалы по обеим морфам объединили и сравнивали животных четных и нечетных порядковых номеров. Сравнение по 26 неметрическим признакам черепа (см. рис. 6.9) показало, что ни в одном случае различия по встречаемости признаков в этих группах не оказались статистически значимыми, что указывает на случайный характер варьирования признаков, отсутствие смещенности и неустойчивости критериев при классификации. Средняя фенетическая дистанция между выборками «четных» и «нечетных» по порядковому номеру выборки особей оказалась близкой к нулю (MMD = 0,001 ± 0,005) и статистически недостоверной.

В то же время при сравнении зверьков разных морф были выявлены достоверные различия по семи фенам неметрических признаков (см. рис. 6.9: 9, 14–17, 19, 20). Фенетическая дистанция между морфами оказалась неожиданно велика (MMD = 0,055 ± 0,011). Полученный результат показывает, что окрасочные морфы в эпигенетическом отношении существенно различны. Выявленная между морфами фенетическая дистанция приближается к межпопуляционному уровню различий. В данном случае сравниваемые группы фенотипов четко внешне маркированы окраской и легко поддаются выделению в популяции, а их генетическая природа почти не требует доказательств. В этой ситуации для нас важно подчеркнуть, что различия в частотах фенов неметрических признаков позволяют маркировать зверьков обеих морф по их эпигенетической специфике.

Другой пример эпигенетической природы формирования структуры рисунка у окрасочных морф получен нами (Васильев, Лобанова, 2002) при сравнении цветоморф гоплии золотистой (*Hoplia aureola* Pall.), обитающих на разных кормовых растениях в горных районах Читинской области. Порядок ослабления светлого чешуйчатого покрова при развитии рисунка отражает иерархическую природу формирования элементов его структуры. Наиболее часто встречающиеся перемычки имеют наименьшую среднюю сложность, а наиболее редкие элемен-

ты — наибольшую. Регрессионный анализ средних значений показателя сложности рисунка надкрылий для отдельных элементов рисунка и их абсолютных частот встречаемости выявил четкую обратную связь между этими переменными, т.е. пороговую природу появления элементов меланинового рисунка надкрылий и переднеспинки жуков — фенов (Лобанова, 2004). Эти результаты хорошо согласуются с закономерностями описанной нами выше эпигенетической изменчивости рисунка надкрылий усача изменчивого (см. раздел 5.2).

Для *H. aureola* наиболее часто встречающимися вариантами окраски покровов являются сочетания желтой и зеленой, несколько реже — комбинации серой и голубой окраски, а также сочетания с ними зеленого цвета (Корсун, 1994; Лобанова, 2004). Выявлена связь между окраской покровов и общей композиционной сложностью элементов (фенов) их меланинового рисунка: особям разных окрасочных фенотипов свойственен свой уровень сложности рисунка переднеспинки (H = 107,62; p < 0,001) и надкрылий (H = 113,77; p < 0,001). При объединении жуков в группы по вариантам сочетания окраски переднеспинки и надкрылий были выделены цветоморфы по признаку общей окраски покровов. В этом случае также установлены значимые межгрупповые различия по показателю общей сложности рисунка покровов, который характеризует степень проявления разных фенов в структуре пигментного рисунка надкрылий и переднеспинки жуков (H = 274,33; p < 0,001). Особи, покровы которых несут голубые или серые чешуйки, отличаются более сложным меланизированным рисунком, а жуки, окраска которых определяется в основном желтыми чешуйками, имеют самый простой рисунок.

Исследования Н.Л. Лобановой (2004) показали также, что у имаго, способных к относительно дальним перелетам, по сравнению с особями относительно оседлой группы значительно ниже величина флуктуирующей асимметрии структуры рисунка — FAnm (H = 4,37; p < 0,01). Опираясь на исследования А.В. Присного (1980) и И.В. Батлуцкой (1993), выявивших связь элементов рисунка покровов насекомых с иннервацией и строением прикрепляющихся пучков мышц, можно предполагать, что значимое снижение флуктуирующей асимметрии рисунка у жуков, способных к относительно дальним перелетам, связано с необходимостью согласованной работы их нервно-мышечного аппарата во время полета.

Таких примеров, когда в популяции проявляется скрытая или явная структурированность регулярно формирующихся однородных классов фенотипов — *криптических* и *дистинктивных* морфозов, имеющая эпигенетическую природу, можно привести значительно больше, однако и рассмотренных случаев достаточно для осознания широкого распространения данного явления, а также его популяционно-экологической значимости.

По отношению к обнаруженным нами в популяции фенотипическим классам сходных между собой особей, которые являются отражением одного и того

же «креода» и отличаются от представителей других таких же классов, сформированных вдоль других «креодов», можно использовать предложенный Иогансеном термин «*биотип*». Первоначально биотип означал проявление групповой наследственной однородности внутри чистых линий. Во времена Иогансена считалось, что линнеевский вид состоит из так называемых жорданонов (наследственно определенных «малых» видов), которые в свою очередь делятся на биотипы. На таком делении групповых наследственно обусловленных различий настаивал в 20-е годы и Ю.А. Филипченко (1978). Биотипы были описаны у многих растений-самоопылителей, но в зоологии они почти не используются, поскольку у животных такие ситуации описывались редко. Открытие в последние годы с помощью новых молекулярно-генетических и цитогенетических технологий филогеографии многочисленных двойниковых форм и хромосомных рас может в дальнейшем вновь подтолкнуть исследователей к возрождению генетических аналогов «жорданонов» и «линнеонов».

Современное определение термина биотип отличается от первоначального толкования, данного В. Иоганнсеном. В словаре терминов по генетике и цитологии под биотипом понимается «группа особей вида или разновидности, обычно не имеющая четких морфологических отличий от других групп, но обладающая устойчивыми биологическими или физиологическими особенностями. Совокупность родственных биотипов внутри вида составляет отдельный его экотип» (Гуляев, Мальченко, 1983, с. 20). В свою очередь экотип, по определению тех же авторов, — это «относительно наследственно устойчивая форма данного вида (эковида), свойственная определенным почвенно-климатическим условиям внутри его ареала и приспособленная отбором к существованию в этих условиях. Экотип — единица эколого-географической систематики культурных растений; в состав его входит группа родственных биотипов. Различные экотипы в пределах вида свободно скрещиваются друг с другом» (Там же, с. 236). Такое толкование терминов по отношению к культурным растениям было введено Н.В. Вавиловым и его последователями для целей эколого-географической систематики культурных растений. Если генетико-ботаническое определение биотипа согласуется с рассмотренными нами примерами скрытого внутрипопуляционного разнообразия, то приведенное выше определение термина экотип формально во многом совпадает с нашими представлениями о природной популяции как о совокупности особей одного вида, исторически приспособленной к локальным условиям обитания и обладающей устойчивыми, регулярно шлифуемыми отбором, чертами развития (эпигенетическим ландшафтом).

С эпигенетических позиций чистая линия представляет собой искусственно (или естественным образом у самоопылителей и клональных видов) отобранный альтернативный путь развития, маркированный каким-либо характерным фенотипическим свойством, по которому и идет «очищающий»

инбридинг. Длительный отбор одного такого пути развития углубляет эпигенетический креод (Шишкин, 1988) и все больше приводит зарегулированию и стабилизации его развития у потомков. В результате фенотипический маркер, по которому был сориентирован отбор, будет регулярно с высокой устойчивостью воспроизводиться потомками, т.е. устойчиво наследоваться (Шишкин, 1984 а). В основе устойчивого воспроизведения фенотипа чистой линии лежат эпигенетические механизмы, аранжированные определенной генетической констелляцией генов-переключателей и параметризаторов развития.

Таким образом, есть все основания воспользоваться термином «биотип» в отношении описания исходного биологического явления, но уже с позиций эпигенетики, так как существующее для этого в рамках эпигенетической теории понятие «морфоз» интуитивно связывается с крупными индивидуальными уклонениями в развитии. Не противоречит это толкование понятия биотип и генетико-ботаническому определению, так как в наших примерах речь идет именно о морфологически внешне мало различимых, скрытых группах фенотипов, обладающих устойчивыми биологическими или физиологическими особенностями. Наряду с плохо различимыми мы выделяем в качестве биотипов и хорошо различимые классы однородных фенотипов, например окрасочные морфы особей слепушонки, которые отчетливо биологически различаются друг от друга (Большаков и др., 1989; Мошкин, 1989).

Подводя итог сказанному выше, можно определить *биотип как группу биологически сходных фенотипов в популяции, формирующихся на основе альтернативного пути развития, соответствующего определенному эпигенетическому креоду* (в понимании Уоддингтона). Биотипы, как правило, должны быть различны и в эпигенетическом, и в генетическом отношении, так как являются результатом действия генов-переключателей развития и исторически формируются и поддерживаются в популяции как адаптивный резерв эпигенетической системы в меняющейся экологической обстановке. Своеобразными примерами устойчивых биотипов, совпадающими по масштабу с экотипами, являются эпигенетические группировки лососевых рыб (проходные, озерные, речные, неотенические), о чем упоминает в своей монографии М.К. Глубоковский (1995).

Биотипы формируются исторически длительно и отражают спектр эпигенетических возможностей популяции и таксона в целом, который обеспечивает весь необходимый набор морфогенетических реакций в ответ на экологические изменения, происходившие при эволюции таксона. В значительной степени биотипы отражают веер определенных дискретных модификаций развития — морфозов, которые обеспечивают популяции возможность быстрого и успешного адаптивного маневра в меняющихся условиях обитания (Васильев, 1996).

Интересно, что биотипы могут проявляться композиционно, как «слоеный пирог», поскольку многие важные черты физиологии, поведения, био-

механики, окраски формируются независимо в соответствии с эпигенетически заданными в популяции особенностями и проявляются в виде определенной части «эпигенетического ландшафта». Это приводит к случайному многомерному наложению разных биотипических черт в морфогенезе конкретной особи. Только многомерный морфометрический и/или фенетический анализ позволяют осуществить ординацию скрытых биотипов, представляющих собой дискретное устойчивое сочетание определенных черт фенотипа, оценить внутрипопуляционное разнообразие как отражение исторически возникшего свойства группы особей, а не индивидуума. Такая же почти независимая комбинаторика разных биотипических свойств наблюдается и при сравнении видимых проявлений полиморфизма — внутрипопуляционного биоразнообразия. Поэтому одна и та же особь может быть отнесена к разным биотипам — особям с неодинаковой морфогенетической, физиологической и эколого-этологической реакцией на определенное изменение среды, т.е. протестированным в определенном биологическом отношении и давшим на него один из возможных исторически сформированных альтернативных ответов в виде пути развития или морфоза. На другое тестирующее воздействие среды проявится иная констелляция свойств, позволяющая объединить иной круг особей в качестве биотипа, в котором могла быть и особь, отреагировавшая на предыдущий стимул.

Потеря популяцией тех или иных биотипов, т.е. альтернативных путей развития, в некоторых экологических ситуациях может оказаться роковой и привести к ее исчезновению или резкому преобразованию. В этом проявляется экологическая роль биотипов в популяции — обеспечение минимального развитийного разнообразия, дающего возможность адаптироваться к меняющимся условиям среды. Тем не менее из-за буферных инерционных свойств эпигенетической системы потеря одного из альтернативных путей развития возможна лишь при существенном инадаптивном изменении всей системы. Это позволяет надеяться на то, что биологическое разнообразие биотипов в популяции избыточно и чрезвычайно устойчиво, являясь свойством всей системы. К потере разнообразия биотипов в популяции может привести длительный инбридинг, физическое нарушение генома (индуцированный мутагенез), транспозиции (перестройки генома за счет мобильных диспергированных элементов — транспозонов). Последние два фактора могут, напротив, и повысить биотипическое разнообразие популяции.

Таким образом, используя методы фенетики, можно оценивать внутрипопуляционное биоразнообразие и выявлять *биотипы*, т.е. сходные в развитийном (эпигенетическом), экологическом, морфо-физиологическом и генетическом отношениях группы фенотипов в популяции, опираясь на эпигенетические различия, маркируемые частотами фенов неметрических пороговых признаков.

Глава 8

ФАКТОРЫ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПОВ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

Проблема скоростей морфологических преобразований в процессе эволюции издавна привлекает к себе исследователей и упоминается еще в работах первых эволюционистов Ламарка и Дарвина. Крупный вклад в понимание феноменологии и причинности скоростей морфологической эволюции внесли исследования Джона Холдейна, который ввел единицу измерения скорости морфологического признака — дарвин и Джорджа Симпсона (Simpson, 1961), подразделившего эволюционные процессы по темпам изменений от медленных до очень быстрых, назвав их соответственно бради-, горо- и тахителией. Глубокое исследование проблем, касающихся изучения темпов эволюционного процесса, проведено А.П. Расницыным (1987), который предложил гипотезу адаптивного компромисса. Согласно его представлениям, скорость эволюционных изменений ограничивается тем, что развитийная (эпигенетическая) система конкретного вида исторически формируется как сложный и оптимальный адаптивный компромисс, зависящий от организации процесса развития у других видов, входящих в биоценоз, а также общих ценотических системных требований. Изменение такой развитийной системы чрезвычайно затруднено и опосредовано ценозом, что должно снижать скорость ее перестройки и приводить, скорее, к эвадаптивному (термин А.П. Расницина) и когерентному (согласованному типу) эволюции, чем к некогерентному (по В.А. Красилову, 1969, 1977) и инадаптивному (по А.П. Расницыну).

Не будем перечислять все работы, посвященные этой достаточно сложной проблеме. Достаточно напомнить возникшую в конце XX в. дискуссию вокруг хорошо известной гипотезы «прерывистого равновесия» (punctuated

equilibria) Н. Элдреджа и С. Гулда (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977). Подробные обзоры этой темы можно встретить во многих крупных теоретических обобщениях (Воронцов, 1984; Татаринов, 1988; Воробьева, 1987; Расницын, 1987; Гилева, 1990; Rieppel, 1990; Saunders, 1990; и др.). Гипотеза Гулда и Элдреджа дала новый импульс в изучении темпов эволюции на разных иерархических уровнях — от популяций до биомов (Марков, Наймарк, 1998; Жерихин, 2003; Северцов, 2004). Показаны многочисленные примеры быстрых преобразований, сменяющихся продолжительными стазисами на хорошо датированных ископаемых последовательностях.

Привлекательность этих взглядов для многих исследователей была связана не только с хорошо документированной эмпирикой, но и с привлечением авторами гипотезы «прерывистого равновесия» в качестве одного из главных объяснений быстрой фазы эволюции перестроек регуляторных систем развития: «Мы не видим, каким образом точковые мутации структурных генов могут привести, даже если они постепенно накапливаются, к новому морфологическому типу. Регуляторные изменения, меняющие временные характеристики онтогенетических механизмов, кажутся более подходящими и к тому же быстрыми, что полностью соответствует тем представлениям, которые вытекают из пунктуализма» (Gould, Eldredge, 1977, p.138). Наибольшее разногласие до сих пор вызывает идея специфичности законов макро- и микроэволюции, которая вытекает, по мнению авторов гипотезы, из прерывистого равновесия. С их точки зрения, видообразование — основной материал эволюции, а к макроэволюции как таковой внутрипопуляционные процессы имеют самое отдаленное отношение, что нарушает стройность известного синтеза СТЭ и палеонтологии, который во многом был основан на ранних представлениях генетиков о том, что эволюция сводится к изменению генетического состава популяции (см. Орлов, 1988; Гилберт и др., 1997).

В этой связи обычно упоминается высказывание Ф.Г. Добржанского: «Поскольку эволюция есть изменение генетического состава популяций, механизмы эволюции составляют проблемы популяционной генетики» (Dobzhansky, 1937; цит. по de Jong, Scharloo, 1984, p.1). Наряду с многочисленными теоретическими противоречиями, недооценками и переоценками (см. Расницын, 1987; Старобогатов, 1988) гипотеза «прерывистого равновесия» содержит много рациональных аспектов тесной связи эволюции и онтогенеза (развития). Это обстоятельство стимулировало многих исследователей при обсуждении процесса морфологической диверсификации в ходе эволюции, вновь обратиться к проблеме взаимосвязи эволюции и развития, филогении и онтогении (Ho, Saunders, 1979; Alberch,1980; Rieppel,1990; Saunders,1990; Scharloo, 1991). П. Олберч (Alberch, 1980) так и озаглавил свою статью: «Онтогенез и морфологическая диверсификация», в которой, как уже отмечалось

нами ранее, обсуждается проблема существования эпигенетических ограничений (constraints) морфологической диверсификации, которые, безусловно, влияют на скорость и возможность морфологических преобразований в ходе эволюции. Сущность этой эпигенетической концепции становления морфологической диверсификации на фоне пороговых ограничений развития мы уже рассматривали в главе 3.

Большинство сторонников гипотезы «прерывистого равновесия» настаивают на полном разрыве и несводимости друг к другу микроэволюции и макроэволюции. Однако для такого жесткого утверждения необходимо основываться не только на палеонтологической летописи, которая, несмотря на все уверения палеонтологов, далеко не совершенна, но и на корректном использовании уже имеющихся неонтологических материалов, выстроенных в непрерывный ряд от популяции до высших таксонов. Напомним, что метод «процессуальной реконструкции», обоснованный С.В. Мейеном (1984), позволяет приблизиться к решению этой задачи на неонтологическом материале.

Хорошо известно, что микроэволюционные исследования охватывают диапазон явлений от популяционного до видового уровня, а макроэволюционные описывают процессы выше вида. Однако обстоятельства таковы, что микроэволюционисты обычно не пытаются подняться от популяций к собственно видовому уровню («зависая» на уровне «до подвида»), таксономисты практики не снисходят до популяций и чаще всего не выходят за рамки узкого таксона, а макроэволюционисты игнорируют все явления ниже вида. Так на «стыке» микро- и макроэволюционной проблематики возникает «мертвая зона» — малоосвоенная область, на которую, безусловно, имеет смысл обратить внимание, поскольку она имеет принципиальное значение при решении проблемы соотношения микро- и макроэволюции.

В мировой практике число работ, в которых бы микро- и макроэволюционные явления сопоставлялись одним и тем же специалистом на одном и том же обширном материале, по-видимому, весьма ограничено (см. Черепанов, 1986; Nevo, 1995; и др.). Одна из них — исследование Э.А. Гилевой (1990), получившей важные выводы о неравномерности процесса морфологической диверсификации при изучении соотношения скоростей морфологической и хромосомной эволюции. На огромном (в информационном отношении на момент публикации данной книги близком к исчерпывающему) материале она показала, что лишь на больших временных отрезках по мере повышения ранга сравниваемых таксонов конгруэнтность уровней хромосомной и морфологической дивергенции возрастает. На внутривидовом и внутриродовом уровнях дифференциация кариотипов и морфологических характеристик колеблется асинхронно, что, как отмечает Э.А.Гилева, в сочетании с большой амплитудой колебаний приводит к инконгруэнтной трансформации хромосомных

наборов и «экзофенотипов» на ранних этапах эволюционной дивергенции. Это совершенно справедливый вывод, так как характерные времена изменений, присущие консервативному «эндофенотипу» (кариотипу), не сопоставимы с таковыми для морфологических, относительно более лабильных признаков. Только при далеко зашедшей дивергенции, на макроэволюционном уровне, темпы морфологических изменений начинают хорошо сочетаться с медленной «морфологической» эволюцией кариотипа.

Эти исследования косвенно показали, что эволюция кариотипа протекает чаще всего «медленнее» морфологической эволюции. В этой связи уместно напомнить хорошо известный «принцип компенсации функций» Н.Н. Воронцова (1963) о неравномерности эволюционных процессов в разных системах признаков животных. Аналогичные выводы были сделаны А.А. Тахтаджяном (1954) при описании явления «гетеробатмии» — разных скоростей эволюции разных органов у растений. С.С. Шварц (1980) — убежденный сторонник географического видообразования и идеи микроэволюции, при доказательстве отсутствия принципиальных различий в процессах микро- и макроэволюции, также специально рассмотрел вопрос о разных скоростях эволюционных преобразований в разных системах таксономически важных признаков: биохимических, морфологических, иммунологических и т.д. В итоге он пришел к выводу, что из-за различий в скоростях изменения разных систем признаков при выборе только одной из них неизбежно возникает различная трактовка протекания эволюционного процесса и можно «обоснованно» прийти к разным филогенетическим выводам. При всей справедливости и логичности положений кладистики (Hennig,1966; Platnick, 1980; Шаталкин, 1983; Павлинов, 1988) некоторые ранние макроэволюционные спекуляции, основанные на формальных алгоритмах сортировки филогенетических деревьев, использующих «принцип экономии» — наибольшей парсимонии, вполне согласуются с данным выводом и могут иллюстрировать эту мысль (Farris,1972; Felsenstein, 1982).

В последние годы использование PCR-методов позволило упростить и ускорить процедуру молекулярно-генетического сопоставления таксонов, тем не менее и в этой области вновь возникают те же проблемы. Существует немало разночтений и внутренних конфликтов при параллельном использовании в PCR-анализе ядерных и митохондриальных генов, что требует серьезных усилий исследователей при решении таксономических проблем (Parducci, Szmidt, 1999; Hardig et al., 2000; Semerikov, Lascoux, 2003). Разные ядерные и митохондриальные гены могут иметь разные скорости «эволюционных» перестроек.

Таким образом, по-прежнему необходим поиск адекватных подходов, которые будут наиболее универсальными при сопоставлении микро- и макроэволюционных явлений и мало зависеть от характерных времен этих событий (по крайней мере, на ранних этапах макроэволюции). В качестве одного из таких

подходов мы склонны рассматривать сравнительный анализ фенетического разнообразия популяций, внутривидовых форм, видов и таксонов более высокого уровня, основанный на единой популяционно-феногенетической методологии, опирающейся в свою очередь на эпигенетические представления (Васильев и др., 2004 а, б; Васильева и др., 2005; Васильев, Васильева, 2005).

В некоторых работах показана возможность «сквозного» морфометрического и фенетического анализа от популяций до разных видов. Блестящий анализ морфометрических характеристик и их изменчивости (в духе западной «нумерической» фенетики) от популяций до разных семейств, основанный на использовании универсального способа морфометрического нормирования, провел В.В. Черепанов (1986). В монографии Е.И. Соболевского (1988) на морских млекопитающих показан пример такого же «сквозного» фенетического анализа популяций, внутривидовых групп, разных видов и родов тюленей по дискретным и метрическим признакам. Наши с соавторами исследования фенетического и морфометрического разнообразия популяций, внутривидовых форм в масштабе видового ареала (Васильев, Фалеев, Галактионов и др., 2004), близких видов одного рода (Васильева и др., 2005) и представителей разных родов (Большаков и др., 1980; Vasil'eva, 1999; Васильева, 2002) позволяют надеяться на перспективность применения фенетического подхода при наведении «мостов» между микро- и макроэволюцией. Важность использования фенетических методов для решения этих задач определяется в первую очередь тем, что они допускают эпигенетическую интерпретацию и основаны на косвенном анализе (визуализации) структуры эпигенетического ландшафта изучаемой группы.

Естественно, мы не можем претендовать на решение проблемы соотношения микро- и макроэволюции и главный интерес в этой главе нацелен не на исследование макроэволюционных задач, а на изучение путей и относительных темпов микроэволюционных преобразований таксонов промежуточного уровня: от популяций до дифференцированных подвидов. Важно подчеркнуть, что фенетический анализ темпов микроэволюционных преобразований — это самостоятельная важная и актуальная задача, поскольку из-за постоянно усиливающегося в последние годы антропогенного пресса на природную среду ожидается ускорение микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов, что в свою очередь может неожиданно вывести эволюционно-экологические исследования, носящие фундаментальный характер, в ранг прикладной области биологии (Васильев, Большаков, 1994). Фенетические исследования, являющиеся, с нашей точки зрения, тесно связанными с эволюционно-экологическими, в последние годы все чаще ангажируются при проведении биомониторинга природных популяций (Захаров, Зюганов, 1980; Захаров, 1987; Vasilyev, Vasilyeva, 1995; Васильева и др., 2003).

Экстремальные природные или антропогенные факторы могут ускорить преобразования эпигенетической системы. В этой связи важно обсудить проблему поиска наиболее вероятных факторов, способствующих ускорению процесса фенетической диверсификации популяций и внутривидовых групп. К числу наиболее вероятных эколого-генетических факторов ускорения эпигенетических преобразований могут быть отнесены гибридизация популяций, быстрые перестройки генома из-за транспозиций, вызванных шоковыми экологическими воздействиями, акклиматизация, урбанизация и техногенное загрязнение среды, а также их всевозможные сочетания на фоне общего фактора возрастания изолированности и фрагментации населения видов в ходе прогрессирующей антропогенной инсуляризации популяций. Некоторые из этих аспектов будут рассмотрены в данной главе. Воздействие техногенных загрязнений разной природы на процесс популяционной эпигенетической перестройки мы специально рассмотрим в следующей главе при обсуждении проблем феногенетического мониторинга.

8.1. Хронографический анализ эпигенетических изменений при длительном слежении за популяцией

Перед тем как рассматривать факторы и темпы фенетической дифференциации, следует сначала описать феноменологию хронографических эпигенетических изменений, наблюдающихся в конкретных популяциях модельных видов грызунов. В свою очередь при оценке изменений во времени важно провести предварительный анализ источников наиболее вероятных смещений. Поскольку все дальнейшие сравнения в данном разделе проводили на сравнительно однородной в размерном отношении возрастной группе подросших сеголеток рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) из сакмарской популяции (пойменный лес р. Сакмары, окрестности г. Кувандык, Оренбургская область), исключив группу ювенильных зверьков, то возможной связью проявления неметрических признаков с возрастом и общими размерами тела можно в известном смысле пренебречь. Перезимовавших зверьков в состав выборок не включали, так как различия между взятой группой сеголеток и перезимовавшими животными в среднем составили $MMD = 0{,}0266 \pm 0{,}0010$.

В проявлении ряда фенов были обнаружены половые различия, но они оказались пренебрежимо малыми (в среднем $MMD = 0{,}002$). Сравнения на выборке 1984 г. (пик численности) показали, что в этом году связь с полом проявили признаки 4, 6, 7, 10, 20 (см. рис. 3.13), причем только по 10-му признаку результат совпал с объединенными данными. Средняя фенетическая дистанция между полами была также очень мала ($0{,}0055 \pm 0{,}0028$) и формально оказывается статистически недостоверной, хотя различия близки к перво-

му уровню значимости (p = 0,052). В 1986 г., представленном данными на фазе спада численности популяции, наблюдается иная картина: лишь по одному признаку (№ 28), который ранее не проявлял связи с полом, обнаружены значимые различия ($p < 0,01$). Фенетическая дистанция между полами и в данном случае оказалась близка к нулю (MMD = 0,00003 ± 0,00341) и статистически недостоверна ($p > 0,05$). Поэтому мы пренебрегли этим очень небольшим и неустойчивым в разные годы влиянием связи признаков с полом.

Оценка связи признаков друг с другом в одной из наиболее представительных выборок сакмарской популяции на пике ее численности в 1984 г. выявила значимые коэффициенты ранговой кореляции Спирмена только между 11 парами сравниваемых признаков из 406, т.е. всего в 2,7% случаев. Величины значимых коэффициентов корреляции были крайне низки и колебались в основном от 0,11 до 0,18 (по модулю). Лишь одно значение выбивалось из ряда, но и тогда величина коэффициента корреляция оказалась невысокой. Эта слабая, но статистически достоверная отрицательная корреляция (r = -0,31, $p < 0,001$) была обнаружена между признаками 17 и 18, т.е. между близко расположенными дополнительными верхнечелюстными отверстиями: foramen maxillare-I и f. maxillare-II. Наличие отрицательной связи между признаками не было неожиданным, поскольку из-за их близкого расположения на верхней челюсти при классификации возможны невольные ошибки: отнесение одного признака в качестве другого, и наоборот. Так как общая доля обнаруженных значимых коэффициентов корреляции оказалась ниже 5%-ного уровня (2,7%), то все случаи можно рассматривать в качестве случайных (кроме очевидной слабой связи между 17-м и 18-м признаками). Поэтому, можно полагать, что выявленные слабые корреляции между признаками пренебрежимо мало влияют на общие оценки MMD и ими можно полностью пренебречь. Многие исследователи проверяли связь неметрических признаков друг с другом и приходили к такому же заключению (см. Sjøvold, 1977; Hartman, 1980; Sikorski, 1982; Markowski, Sikorski, 1987; Чеснис, 1988 и др.).

Нами также показано, что величины сезонных сдвигов невелики, и обычно они статистически недостоверны. В среднем величина фенетических дистанций составляет приблизительно 0,017, т.е. сопоставима с различиями между слабо изолированными поселениями полевок из разных биотопов (см. табл. 6.4). Тем не менее следует отметить, что между летним и осенним населением пойменного леса р. Сакмары («пойма-1») в 1972 г. наблюдались статистически достоверные сезонные различия, которые достигли величины 0,040 ± 0,012. Несколько меньшая, но статистически достоверная величина сезонных различий получена при сравнении летнего и осеннего населения в этом же поселении в 1988 г., причем фенетическая дистанция получена на большем объеме фактического материала и оказалась близкой к средней величине сезонных

различий. Таким образом есть основания рассматривать *MMD* = 0,021 ± 0,005 в качестве реальной меры сезонных различий. Влияние сезонного смещения, биотопической изменчивости и принадлежности к разным внутрипопуляционным поселениям, хотя и невелико, но может привести к несколько смещенным оценкам *MMD*, поэтому дальнейшее сравнение хронографических различий в сакмарской популяции ежегодно проводили в одном и том же поселении и биотопе («пойма-1») по летним (июльским) выборкам.

В нашем распоряжении имеются различные по объему материалы из нескольких географически удаленных популяций, причем в ряде случаев эти данные получены при сравнении двух последовательных лет. Например, нижнесакмарская популяция (окр. пос. Черный Отрог в 60 км к северо-востоку от г. Оренбурга, пойменный лес р.Сакмары) изучалась нами в 1986 и 1987 гг. Сравнение показало, что эти аллохронные выборки мало отличаются по частотам фенов неметрических признаков. Средняя фенетическая дистанция крайне мала (MMD = 0,0062 ± 0,0107) и статистически недостоверна ($p > 0,05$), т.е. межгодовые различия меньше по размаху, чем рассмотренные выше средние сезонные.

Данные за два последовательных года не могут дать надежного представления о масштабе хронографических различий по частотам фенов, а следовательно, о степени устойчивости эпигенетической системы популяции во времени. Наибольший интерес представляет возможность изучения долговременных хронографических изменений по частотам фенов на примере сакмарской популяции, наблюдения за которой мы проводили в течение 20 лет (1972–1991 гг.), хотя при этом и не удалось избежать временных пропусков.

Стартовая временная точка в сакмарской популяции была сформирована выборкой 1972 г.. После этого был перерыв в три года. Следующие выборки непрерывно собирали с 1976 по 1978 г., затем вновь был перерыв до 1982 г. Начиная с этого времени, перерывов не было до 1989 г. Последняя временная точка представлена выборкой 1991 г. после годового перерыва. Таким образом, наиболее протяженный непрерывный отрезок наблюдений составил 8 лет. При сборе краниологического материала параллельно проводили учет относительной численности животных. Динамика численности сакмарской популяции за 20 лет наблюдений показана на рис. 8.1.

Видно, что за это время наблюдалось несколько циклов ее колебаний. Важно отметить, что в 1975 г. в Оренбургской области была сильнейшая засуха, после которой в 1976 г. произошло катастрофическое падение численности, и в начале лета наблюдался «популяционный крах», когда в течение всего июня в ходе интенсивного отлова были добыты лишь три молодых зверька. В обычные годы число животных, отловленных теми же ловчими средствами, в это время составляет несколько десятков особей. Затем в июле и августе произошло стремительное восстановление численности, что сопровождалось

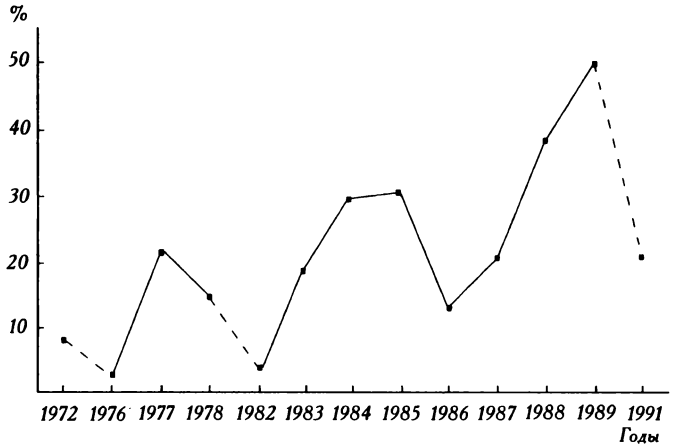


Рис. 8.1. Динамика численности сакмарской популяции рыжей полевки за 20-летний период (1972–1991 гг.)

быстрым созреванием сеголеток и участием их в размножении при почти полном отсутствии перезимовавших животных. В результате уже в конце августа относительная численность рыжей полевки достигла уровня 8,11 экз. на 100 л/с, т.е. почти восстановилась.

К сожалению, мы не располагаем данными по рыжей полевке из сакмарской популяции в год самой засухи. Однако в 1975 г. несколько севернее Г.В. Оленевым на этом же виде был установлен уникальный факт: сеголетки в исследованной им популяции во время засухи поголовно не участвовали в размножении, причем к осени наблюдалась высокая смертность во всех возрастных группах (Оленев, Гуляева, 1977; Оленев, 1979). Поэтому можно полагать, что в более южных районах Оренбуржья для стенотопного лесного вида — рыжей полевки, населяющего здесь в основном влажные пойменные стации, последствия такой сильной засухи в регионе могли закончиться полным вымиранием. Однако этого не произошло благодаря чрезвычайной гибкости эпигенетической системы популяции, обеспечившей в засушливый год возможность переключения развития всех сеголеток на замедленное созревание (по осенне-зимнему типу), а на следующий год, наоборот, чрезвычайно высокий темп их созревания (по весенне-летнему типу). Г.В. Оленев (1989, 1991, 2002) в ходе многолетних наблюдений за ростом и развитием меченых зверьков в популяции рыжей полевки на Южном Урале, как уже ранее упоминалось, обнаружил несколько, так называемых ФФГ (функциональных физиологических групп в популяции), различающихся по скорости развития и созревания.

Весной в той же сезонной генерации наряду с быстро развивающимися сеголетками имеются медленно развивающиеся зверьки, которые способны в критической ситуации дожить до следующей весны, не созревая в год рождения (рис. 8.2). Мы сравнили с Г.В. Оленевым на его материале по меченым животным рыжих полевок из разных ФФГ по комплексу частот фенов неметрических признаков черепа и обнаружили, что эти совокупности зверьков могут отличаться друг от друга (Оленев, 1991).

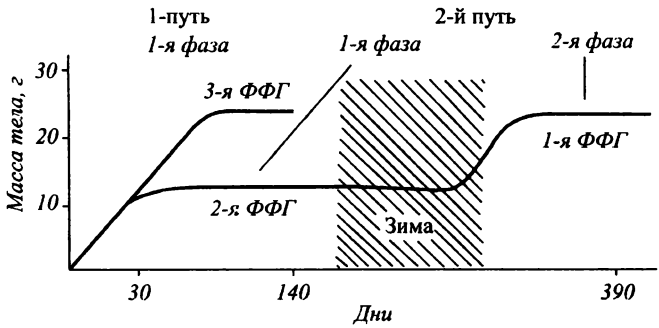


Рис.8.2. Схема двух онтогенетических путей развития (по Г.В. Оленеву, 1991, 2002). 1–3 — функциональные физиологические группы (ФФГ): 3-я — однофазный рост, 2-я и 1-я — двухфазный рост

С точки зрения эпигенетических представлений в данном случае можно предполагать наличие развилки эпигенетического креода, которая позволяет реализовать переключение развития по одному или другому типу у этих близких в генетическом отношении животных. Наличие в популяции зверьков с замедленым типом развития, по-видимому, оказалось спасительным экологическим механизмом выживания для сакмарской популяции рыжей полевки в неблагоприятный период времени и позволило перенести эту тяжелейшую засуху. В последующие два года (1977 и 1978) относительная численность в популяции резко возросла и к 1978 г. существенно превысила уровень 1972 г. В 1982 г., по-видимому, был спад численности численности до 4,9%, в последующий 1983 г. — подъем, а в 1984 и 1985 гг. — пик численности. В 1986 г. вновь произошел некоторый спад численности до среднего уровня (15%), а в 1987 и 1988 гг. заметный ее подъем, который в 1989 г. завершился рекордным уровнем относительной численности в данной популяции (54,8 экз. на 100 ловушко-суток). Такой же высокий уровень численности рыжей полевки мы отмечали в другой популяции — илекской — в пойменном междуречье Урала и Илека в июле 1978 г. Хорошо заметно, что, начиная с 1982 г., средний уровень численности в попу-

ляции в целом постепенно возрастает (см. рис. 8.1). Наконец, в 1991 г. наблюдается промежуточный уровень численности, который из-за отсутствия данных за предыдущий год трудно отнести к какой-либо фазе популяционной динамики, однако если в 1990 г. после высокой численности предыдущих лет был спад, то с некоторой долей вероятности можно предполагать, что в 1991 г. сакмарская популяция находилась на фазе подъема численности.

Частоты фенов также колеблются по годам, но в определенном диапазоне, свойственном данному конкретному признаку. По некоторым признакам наблюдаются слабо выраженные тренды некоторого увеличения или снижения частот фенов, как это отмечалось в тоцкой и платовской популяциях. В других, длительное время стабильных, могут проявиться в дальнейшем слабые колебания. Каждый признак, как правило, обладает своей амплитудой колебаний частот и имеет обычно своеобразную, независимую тенденцию изменений. В такие переломные для популяции годы, как 1976, 1982 и 1986, т.е. на фазах спада численности, некоторые признаки могут почти синхронно изменять частоту встречаемости.

Множественное сравнение хронографических изменений частот отдельных признаков выявило статистически достоверные межгодовые колебания по 21 признаку из 29 (см. рис. 3.13). Стабильными признаками оказались 6, 7, 11, 23, 24, 26, 27 и 28, частоты которых мало изменяются по годам (Васильев и др., 2000). Максимально выражены изменения по 2, 5, 10 и 22-му признакам. По признаку 2 (появление вырезки на аборальной части носовой кости) отмечается тренд снижения частоты встречаемости, а по признаку 5 (удвоенное лобное отверстие) — резкая флуктуация в сторону повышения частоты в 1976 г. после засухи. Частота признака 10 (окнообразное выпадение фрагмента барабанной капсулы в мастоидной части) несколько повышается на фазе спада численности и снижается на фазе пика или подъема численности. По 22-му признаку (незамкнутый задний край небной пластинки) также просматривается определенная связь с фазой популяционного цикла: частота признака возрастает на фазе низкой численности и падает в остальные годы (минимальная — в год самой высокой численности, максимальная — в год самой низкой численности). Последний признак, по-видимому, является индикатором быстрого созревания животных. При ускорении развития задний край нёбной пластинки у большинства животных не успевает сформироваться на начальных стадиях постнатального морфогенеза и остается незамкнутым (у многих животных с возрастом происходит смыкание нёбных и верхнечелюстных отростков края нёба в виде «костного мостика», но хорошо заметен стык между этими отростками и костный мостик не является целостной структурой). То же самое можно сказать и о признаке 10: в годы ускоренного созревания на фазе низкой численности мастоидная часть барабанной капсулы не успевает полностью сформироваться, и оста-

ется окнообразный фрагмент выпадения части кости, который покрыт тонкой пленкой соединительной ткани. Таким образом, есть основания считать, что наиболее сильно подвержены хронографическим изменениям частоты признаков, связанных со скоростью развития животных, которая отличается на разных фазах динамики популяции.

Плотностно-зависимая регуляция развития грызунов-эфемеров давно известна зоологам и экологам. В мировой литературе приводятся многочисленные примеры замедления роста и развития молодняка при высокой плотности населения, и наоборот, быстрый рост и развитие сеголеток при низкой плотности, которые уже считаются банальными и кочуют из одной экологической сводки в другую. В общих чертах понятна и популяционная стратегия «развитийного ответа» на неблагоприятные условия, связанные с повышением общего стресса животных при повышении плотности: замедлить развитие и переждать неблагоприятный период времени. Зверьки на ювенильной стадии развития менее агрессивны друг к другу, и общий уровень стресса при замедлении созревания снижается, позволяя популяции сохранять высокую численность. Очевидно, что замедление созревания снижает интенсивность размножения в популяции и тем самым останавливает дальнейший рост ее численности. Например, в илекской популяции, где относительная численность в июле была почти рекордно высокой для вида (57,8 экз. на 100 ловушко-суток), взрослые самки почти прекратили размножаться (доля яловых — 72%), а среди самцов молодняка летних пометов не было отмечено ни одного случая полового созревания. Морфологически многие сеголетки этой популяции имели хорошо выраженные ювенильные черты строения черепа. Противоположные тенденции наблюдаются при низкой плотности, как, например, в шубарагашской популяции рыжей полевки. В этом случае относительная численность полевок была невысока (9,6%), доля яловых взрослых самок была очень мала (5,4%), а доля созревших в год рождения молодых самцов составила 77,8%. Морфологически сеголетки этой популяции были самыми крупными и в большинстве имели зрелую конфигурацию черепа. Таким образом, на основе приведенных фактов можно полагать, что в сакмарской популяции в годы с низкой численностью развитие и общее созревание зверьков ускорялись, а в годы с высокой численностью замедлялись. Эти процессы и были косвенно маркированы некоторыми характерными состояниями неметрических признаков, например фенами 10 и 22, по-видимому, зависящими от скорости протекания развития.

Наибольший интерес представляет анализ данных табл. 8.1, в которой приведены фенетические дистанции между июльскими выборками разных лет в сакмарской популяции. Легко заметить, что фенетические дистанции между 1972 и 1976 гг. выше уровня обычных межгодовых различий (как показывает опыт изучения, например, тоцкой и платовской популяций — см. раздел 6.3) и

достигают уровня межпопуляционных различий. Более того, можно обратить внимание на то, что выборки 1972 и 1976 гг. стоят особняком от большинства последующих. При этом следует отметить, что различия между выборкой 1972 г. и пробами с 1977 по 1991 г., как правило, меньше, чем между этими пробами и выборкой 1976 г. На первом этапе после флукутуации 1976 г. в 1977 г. популяция почти возвращается к первоначальному состоянию (MMD = 0,026 ± 0,004 между 1972 и 1977 гг.), т.е. происходит в значительной степени репарация исходной системы. Однако с 1978 г. хронографические различия между исходной и последующими временными точками начинают неуклонно нарастать (см. табл. 8.1) и достигают при сравнении крайних во времени выборок значительного уровня (*MMD* = 0,119 ± 0,007 или 0,098 ± 0,008). Максимальные хронографические различия выражены между аллохронными выборками крайних лет сравнения и при этом приближаются к уровню «хороших» межпопуляционных.

Сильное отклонение частот фенов в 1976 г. можно объяснить, по-видимому, только резким переключением развития в сторону чрезвычайно быстрого созревания потомков, ведущих начало от немногих выживших после засухи зверьков, хотя малое число основателей популяции в 1976 г. требует учитывать возможность объяснения сдвига и за счет небольшой случайной выборки производителей. Однако нельзя связывать этот сдвиг частот фенов только с действием принципа основателя Майра (Майр, 1968, 1974), так как в дальнейшем в популяции происходит смещение частот в сторону восстановления начального состояния без потери разнообразия. При этом полностью исключить воздействие принципа основателя все же нельзя, поскольку популяция не смогла вернуться к первоначальному состоянию.

Явления общего ускоренного созревания сеголеток в 1976 г., равно как и предполагаемого (по аналогии с данными Г.В. Оленева) общего замедления созревания сеголеток в засушливом 1975 г., говорят в пользу представлений о существовании единого эпигенетического ландшафта популяции, который обеспечивает возможность формирования альтернативных путей развития на основе эпигенетических креодов. Это обеспечивает возможность мобильного дискретного переключения развития зверьков и формирование их фенотипа по адекватному альтернативному пути. Частоты фенов пороговых неметрических признаков маркируют эпигенетическую специфику протекания развития данной группы, представляя собой «слепок» с особенностей ее развития в конкретных условиях среды. Однако следует отметить отсутствие полной (модификационной) зависимости частот фенов от средовых воздействий, как это часто наблюдается по размерным признакам.

Ранее мы (Васильев и др., 1986, 1992) экспериментально доказали чрезвычайную устойчивость частот дискретных вариаций неметрических признаков скелета у линейных мышей к действию самых разных стрессирующих

Таблица 8.1. Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками разных лет в сакмарской популяции рыжей полевки (справа над диагональю) и *MSD* (слева под диагональю)

Год отлова	1972	1976	1977	1978	1982	1983	
1972	-	0,070	0,026	0,029	0,062	0,049	
1976	0,006	-	0,071	0,035	0,041	0,043	
1977	0,004	0,006	-	0,036	0,048	0,034	
1978	0,005	0,007	0,005	-	0,022	0,019	
1982	0,007	0,008	0,007	0,007	-	0,006	
1983	0,005	0,007	0,005	0,005	0,007	-	
1984	0,004	0,005	0,003	0,004	0,006	0,004	
1985	0,005	0,006	0,004	0,005	0,007	0,005	
1986	0,004	0,005	0,003	0,004	0,006	0,004	
1987	0,005	0,006	0,004	0,005	0,007	0,005	
1988	0,004	0,006	0,004	0,004	0,006	0,004	
1989	0,005	0,007	0,005	0,006	0,007	0,006	
1991	0,007	0,008	0,007	0,007	0,009	0,007	
Год отлова	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1991
1972	0,059	0,049	0,084	0,058	0,067	0,065	0,119
1976	0,104	0,101	0,131	0,078	0,086	0,105	0,098
1977	0,020	0,028	0,059	0,052	0,042	0,049	0,086
1978	0,044	0,036	0,068	0,030	0,037	0,051	0,058
1982	0,046	0,044	0,043	0,045	0,034	0,041	0,055
1983	0,019	0,029	0,019	0,012	0,018	0,035	0,034
1984	-	0,002	0,023	0,019	0,013	0,025	0,047
1985	0,003	-	0,029	0,021	0,010	0,020	0,046
1986	0,003	0,003	-	0,046	0,047	0,059	0,074
1987	0,004	0,005	0,004	-	0,012	0,014	0,016
1988	0,003	0,004	0,003	0,004	-	0,012	0,016
1989	0,004	0,005	0,004	0,005	0,005	-	0,024
1991	0,006	0,007	0,006	0,007	0,006	0,008	-

факторов среды по сравнению с количественными морфометрическими признаками. Особенностью дискретных пороговых признаков является то, что по сравнению с количественными — метрическими — признаками их проявление в фенотипе в большей степени зарегулировано эпигенетическими порогами. Необходимы очень сильные стрессовые воздействия, чтобы реализовать уклоняющийся аберрантный путь развития, информация о становлении которого содержится в той области эпигенетического ландшафта популяции, которая далека от главного нормального русла развития. В нормальных условиях только небольшая часть особей может реализовать этот путь развития наряду с другими альтернативными путями (например, разные ФФГ). Можно полагать, что в 1976 г. большинство зверьков сакмарской популяции реализовало в основном такой резко уклоняющийся от главного креода аберрантный

альтернативный путь развития. В этом случае изменения частот фенов статистически маркировали изменение расстановки эпигенетических порогов, характерное для варианта резко ускоренного созревания животных.

Из табл. 8.1 видно, что в сакмарской популяции после 1976 г. резкой флуктуации развития больше не наблюдалось. В меньшем масштабе она проявилась лишь в 1986 г. на фазе некоторого спада численности. В отличие от приуральской популяции выборка сакмарской популяции 1976 г. существенно отличалась и от следующей по времени пробы 1977 г. Начиная с выборки 1978 г. различия между всеми выборками в сакмарской популяции при их попарном сравнении становятся более умеренными и приближаются к величине сезонных колебаний. Это свидетельствует об относительной стабильности частот встречаемости фенов на временном отрезке с 1978 до 1991 г.

Однако если проследить значения *MMD* между крайней выборкой 1991 г. и остальными, то по мере сближения выборок во времени различия между ними постепенно уменьшаются (за исключением флуктуации 1986 г., о которой говорилось выше). Таким образом, намечается направленный постепенный тренд хронографических изменений популяции. Если обратить внимание на диагональный ряд фенетических дистанций между соседними «смежными» годами, то можно заключить, что они, как правило, невелики и вполне сопоставимы с величиной приведенных выше сезонных сдвигов в пределах одного года.

Хорошо известно, что дистанции в матрице *MMD* не удовлетворяют некоторым аксиомам евклидовой метрики (в частности, правилу треугольника), поэтому перед процедурами многомерного анализа: методом главных координат и кластерным анализом, необходимо осуществить лишь «выравнивание» матрицы фенетических дистанций (Hartman, 1980), что и было сделано с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального «стресса» Краскела (Kruskal, 1964).

Многомерное неметрическое шкалирование матрицы фенетических дистанций между аллохронными выборками сакмарской популяции рыжей полевки (см. табл. 8.1) проведено с помощью программы MDSCALE статистического пакета NTSYS-pc (Rohlf, 1988). Полученная шкалированная матрица дистанций обработана методом главных координат. С этой целью проведены двойное центрирование новой матрицы и вычисление собственных чисел и собственных векторов (табл. 8.2) с помощью программ DECENTER и EIGEN (Rohlf, 1988). Метод главных координат позволяет вычислить собственные числа и собственные векторы и провести компонентную оценку межгрупповой дисперсии по среднегрупповым данным без учета внутригрупповой дисперсии. Это полезно отличает его от метода главных компонент и позволяет использовать при многомерной ординации средних выборочных значений при отсутствии материалов о внутригрупповой изменчивости выборок.

Таблица 8.2. Собственные векторы и собственные числа сравниваемых аллохронных выборок сакмарской популяции рыжей полевки, характеризующие первые три главные координаты (PC1, PC2, PC3)

Аллохронные выборки (годы)	Главная координата		
	PC1	PC2	PC3
1972	-0,88314	0,80187	0,64317
1976	-1,57234	-0,67944	-0,21651
1977	-0,30225	0,99812	-0,02030
1978	-0,67376	-0,09671	0,32703
1982	-0,40946	-0,49898	-0,51031
1983	-0,09207	-0,23819	-0,28063
1984	0,50539	0,44587	-0,14466
1985	0,48542	0,44979	-0,11839
1986	0,50695	0,24577	-1,09990
1987	0,32906	-0,31763	0,33282
1988	0,63621	-0,04646	0,13561
1989	0,73268	-0,09063	0,56006
1991	0,73729	-0,97337	0,39201
Собственные числа	6,31522	3,93624	2,74834
Дисперсия, %	48,58	30,28	21,14

В результате анализа главных координат были выделены три независимые компоненты межгрупповых различий. Из табл. 8.2 видно, что координаты аллохронных выборок вдоль первой главной оси направленно изменяются, формируя хорошо выраженный хронографический тренд. С 1972 г. происходит резкая флуктуация в сторону отрицательных значений координат в 1976 г., затем популяция возвращается к исходному положению и после 1982 г. выходит на новый уровень относительно стабильного состояния, который продолжается вплоть до 1991 г. Вдоль второй и третьей осей наблюдаются заметные флуктуации, однако природа этих обратимых колебаний вокруг среднего уровня неясна.

Интересная картина хронографических изменений в сакмарской популяции проступает при построении трехмерного графика (рис. 8.3). Видно, что «популяционная траектория», описывая сложную кривую, к 1991 г. направленно смещается в сторону, противоположную от исходного состояния популяции в 1972 г. Таким образом, вдоль первой главной оси наблюдается направленная компонента хронографических изменений, которая объясняет 48,58% общей межгрупповой хронографической дисперсии, а большая часть хронографической дисперсии между аллохронными выборками носит ненаправленный или обратимый характер. Проведенный анализ (см. рис. 8.3) показывает, что большую часть времени эпигенетическая система популяции, маркируемая частотами фенов пороговых неметрических признаков, находится в относительно стабильном состоянии, однако под действием экстремальных

факторов среды в ней могут происходить быстрые направленные изменения, скорее всего, необратимого характера.

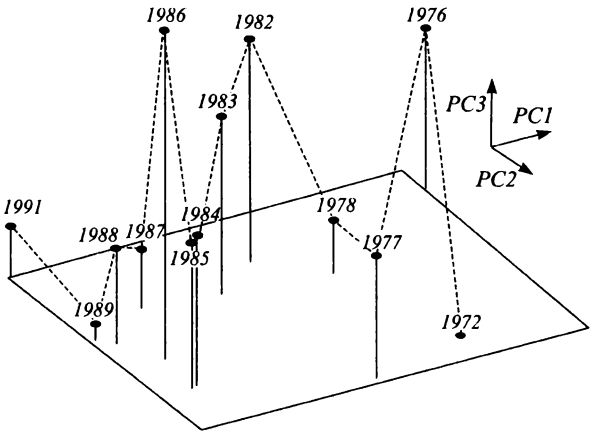


Рис. 8.3. Фенетическая «траектория» хронографических изменений сакмарской популяции с 1972 по 1991 гг. в пространстве трех первых главных координат

В этой связи рассмотрим еще один пример — классическое исследование, проведенное Р. Берри и М. Джекобсоном (Berry, Jakobson, 1975) по комплексу неметрических пороговых признаков в дикой изолированной популяции домовой мыши, обитающей на островке Скоккольм недалеко от Пемброкшира у берегов Англии. Авторы провели анализ хронографических изменений за 12-летний период (1957–1968 гг.) по частотам неметрических признаков, используя фенетические *MMD*-дистанции между аллохронными выборками, расчет которых проводился по формуле Смита (см. раздел 1.8). В работе взяты весенние и осенние сборы мышей, причем иногда это были очень небольшие пробы. Используя матрицу фенетических дистанций, полученную этими авторами, мы так же, как и в предыдущем случае, сначала обработали ее методом многомерного неметрического шкалирования, а затем провели анализ главных координат. Результаты обработки (рис. 8.4) показывают, что вдоль первой главной оси так же, как и в нашем случае с сакмарской популяцией, наблюдается слабо выраженный временной направленный сдвиг, сопровождающийся заметными колебаниями возле среднего популяционного уровня, которые в этом случае частично связаны с обратимыми сезонными изменениями.

Таким образом, в обоих рассмотренных случаях наблюдается в той или иной степени выраженный временной тренд от стартовой временной точки к

Рис. 8.4. Фенетическая «траектория» хронографических изменений в скокхольмской популяции домовой мыши вдоль первой главной координаты за 12-летний период (1957–1968 гг.)

конечной. В силу высокой устойчивости популяционной эпигенетической системы только мощные экстремальные воздействия среды могут привести к заметным ее преобразованиям. Полученные материалы показывают также, что экстремальные воздействия среды в масштабе целого региона приводят к параллельным направленным эпигенетическим сдвигам в соседних популяциях и не разрушают исторически сложившуюся популяционную структуру вида (см. рис. 6.2). По-видимому, такие длительные глобальные тенденции изменения условий среды обитания в районе исследований, как постепенное изменение климата, приводящее к общему остепнению речной поймы, усиление рекреативной антропогенной нагрузки и накапливающееся техногенное загрязнение среды, можно считать совокупной причиной медленного и направленного хронографического тренда эпигенетической системы сакмарской популяции. Существует, по-видимому, постоянное давление отбора, приводящее к ежегодной медленной адаптивной перестройке системы развития популяции, в ходе которой происходит «отслеживание» ежегодно меняющихся условий обитания.

С другой стороны, поскольку корреляция в проявлении фенов разных признаков в основном отсутствует, а их частоты имеют специфические пределы потенциально возможных хронографических колебаний и изменяются не-

синхронно, то, вероятно, и наблюдаемые нами эпигенетические изменения в популяции, маркируемые изменением частот фенов, в основном могут быть обусловлены рассогласованием совместного проявления разных неметрических пороговых признаков за счет небольших сдвигов в местоположении эпигенетических порогов. Тем самым, даже небольшие изменения эпигенетической системы могут нелинейно приводить к существенным изменениям в проявлении тех или иных пороговых признаков и их состояний.

В заключение рассмотрим результаты сравнения двух аллохронных выборок из корнебургской популяции рыжей полевки из окрестностей местечка Корнебург в районе Штокерау в 60 км к юго-востоку от г. Вены (Австрия). Временные точки в этом случае удалены друг от друга почти на три десятилетия (1962–1990 гг.). В этом исследовании было использованы коллекции, любезно предоставленные мне доктором Ф. Шпиценбергер из австрийского Национального музея естественной истории. Условия обитания зверьков в Австрии в ландшафтно-климатическом и биотопическом отношении близки к таковым в Оренбургской области. Сходен и флористический состав, а также ярусность пойменного леса вдоль р. Дунай, который напоминает пойменные леса вдоль р. Урал, например в районе пос. Беляевка.

Часть признаков, характерных для Оренбургской области и Башкирии, отсутствовала в австрийской популяции или имела иное состояние признака (проявление другого фена). Поэтому для сопоставимости данных дополнительные вариации не были включены в анализ. В итоге расчет проводили по 25 фенам неметрических признаков. Статистически значимые различия выявлены по шести признакам. Так же как и в сакмарской популяции, в корнеубургской с 1962 по 1990 г. произошло общее снижение частоты 22-го признака, однако в остальных случаях (2, 3, 9, 14, 15-й признаки) наблюдалась противоположная тенденция.

Средняя фенетическая дистанция между аллохронными пробами в корнебургской популяции составляет $MMD = 0{,}035 \pm 0{,}012$ ($\chi^2 = 47{,}16$; $d.f. = 29$; $p < 0{,}05$). Такой уровень различий соответствует лишь внутрипопуляционному и сопоставим с величиной средних сезонных или некоторых межгодовых различий при сравнении аллохронных выборок из одной и той же популяции, разделенных по крайней мере одним или двумя годами (см. табл. 8.1). Этот результат можно объяснить двумя причинами: либо изученная австрийская популяция рыжей полевки чрезвычайно устойчива во времени, либо вероятные для нее направленные тренды обратимы, и рано или поздно популяция возвращается к стартовой точке. Таким образом, есть основания полагать, что эпигенетическая система популяции высокоустойчива во времени, и только серьезные экстремальные воздействия среды в маргинальных популяциях могут приводить к ее преобразованиям.

8.2. Темпы эпигенетических изменений в линиях мышей и популяциях полевок

Широко известно классическое исследование скорости изменений частот неметрических признаков скелета и оценки по ним генетической дивергенции разных сублиний, проведенное Грюэлом (Grewal, 1962) на мышах линии C57BL, «филогения» которых хорошо известна. Работа так и называлась: «Скорость генетической дивергенции сублиний мышей в линии C57BL». Это исследование позволяет оценить относительную скорость эпигенетических изменений, маркируемых частотами неметрических пороговых признаков скелета, при длительном инбредном содержании в неволе.

До настоящего времени формула Смита для расчетов фенетических дистанций (*MMD*), которая использована Грюэлом, остается актуальной и претерпела лишь небольшие изменения, которые касаются расчета стандартного отклонения и включения известной поправки Анскомба в вычисление частостей неметрических признаков. Таким образом, данные, полученные Грюэлом, хорошо соотносятся с теми, которые приводятся в нашей работе. Матрица фенетических дистанций из работы Грюэла была обработана нами с использованием программ статистического пакета NTSYS-pc (Rolhf, 1988): процедура многомерного неметрического шкалирования (MDS), анализ главных координат (DCENTER, EIGEN).

Материал был представлен 11 сублиниями мышей C57BL разного происхождения. Схема их генеалогии построена по данным работы Грюэла и основана на числе поколений, отделяющих разные сублинии друг от друга после их разъединения. Все сублинии C57BL американского происхождения изучались Грюэлом по поддерживаемым в разных учреждениях Англии стокам. Сублинии, обозначенные на рис. 8.5 и табл. 8.3 как s1–s7, были взяты из лаборатории проф. Грюнеберга. Они представляют собой самостоятельную группу, в которой наиболее удаленные сублинии разобщены 50 поколениями автономного существования. Недавно разошедшиеся сублинии s1 и s2 разделены лишь шестью поколениями. Сравнение проводилось также с двумя точно датированными американскими сублиниями s6J и s6P, удаленными друг от друга на 64 поколения и отошедшими от общего стока лаборатории Грюнеберга на 101 поколение раздельного существования. Особое положение занимает американская сублиния s10Sc, отдаленная от двух предыдущих временем независимого содержания в 96 поколений. Сублиния sKo, так называемая Коллеровская сублиния, принадлежала проф. Коллеру из другого института в Англии и была независимо взята им у американского коллеги. Истоки Коллеровской сублинии потеряны на американском континенте из-за утери записей при пожаре в Джексоновской лаборатории (США), в которой содержали линейных мышей. Известно только,

что время ее автономного существования от трех американских сублиний s6J, s6P, s10Sc превышает 100 поколений к моменту исследований Грюэла и относится почти к самым истокам становления линии C57BL.

Расчет фенетических *MMD*-дистанций проводили по частотам 27 неметрических признаков, лишь небольшая часть которых (7) совпадает с выделенными нами при изучении зверьков этой же линии (C57BL/6JSto — сублиния из питомника «Столбовая»). Это не позволило сравнить наши данные с данными Грюэла, однако приведенные в его работе частоты существенно отличаются от выявленных нами (больше всего различается встречаемость фенов foramen sphenoidale medium, f. hypoglossi simplex и f. ovale simplex). Это косвенно указывает на высокий уровень расхождения сублиний, время «дивергенции» которых составляет около 250 поколений. Фенетические дистанции (*MMD*) между сублиниями приведенные в табл. 8.3, показывают, что наиболее близкие по времени расхождения (от 6 до 10 поколений) сублинии s1 и s2, а также s3, s4, s5, s6 и s7 различаются в наименьшей степени. Американские сублинии s6J, s6P и s10Sc по времени расхождения наиболее удалены. Максимально фенетически удаленной оказалась Коллеровская американская сублиния (sKo), которая поддерживалась в изолированном состоянии дольше всех. Тем не менее и эта сублиния в фенетическом отношении относительно ближе к трем американским сублиниям, что также согласуется со временем их расхождения.

Более наглядно взаимную дивергенцию сублиний показывают результаты проведенного нами анализа главных координат. Видно, что картина взаимной «дивергенции» сублиний в значительной степени отражает их «филогению» (рис. 8.5). Исключение составляет только одна сублиния s10Sc, которая оказывается несколько ближе к дивергировавшей группе сублиний (s5, s6, s7), чем ожидалось по филогенетической схеме. Сам Грюэл считал эпигенетический (по его терминологии — генетический) сдвиг последней группы из трех сублиний неожиданным и малопонятным, так как нельзя было предположить наличие какой-либо остаточной гетерозиготности, допускающей этот резкий сдвиг в данных сублиниях после 50 поколений даже щадящего инбридинга, а также по причине спонтанного мутирования (Grewal, 1962). Он был вынужден предположить наличие остаточной гетерозиготности до того, как за счет инбридинга произошла фиксация генотипа. Тем не менее природа этого явления не была понятна Грюэлу.

В этой связи напрашивается предположение о проявлении скрытого альтернативного пути развития в группе сублиний (s5, s6, s7), заложенного в структуре их эпигенетического ландшафта до того, как произошла фиксация данного «креода» за счет инбридинга. Тот факт, что эта группа сублиний (все сублинии одновременно !) «сместилась» по частотам фенов в направлении сублинии s10Sc, может говорить о изначальной близости структуры их эпигенетической системы развития.

Таблица 8.3. Фенетические дистанции (*MMD*) между сублиниями мышей линии C57BL (по данным Grewal, 1962)

Сублинии	s1	s2	s3	s4	s5	s6	s7	s6J	s6P	s10Sc
s2	0,006									
s3	0,051	0,032								
s4	0,046	0,024	0,014							
s5	0,238	0,214	0,072	0,232						
s6	0,199	0,165	0,208	0,199	0,001					
s7	0,184	0,159	0,190	0,190	0,013	0,004				
s6J	0,275	0,319	0,378	0,299	0,201	0,245	0,239			
s6P	0,197	0,230	0,298	0,251	0,141	0,199	0,203	0,114		
s10Sc	0,326	0,330	0,395	0,432	0,170	0,160	0,186	0,342	0,167	
sKo	0,502	0,587	0,420	0,653	0,519	0,515	0,469	0,439	0,308	0,363

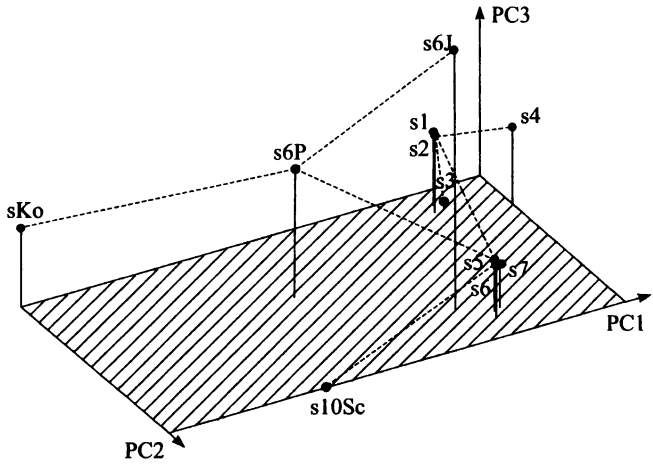


Рис. 8.5. Главные координаты преобразованной методом многомерного неметрического шкалирования матрицы фенетических MMD-дистанций между центроидами сублиний мышей C57BL, вычисленные по материалам М.С. Грюэла (Grewal, 1962). Штриховой линией показаны минимальные дистанции между выборками в виде графа MST — minimum spanning tree. Пояснения см. в тексте

Во всех остальных ситуациях степень эпигенетической дивергенции удивительно хорошо согласуется с временем разобщенного существования. Для проверки соответствия эпигенетической дивергенции сублиний их филогении мы провели специальный расчет кофенетической корреляции между матрицей филогенетического удаления во времени (по числу поколений раз-

дельного существования) и преобразованных фенетических дистанций (MMD) в пространстве двух первых главных координат. Корреляция между «филогенией» и эпигенетической «дивергенцией» сублиний оказалась сравнительно высокой и статистически значимой (коэффициент кофенетической корреляции $r = 0{,}69$, аппроксимация t-критерия по тесту Мэнтела — 3,58, $p < 0{,}001$), что свидетельствует о согласованности филогенетических и эпигенетических отношений сравниваемых сублиний. Прямой расчет корреляции Пирсона между числом поколений, разделяющих пары сублиний, и значениями фенетических дистанций (MMD) дает сходный результат ($r = 0{,}66$, $p < 0{,}05$). Таким образом, данный пример может рассматриваться как одно из прямых доказательств потенциальной возможности использования фенетических различий между группировками для определения их филогенетических отношений.

Расчеты Грюэла показали, что если сумму фенетических дистанций между всеми сравниваемыми парами сублиний (за исключением Коллеровской) усреднить в пересчете на сумму разделяющих их поколений, то средняя величина *MMD* на одно поколение составит около 0,003. С такой средней скоростью происходит нарастание эпигенетических различий между сублиниями. Этот расчет основан на том, что за 1 год в линии мышей, по мнению автора, сменяется два поколения мышей, однако нам кажется, что максимально может смениться до трех поколений (по аналогии с числом поколений у домовой мыши в природе). Грюэл приводит величины таких же расчетов для других линий. В линии BALB/cAn величина средней скорости фенетической дивергенции на поколение колеблется от 0,002 до 0,013, в C57BL — от 0 до 0,006.

По нашим данным, полученным для природной гетерогенной сакмарской популяции рыжей полевки из Оренбургской области (см. раздел 8.1), относительная скорость на поколение (из расчета 3 поколения в год) за 20 лет сравнений по аналогии с расчетом Грюэла составила 0,0022 (2,2 берри на поколение). Если исключить уклоняющиеся годы (1972 и 1976), то эта величина будет еще меньше. Таким образом, средняя скорость фенетических изменений на поколение у линейных мышей и диких полевок практически совпадает. Интересно, что коэффициент корреляции Пирсона между числом поколений, разделяющих аллохронные выборки из сакмарской популяции, и величиной фенетических дистанций между ними оказался довольно высок и статистически значим ($r = 0{,}66$, $t(Z) = 2{,}99$; $p < 0{,}01$), что подтверждает наличие слабого направленного тренда фенетических изменений в сакмарской популяции от 1972 г. к 1991 г. и прямо указывает на существование положительной связи между числом поколений, разделяющих аллохронные выборки, и их эпигенетическими различиями.

При быстрых изменениях за 3–4 поколения в популяции могут происходить эпигенетические сдвиги, эквивалентные по меньшей мере дифференциации между разными удаленными популяциями на сплошном участке ареала

(условная скорость фенетических изменений на поколение при этом достигает 0,024, или 24 берри). Напротив, в периоды стазиса в течение длительного времени почти не происходит накопления эпигенетических различий в популяции, и средняя скорость изменений, приходящихся на поколение, падает до 0,0019, или 1,9 берри. Если допускать, что при сравнении крайних алохронных проб в австрийской корнебургской популяции рыжей полевки (см. раздел 8.1), разобщенных тридцатилетним промежутком времени (не менее 90 поколений), на промежуточных стадиях не было существенных флуктуаций эпигенетической системы, то в ней наблюдается устойчивый стазис. По самым грубым расчетам, условная скорость фенетических изменений в данной австрийской популяции не превышает 0,00039, или 0,39 берри на поколение.

Так как в сакмарской популяции в период наиболее быстрых изменений, которые можно рассматривать как скачок, восстановление популяции после сильнейшей депрессии численности происходило за счет очень небольшого числа основателей-сеголеток, то вполне возможно проявление на этой фазе популяционной репарации в той или иной степени выраженного инбридинга. Можно поэтому предполагать, что за счет инбридинга фиксируются некоторые варианты развития в популяции и тем самым способствуют преобразованию эпигенетического ландшафта популяции в целом. При этом величина скоростей эпигенетических изменений на фазе быстрых изменений, сопряженных с отбором (результаты которого могут периодически фиксироваться инбредными процессами), на порядок выше, чем скорость изменений в период стазиса и устойчивого равновесия.

В качестве другого фактора, способного влиять на ускорение процесса эпигенетической дифференциации, может рассматриваться гибридизация внутривидовых форм, ранее длительно разобщенных и исторически формировавшихся в экологически различающихся средах. Проанализируем один такой случай контролируемой гибридизации двух заведомо разных подвидов большеухой полевки в условиях лабораторного содержания в виварии Института экологии растений и животных. Экспериментальная гибридизация проводилась А.В. Покровским и И.А. Кузнецовой, которые любезно предоставили нам этот материал для краниологических и фенетических исследований. Результаты этого исследования, проведенного совместно с И.А. Васильевой, были опубликованы (Васильева, Васильев, 1984), поэтому приведем лишь те данные, которые дополняют предыдущие при использовании иных методов статистического анализа.

Сравнивались родительские формы номинативного *Alticola macrotis macrotis* (забайкальского) и *A. m. vinogradovi* алтайского подвидов, а также их гибриды первого и второго поколений (Васильева, Васильев, 1984). Среди гибридов первого поколения материал был подразделен на два реципрокных варианта скрещиваний форм: F1 от самки *A. m. macrotis* и F1 от самки *A. m.*

vinogradovi. Гибриды второго поколения рассмотрены в единой совокупности. Расчеты фенетических дистанций проводили по 22 признакам по формуле Смита. В ходе этих исследований установлено, что фенетические особенности, присущие забайкальскому и алтайскому подвидам, устойчиво сохраняются при их параллельном содержании в сходных условиях вивария (Васильева, Васильев, 1984). Фенетические дистанции между ними велики и сопоставимы с хорошими «подвидовыми» различиями, отражая высокую степень их эпигенетической дивергенции.

Оба подвида большеухой полевки генетически дифференцированы друг от друга (Покровский, Большаков, 1979; Большаков и др., 1982; Рыбников и др., 1986), однако свободно скрещиваются между собой. Можно полагать, что исторически длительное автономное становление этих внутривидовых форм привело к формированию у каждого подвида при «творческом» участии отбора к специфической генетической аранжировке эпигенетического ландшафта, которая в основном носила адаптивный характер и выразилась в эпигенетической и морфологической дивергенции этих форм (морфологические различия между формами достаточно отчетливы: см. Васильева, Васильев,1984). При гибридизации должно происходить формирование «гибридного эпигенетического ландшафта», который во многом отражает черты обеих исходных форм, а также «восстанавливает» черты исходной — общей для подвидов — предковой формы.

Фенетические дистанции (*MMD*) между гибридами и родительскими формами приведены в табл. 8.4. Анализ дистанций показывает, что гибриды занимают почти строго промежуточное положение, слегка смещаясь к номинативной исходной форме. Многомерная ординация с помощью метода главных координат позволяет увидеть эту картину более отчетливо. После процедуры приведения дистанций к нормальной метрике при многомерном неметрическом шкалировании центроиды выборок гибридов почти полностью совпадают в пространстве двух первых главных координат (табл. 8.5). Обращает на себя внимание почти полное отсутствие различий между всеми гибридами, которые занимают промежуточное положение между родительскими формами и несколько смещаются в направлении, противоположном различиям между «родителями». Доля дисперсии межгрупповых различий вдоль первой оси, которая характеризует подвидовую специфику, составляет 78%, а различия, обусловленные гибридизацией, — 21%. Видно, что все гибридные формы имеют вдоль второй оси главных координат отрицательные значения, а обе родительские — положительные. Остаточная дисперсия вдоль третьей оси слишком мала для интерпретации и носит случайный характер.

В итоге можно заключить, что при гибридизации сразу был сформирован однородный «эпигенетический ландшафт», который имел промежуточные черты обеих родителей, слегка приближаясь по своим особенностям к номи-

Таблица 8.4. Фенетические дистанции (*MMD*) между исходными формами и их гибридами от скрещивания забайкальского и алтайского подвидов большеухой полевки (расчеты проведены по 22 признакам по Смиту) и соответствующие значения среднеквадратичных отклонений (*MSD* — под диагональю) (по Васильева, Васильев, 1984).

Группы сравнения	1	2	3	4	5	6
1 – забайкальская *A. m. macrotis*	-	0,613	0,217	0,207	0,208	0,229
2 – алтайская *A. m. vinogradovi*	0,005	-	0,239	0,292	0,259	0,310
3 – F1 от самки *A. m. macrotis*	0,006	0,006	-	0,022	-0,010*	0,028
4 – F1 от самки *A. m. vinogradovi*	0,007	0,007	0,009	-	-0,008*	0,035
5 – объединенные данные по F1	0,005	0,004	0,006	0,007	-	0,025
6 – гибриды второго поколения (F2)	0,005	0,005	0,007	0,006	0,005	-

*Примечание: * — различия статистически не достоверны*

Таблица 8.5. Фенетический анализ родительских форм забайкальского и алтайского подвидов большеухой полевки и их гибридов методом главных координат.

Сравниваемые группы	Главная координата		
	PC1	PC2	PC3
1 – забайкальская *A. m. macrotis*	1,3449	0,7528	0,0009
2 – алтайская *A. m. vinogradovi*	-1,7013	0,5276	0,0002
3 – F1 от самки *A. m. macrotis*	0,0461	-0,3080	0,0053
4 – F1 от самки *A. m. vinogradovi*	0,1098	-0,2839	-0,0364
5 – объединенные данные по F1	0,0949	-0,3094	0,0265
6 – гибриды второго поколения (F2)	0,1054	-0,3788	0,0032
Собственные числа	4,7378	1,2600	0,0021
Дисперсия, %	78,96	21,00	0,04

нативной форме. Смещение гибридов в особом направлении вдоль второй оси главных координат свидетельствует о том, что при гибридизации не просто произошло «усреднение» черт родителей, но и возникли новые (или частично восстановились предковые) черты, которые не проявлялись у родительских форм. В этом отношении показательно «поведение» фена — дополнительной костной перемычки овального отверстия. У обеих родительских форм на всем изученном материале он не был обнаружен, но встречается, хотя и с небольшой частотой, у гибридов обоих поколений (Васильева, Васильев, 1984). По-видимому, здесь мы имеем пример проявления атавистического признака у гибридов. Есть такая структура и у представителей близкого рода *Clethrionomys* (мы отмечали его у красной и рыжей полевок). Появление атавистического

«креода» в эпигенетическом ландшафте гибридов, происходящее при воссоздании подобия общего предкового эпигенотипа у гибридов, дает надежду на решение вопроса о критериях апоморфности — плезиоморфности подобных структур, возникающих как «атавистические» при кладистическом построении в пределах подрода. Подобного рода латентные свойства развитийной системы мы будем подробно рассматривать в главе 10.

Высокая фенетическая однородность и одновременно специфичность по отношению к родительским формам, проявившаяся во всех вариантах гибридов, косвенно указывает на возможность быстрых эпигенетических изменений при гибридизации длительно разобщенных и дифференцированных популяций вида, ведущих к синтезу нового единого эпигенетического ландшафта у гибридных потомков. Таким образом, гибридизация может эффективно изменять структуру эпигенетического ландшафта исходных популяций и рассматриваться в качестве одного из наиболее мощных факторов эпигенетических перестроек.

8.3. Роль мобильных элементов генома в быстрых эпигенетических перестройках субпопуляций *Drosophila melanogaster*, вызванных тяжелым тепловым шоком

Возможная роль транспозиций мобильных элементов генома в эволюционном процессе в последние десятилетия широко обсуждается в литературе (Георгиев, Гвоздев, 1980; Gvozdev et al., 1981; Гвоздев, Кайданов, 1986; Васильева и др., 1987 а, б; Ratner, 1988; Lorenc, Makalowski, 2003; Boussy, Itoh, 2004; Vieira, Biremont, 2004). Открытие мобильных диспергированных элементов генома (транспозонов, МГЭ или МДЭГ) сначала у растений, а затем у животных в самом конце 80-х годов привело многих исследователей к мысли о возможном влиянии этого явления на процесс быстрой перестройки генома, а следовательно, быстрой эволюции. Впервые связь транспозиций мобильных элементов генома с экспрессией количественных признаков жизнеспособности и половой активности самцов дрозофил в различных линиях, подвергшихся селекции, была установлена В.А. Гвоздевым и Л.З. Кайдановым (1986). Затем связь транспозонов с экспрессией количественного признака *radius incompletus* была показана в лаборатории Л.А. Васильевой (ИЦиГ СО РАН) в серии исследований по шоковому температурному воздействию на личинок *Drosophila melanogaster* в разные чувствительные моменты онтогенеза (Васильева и др., 1987 а, б, 1995 а, б). В настоящее время число таких примеров, в частности на примере разных видов *Drosophila*, появилось довольно много.

Мутацию *ri* -»*radius incompletus*» — аберрация радиальной жилки в строении крыла дрозофилы в серии других мутаций (*cubitus interruptus*; vti; fused;

schifted-2; rudimentari; потеря фрагментов костальной жилки и ее участков между радиальной или медиальной жилками и т.д.) в свое время изучал Конрад Хэл Уоддингтон (Waddington, 1940). Нарушения поперечной жилки (мутация Vti — «*venae transversae incompleta*») на другом близком виде (*Drosophila funebris*) несколько раньше изучал Н.В. Тимофеев-Ресовский (1928).

В результате специальных генетических исследований показано, что мутация *ri* локализована на 47,0 морганиде 3-й хромосомы *Drosophila melanogaster* (Lindsley, Grell, 1968). Эта мутация нарушает формирование радиальной жилки (L2) крыла дрозофилы. В результате разрыва жилки образуются два фрагмента: дистальный и проксимальный (Васильева и др., 1987 а). В ходе исследований, проведенных Л.А. Васильевой и ее коллегами на сублиниях *Drosophila melanogaster*, полученных от сублинии из фонда кафедры генетики ЛГУ, несущей *ri*, был обнаружен хороший отклик этой мутации на отбор и выявлена зависимость ее количественной экспрессии от температуры. Затем от контрольной сублинии (**ri-c**) начался длительный эксперимент по направленному отбору в сторону полного восстановления жилки и ее полного исчезновения, который успешно завершился через 70 поколений отбора формированием устойчивых по выражению признака сублиний: **ri-S**$^{+}$ (плюс-отбор) и **ri-S**$^{-}$(минус-отбор). В итоге эксперимента Л.А. Васильева пришла к выводу, что генетическая система признака *ri* соответствует классической полигенной модели Мазера: экспрессия мутации главного гена *ri* модифицируется большой группой полигенов-модификаторов, имеющих малый эффект и различную локализацию.

Параллельно Л.А. Васильевой были проведены опыты по оценке зависимости экспрессии мутации от воздействий температуры. Обнаружен сильный эффект по морфологическому отклику на шоковое воздействие за счет ступенчатого перепада высокой (29°С) и низкой (18°С) температур на личинок в сублинии **ri-c** в возрасте ранней куколки (112 ч и 113 ч после откладки яиц), а также на стадии поздней куколки (149 ч и 159 ч) с культивированием последующих поколений при 25°С (нормальная стандартная температура культивации). На стадии ранней (желтой) куколки шоковое воздействие температуры (тяжелый температурный шок — ТТШ) вызывает почти полное исчезновение дистального и проксимального элементов во всех поколениях. В дальнейшем постепенно происходило частичное восстановление черт контрольной сублинии, но экспрессия фрагментов жилки у экспериментальной группы была в 2 раза ниже, чем у исходной. Полученные сублинии были названы по времени воздействия ТТШ: ri-c112 и ri-c113.

Второй чувствительный период был обнаружен Л.А. Васильевой на стадии поздней (темной) куколки. Оказалось, что шоковое воздействие температуры в возрасте 149 ч и 151 ч приводит к почти полному восстановлению жилки, причем это свойство устойчиво воспроизводится всеми последующи-

ми поколениями мух так же, как и в первом случае, на ранней стадии развития. Эти сублинии были обозначены соответственно как ri-c149 и ri-c151. По строению крыла и экспрессии радиальной жилки сублинии ri-c112 и ri-c113 напоминали сублинию ri-S^- (минус-отбор), а сублинии ri-c149 и ri-c151 соответствовали выражению признака в сублинии ri-S^+ (плюс-отбор). Изображения типичного выражения признака приведены на рисунке (рис. 8.6).

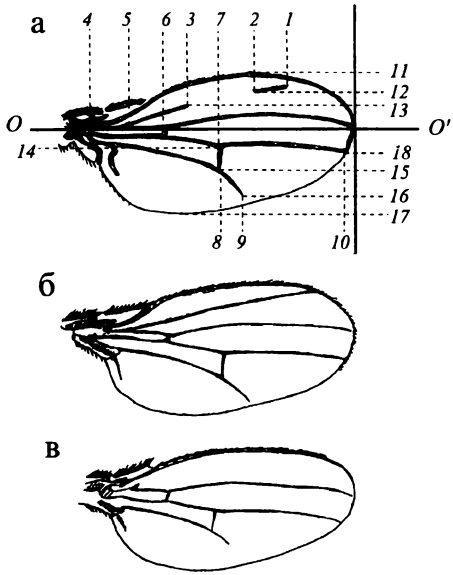


Рис. 8.6. Строение крыльев у трех сублиний дрозофилы, маркированных мутацией ri.
а – измерение формы и размеров крыла в контрольной сублинии ri-c; крыловые пластинки дрозофил сублиний с полным выражением и полным исчезновением радиальной жилки:
б – ri-S^+ (плюс-отбор); в – ri-S^- (минус-отбор)

Устойчивое наследование «приобретенных» фенотипических состояний после соответствующих воздействий тяжелым температурным шоком в чувствительные периоды онтогенеза привело Л.А. Васильеву и ее коллег (Васильева и др., 1987 б, с.78) к предположению о присутствии в наследовании признака «эпигенного звена»: «Указанные факты дали нам основание предположить, что в детерминации признака *radius incompletus* принимает участие некое эпигенное звено, способное к изменению своего состояния у многих (если не у всех) особей, подвергнутых ступенчатой обработке температурой в чувствительные периоды, с последующим наследованием изменения. Первоначально имелась в

виду циклическая система генов (так называемый «эпиген») типа двухоперонного триггера (Ratner, Tchuraev, 1978)...». И далее: «... некоторые варианты МГЭ можно рассматривать как мобильные эпигены...». С помощью молекулярных зондов, взятых в лаборатории В.А. Гвоздева, они выявили на первом этапе исследований наличие одного транспозона, обозначенного как Dm-412, а в последующем — целого семейства МГЭ (Васильева и др., 1987 б, 1995 а, б), которые определенным образом связаны с регуляцией экспрессии *ri*.

Гибридизация МГЭ Dm-412 in situ с политенными хромосомами слюнных желез личинок пяти субпопуляций: ri-c, ri-S^-, ri-S^+, ri-c113 и ri-c149, показала следующие результаты. Локализация МГЭ Dm-412 по сайтам хромосом в соответствии с сегментами цитологической карты политенных хромосом Бриджеса для каждой сублинии оказалась типичной и почти стабильной. Посайтовое размещение транспозона по сегментам хромосомной карты у сублиний, имеющих сходное фенотипическое выражение признака *ri*, в значительной мере совпадает. С одной стороны, оказались близки друг к другу по структуре размещения транспозона на карте Бриджеса сублинии ri-S^- (минус-отбор) и ri-c113, а с другой — сублинии ri-S^+ (плюс-отбор) и ri-c149. Группы фенотипически сходных сублиний отличались друг от друга по структуре размещения транспозона значительно меньше, чем фенотипически разные. Контрольная группа имела специфическое размещение транспозона по сайтам хромосом и отличалась от остальных. Кластерный анализ размещения транспозона по сайтам хромосом в сравниваемых контрольной и экспериментальных группах показал, что все личинки объединились в соответствии со своей сублинейной принадлежностью (Васильева и др., 1987 б).

По таблице, приведенной в работе Л.А. Васильевой с соавт. (1987 б), мы также провели кластерный анализ (UPGMA) встречаемости транспозона у серий личинок из разных субпопуляций (по каждой сублинии имелось от 7 до 9 «картированных» по 64 сайтам личинок). В анализ включили информацию лишь о тех сайтах, по которым наблюдалась вариация (4 стабильных сайта, по которым у всех сублиний был обнаружен транспозон, исключили из расчетов).

Результаты кластерного анализа приведены на рис. 8.7. Все сублинии образовали самостоятельные кластеры, объединяющие только собственных личинок. Хорошо видно, что из 41 личинки только в двух случаях обнаружены исключения (они помечены звездочками). Две личинки из сублинии ri-c113 объединились в один кластер с личинками из сублинии ri-S^-. Эти два исключения, скорее, подтверждают сказанное выше, чем противоречат ему, так как относятся к одному и тому же фенотипическому классу: обе сублинии отличаются экспрессией признака *ri*. близкой к нулевой. Если в первом случае нулевая экспрессия была достигнута за счет отбора, то во втором — в результате тяжелого теплового шока в раннем личиночном возрасте.

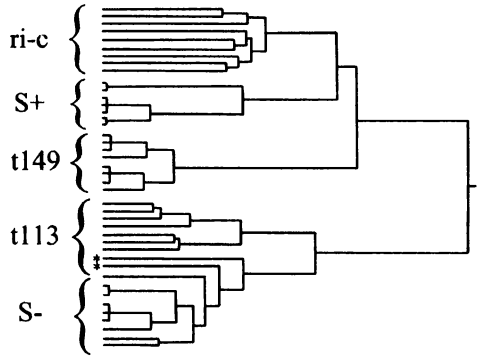


Рис. 8.7. Кластерный анализ (UPGMA) сублиний Drosophila melanogaster, маркированных мутацией ri, по сайтам политенных хромосом, содержащих транспозон Dm-412. Пояснения см. в тексте

Л.А. Васильева и ее коллеги (1987 б), подводя итог исследований, и подчеркивая, что аналогичные эффекты неслучайной локализации МДГ наблюдались и раньше, отмечают: « В нашем случае новизна ситуации состоит в том, что две из исследованных субпопуляций (ri-c113 и ri-c149) получены не путем селекции, а разовой температурной обработкой, но проявляют такие же закономерности, как и «селекционные»» (с. 91).

Таким образом, можно констатировать, что после термического воздействия на личинок в определенные чувствительные периоды онтогенеза происходит переключение их развития в физиологическом масштабе времени, которое сопровождается адекватной перестройкой генома, маркированной определенными перемещениями транспозона Dm-412. Причем при культивации в нормальных температурных условиях оказалось, что эта структура генома устойчиво наследуется. Мы полагаем, что гипотеза об «эпигенной» регуляции, высказанная Л.А. Васильевой с соавторами, хорошо соответствует представлению об эпигенетической регуляции развития в широком смысле слова, о которой идет речь в данной книге.

В этой связи мы провели фенетическое и морфометрическое сравнение описанных сублиний, маркированных мутацией *ri*, на материале, любезно предоставленном нам Л.А. Васильевой и искренне благодарны ей за помощь и крайне важные советы при организации наших сублинейных стоков дрозофил, происходящих от сублиний, созданных под ее руководством в ИЦиГ СО РАН.

Коротко рассмотрим результаты параллельного многомерного морфометрического и фенетического анализа крыла разных сублиний, которые с нашей точки зрения имеют важное значение для обсуждаемой темы.

Нами была специально создана морфологическая коллекция препаратов крыльев дрозофил разных сублиний, размещенная на предметных стеклах (наряду с большими по объему спиртовыми коллекциями мух). Вызывает сожаление, что генетики-дрозофилисты не имеют морфологических коллекций для сравнения во времени, ограничиваясь лишь материалами живых стоков, которые часто безвозвратно теряются. Такая коллекция важна для того, чтобы оценить скорость и направление возможных морфологических смещений, неизбежных при инбридинге и аутбридинге.

Для проведения многомерного морфометрического сравнения использовали методику жесткого снятия промеров по аналогии с той, которая принята при измерении нижней челюсти мышей методом мандибулярного генетического теста Фестинга (Festing, 1972, 1973; Lovell, Festing, 1982). Схема промеров крыла и его структурных элементов показана на рис. 8.6. Увеличенную теневую проекцию крыла в проекционном аппарате так ориентировали вдоль жесткой системы координат, чтобы центральная ось крыла (OO') проходила параллельно оси X, а дистальный край в точке O' касался оси Y. Задний (нижний или каудальный) край крыла при этом должен был касаться оси X. Такая ориентировка крыла обеспечивала строгую фиксацию относительно главной оси, что давало возможность более надежно характеризовать сопряженные параметры формы и размеров крыловой пластинки.

В настоящее время это легко сделать с помощью предварительной оцифровки микрофотографий крыльев и соответствующих программ, позволяющих выполнить измерение оцифрованных объектов при решении задач геометрической морфометрии (например, программы TPSDig — экранного дигитайзера Рольфа).

Результаты дискриминантного анализа формы, структуры и размеров крыла дрозофил сравниваемых сублиний по 18 промерам крыла показаны на рис. 8.8. Для характеристики дисперсии значений дискриминантных функций по каждому центроиду выборки указаны величины стандартного отклонения. Хорошо видно, что центральное положение занимает контрольная группа ri-c. В левой части графика разместились центроиды всех сублиний, имеющих низкую экспрессию признака *ri*, а в правой — всех сублиний, характеризующихся максимальной экспрессией *ri*. Отметим также, что сублиния ri-c113 представлена в виде двух разных групп: t113m- и t113m+.

Дополнительная разбивка сублинии на две группы обусловлена следующей причиной. В нашей сублинии ri-c113 был обнаружен устойчивый полиморфизм в отношении проявления признака *ri*. Одна «морфа» имела фенотип с низкой экспрессией *ri*, близкой к нулевой, который мы назвали t113m-, а вторая — с почти полностью восстановленной радиальной жилкой, которой было дано название t113m+. Обе морфы устойчиво поддерживались в данной

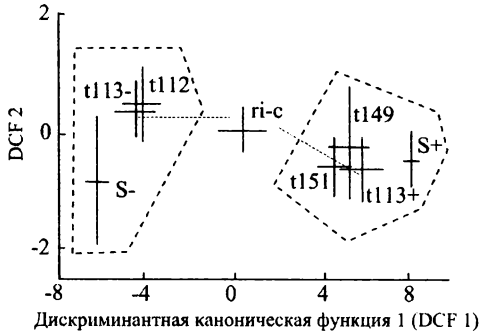


Рис. 8.8. Дискриминантный анализ формы и размеров крыла сублиний Drosophila melanogaster с разной экспрессией радиальной жилки

сублинии из поколения в поколение примерно в равных долях и между ними всегда наблюдался морфологический хиатус. Отметим, что полиморфизм, бесспорно, связан с транспозицией МГЭ, так как исходная сублиния ri-c113, от которой берет начало наша полиморфная сублиния, была фенотипически и генотипически однородной. Возможно, стресс, связанный с перевозкой мух из г. Новосибирска в г. Екатеринбург (резкие изменения давления при взлете и посадке самолета, некоторый вероятный перегрев), мог быть причиной очередной транспозиции МГЭ.

Дискриминантный анализ показывает, что центроиды обеих морф сублинии ri-c113 разобщены и тяготеют к двум соответствующим устойчивым состояниям-аттракторам: низкой и высокой степени экспрессии жилки. Можно заключить, что контрольная сублиния ri-c является «метастабильной» группой, и ее развитие представляет собой неустойчивое равновесие («стенки» эпигенетического креода в этом месте «неглубоки»). На стадии ранней куколки в эпигенетическом ландшафте исходной контрольной сублинии существует развилка, в области которой с очень низкой вероятностью возможно переключение развития в направлении низкоэкспрессивной жилки, хотя в нормальных условиях оно не наблюдается. При шоковом воздействии перепадом температур в этой неустойчивой «чувствительной» точке осуществляется не только переключение развития, но и происходит перестройка генома за счет точной, «эпигенетически выверенной» транспозиции МГЭ.

Аналогичный эффект возможен и после прохождения «метастабильного» состояния онтогенеза, т.е. на стадии поздней куколки. В этой части структуры эпигенетического ландшафта присутствует потенциальная развилка, ведущая к совершенно нормальному фенотипу — появлению полностью выраженной жилки. Этот

нормальный путь развития и блокируется мутацией *ri*, не позволяющей в «должный момент состояться должному». Селекция в двух этих направлениях, скорее всего, потому и была эффективной, что в структуре эпигенетического ландшафта сублинии *ri* уже имелись возможности сформировать оба морфологических состояния. За счет отбора постепенно происходила эпигенетическая «аранжировка» генома, жестко обеспечивающего поддержание соответствующего эпигенетического ландшафта, который приводил к первому или второму устойчивому состоянию-аттрактору. В ходе отбора, по-видимому, находились наследственные резервы для перестройки развития за счет транспозиций. Одновременно происходила и перетасовка мобильных элементов. Л.А. Васильева, описывая процесс отбора, указывала, что сначала он шел очень эффективно, но на определенной стадии процесс сильно замедлился, что, на наш взгляд, определялось исчерпанием ресурса эпигенетических транспозиционных изменений, которые шли по уже готовому руслу.

Схема подобных развилок развития, регулируемых мутациями-переключателями, приводится К.Х. Уоддингтоном в его книге «Организаторы и гены» (1947) для системы путей развития, наблюдающихся в линии aristapedia (рис. 8.9). Рассматривая эффекты становления гомеозисных переключений развития в направлении нормальной антенны или конечности на ее месте, он отмечает: «Каков бы ни был механизм разветвления, несомненно, имеются два *альтернативных пути* (курсив мой. — А.В.), по которым может пойти развитие имагинального диска антенны. Эти альтернативы резко противостоят друг другу.... Безусловно, здесь играют существенную роль какого-то рода пороговые явления» (Уоддингтон, 1947, с.127).

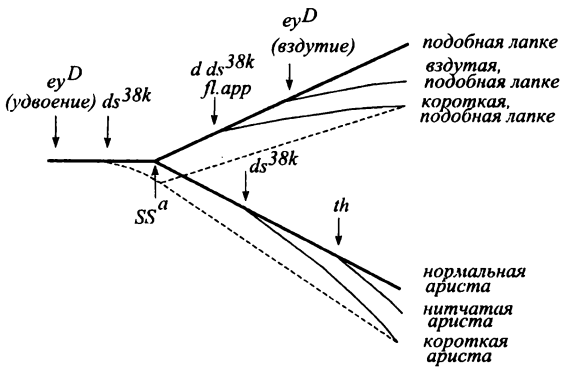


Рис. 8.9. Система альтернативных путей развития в линии aristapedia. В случае развития лапки процесс развития изображен идущим слева направо и поднимающимся вверх и в случае развития аристы опускающимся вниз. Оба отрезка пути развития изменяются под действием различных генов, кодированных на схеме буквенными обозначениями (по Уоддингтон, 1947, без детализации)

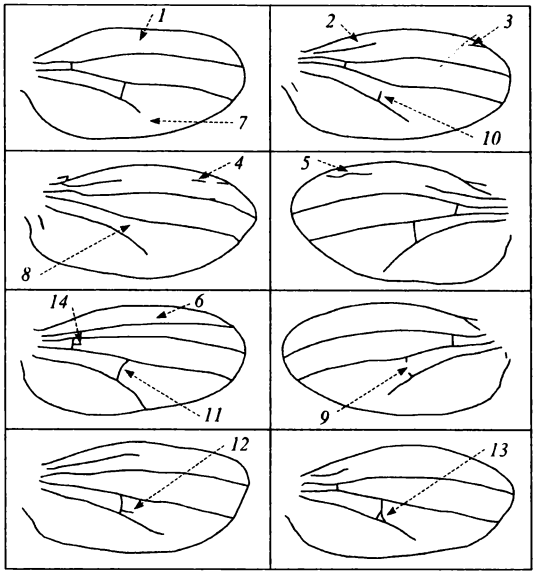


Рис. 8.10. Расположение фенов неметрических пороговых признаков жилкования крыла дрозофилы.

1 – полная редукция радиальной жилки (R-), 2 – наличие проксимального участка (Rp), 3 – наличие костально-дистального элемента (Rcd), 4 – свободный дистальный фрагмент (Rd), 5 – перемычка между Rd и Rcd, 6 – полное выражение радиальной жилки (Rt), 7 – укорочение анальной жилки (Ani), 8 – отсутствие второй поперечной жилки (Vt2i), 9 – верхний фрагмент второй поперечной жилки (Vt2u), 10 – то же – нижний фрагмент (Vt2d), 11 – полностью выраженная вторая поперечная жилка (Vt2), 12 – дополнительный элемент второй поперечной жилки (Vt2ac), 13 – соединение Vt2ac с анальной жилкой с образованием треугольника (Vt2AnTr), 14 – дополнительный элемент первой поперечной жилки, направленный к дистальному краю крыла (Vt1ac)

Фенетический анализ неметрических признаков крыла мы проводили исходя из тех же принципов, что и при изучении всех других объектов. Анализ внутрииндивидуальной изменчивости билатеральных дискретных структур крыла позволил обнаружить 14 фенов. Они представляют собой различные варианты проявления элементов жилкования крыла: дополнительные жилки, полная редукция, разрыв и незавершенность жилок. Перечень фенов жилкования крыла и схема их расположения приведены на рис. 8.10.

Фенетические дистанции (MMD) между сравниваемыми сублиниями были проанализированы методом многомерного неметрического шкалирования (рис. 8.11). Из рисунка видно, что многомерная ординация фенетических

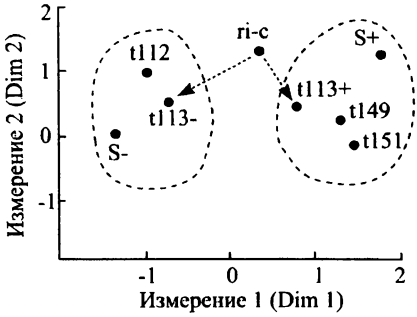


Рис. 8.11. Фенетический анализ межгрупповых различий сублиний Drosophila melanogaster с разной экспрессией мутации ri методом многомерного неметрического шкалирования (обозначения сублиний см. в тексте).
Dim1, Dim2 – первое и второе измерения при неметрическом шкалировании

Рис. 8.12. Кластерный анализ (UPGMA) фенетических MMD-*дистанций между сублиниями дрозофил с разной экспрессией радиальной жилки (обозначения сублиний см. в тексте)*

различий между сублиниями привела к такому же результату, что и дискриминантный анализ. Центральное положение занимает контрольная сублиния ri-c. Вблизи сублинии, образовавшейся после минус-отбора, группируются фенотипически сходные низкоэкспрессивные выборки, а к сублинии, полученной плюс-отбором, тяготеют сублинии с высокой экспрессией радиальной жилки. Фенетически снова разделились и обе морфы сублинии ri-c113. Для наглядности на рисунке приведена объединенная выборка особей обеих морф, которая близка к центральной части и приближается к контрольной — «нестабильной» группе. Кластерный анализ сублиний по значениям шкалирован-

ных фенетических дистанций MMD подтверждает вывод о существовании двух устойчивых альтернативных путей развития, которые сопряжены с транспозиционными преобразованиями генома сублинии ri-c (рис. 8.12).

Таким образом, наши данные, полученные двумя разными методами, хорошо согласуются с выводами Л.А. Васильевой с соавт. (1987 б, 1995 а, б) и свидетельствуют о возможности быстрых морфогенетических перестроек скачкообразного характера, сопоставимых по масштабу и направлению с медленными преобразованиями эпигенотипа за счет длительной селекции. Не исключено, что именно с транспозициями мобильных элементов генома могут быть связаны обратимые переключения развития у грызунов весенних и осенних генераций, быстрые преобразования эпигенетического ландшафта популяции после экстремальных средовых воздействий, а также «спонтанные» сдвиги у линейных мышей, описанные Грюэлом (Grewal, 1962), при отсутствии у них достаточного резерва генетического разнообразия.

8.4. Эпигенетические перестройки популяций при акклиматизации

Акклиматизация нового вида неизбежно приводит к изменению биологического разнообразия естественных сообществ, нарушая общую сбалансированность исторически сложившихся ценотических отношений. Другое неизбежное следствие успешной акклиматизации — формирование новых популяций вида-интродуцента (Шварц, 1959), становление его популяционной структуры и дифференциация возникающих популяций в экологическом, морфологическом и генетическом отношении. Популяционная дифференциация сопровождается выработкой специфических адаптаций к новым условиям обитания, и в первую очередь изменением фенотипического разнообразия популяций. По этой причине процесс акклиматизации можно рассматривать в качестве аналога географического формообразования, а по изменению фенотипического разнообразия популяций судить в первом приближении о скорости и эффективности начальных этапов микроэволюции. Обычно процесс реакклиматизации или акклиматизации сопровождался метисацией внутривидовых форм, имеющих различное географическое происхождение, а следовательно, резким преобразованием эпигенетической системы при потенциальной гибридизации. Представляет интерес проанализировать два разных случая: акклиматизацию ондатры на севере Западной Сибири происходящую из генетически единого пула переселенцев-основателей, и акклиматизацию популяции желтого суслика на острове Барсакельмес в Аральском море, основатели которой имеют смешанное гибридное происхождение.

8.4.1. Анализ фенотипического разнообразия популяций ондатры при ее акклиматизации в Западной Сибири

Особенно интересно изучение акклиматизации, когда вид-интродуцент переносится в биотопические условия, экологически аналогичные тем, в которых он исходно обитал. Хотя такой процесс нельзя считать «реакклиматизацией» на практике он является ее аналогом. Одним из ярких примеров акклиматизации вида в аналогичных биотопических условиях можно считать становление на территории почти всей Палеарктики популяционной структуры интродуцированной из Канады ондатры. Нужно заметить, что в различных регионах страны были интродуцированы разные внутривидовые формы ондатры. В частности, в ряде южных районов, на западе страны и в некоторых других районах распространилась темноокрашенная форма, а в большинстве других преобладает бурая ондатра. В настоящее время, несмотря на повсеместное снижение численности вида и его перехода в так называемую третью, или «популяционную» фазу, акклиматизации (Чесноков, 1976), в отдельных регионах уже давно происходит метисация разных форм ондатры. Этот процесс может существенно повлиять не только на качество меха, но и негативно отразиться на других биологических свойствах акклиматизированных рас. Сегодня трудно прогнозировать экологические, морфологические и феногенетические последствия возможной массовой метисации, поэтому важно своевременно разрабатывать методы и проводить фенетический мониторинг ондатры, ведущей свое происхождение как от строго определенной расы, так и от помесных популяций.

В этой связи отметим интересную попытку финских исследователей (Pankakoski, Nurmi, 1986) проанализировать фенотипическое разнообразие популяций ондатры в Финляндии на основе использования двух подходов: многомерного морфометрического и эпигенетического (фенетического в узком смысле). Данный случай интересен тем, что «финские» ондатры были завезены в Финляндию в 20–30-х годах нашего столетия из Германии, Чехословакии и Северной Америки. По мнению указанных авторов, смешанное происхождение финских ондатр создает определенные трудности при прослеживании изменений во времени и оценке дифференциации современных популяций, так как эти явления во многом могут зависеть от генетических особенностей основателей.

Иную ситуацию мы имеем на севере Тюменской области, где до настоящего времени практически все население ондатры ведет свое начало от зверьков одной из канадских популяций. Первая партия зверьков из Канады была выпущена в 1929 г. в центральной части региона в бассейне р. Демьянки (приток р. Оби), а затем из этого очага ондатра искусственно и естественно расселялась на озера Курганской и позже, в 1936 г., на север Тюменской областей. Специальное исследование южных (курганских) и северных (тюменских) он-

датр было проведено в 50-х годах В.С. Смирновым и С.С. Шварцем (1959). Авторы показали, что по комплексу морфофизиологических признаков южные и северные поселения ондатры еще не успели к тому времени приобрести какие-либо популяционные особенности. Следует подчеркнуть, однако, что при этом не были изучены наиболее устойчивые черты фенооблика — краниометрические признаки.

Мы провели совместно с Ю.М. Малафеевым и Е.А. Валяевой (Васильев и др., 1992 а) фенетический и морфометрический анализ большой серии черепов ондатры с п-ва Ямал, собранной после первого изучения вида в этом регионе почти через 30 лет (1987–1989 гг.). Это исследование позволяет оценить величину и относительную скорость возможных морфологических и фенетических изменений, произошедших у ондатры на Тюменском севере со времен 50-х годов. Особый интерес представляло сопоставить наши результаты изучения акклиматизации генетически однородной по своему происхождению популяции ондатры с данными, полученными финскими авторами на метисных гетерогенных популяциях ондатры.

Сравнение ямальских ондатр во временном аспекте проводили в двух вариантах. В первом случае анализировали различия между выборками смежных лет (1988 и 1989 гг.) без учета их принадлежности к тому или иному поселению, а во втором — эти данные сравнивали с выборкой, собранной в этом же регионе в 1955 г. Фены неметрических признаков ондатры приведены на рис. 8.13.

При попарном морфометрическом сопоставлении выборок смежных лет по отдельным краниометрическим признакам значимые различия обнаружены только по двум промерам: высоте черепа в области барабанных капсул и длине верхнего ряда коренных зубов. Дискриминантный анализ, проведенный по 11 промерам черепа выявил достоверные различия вдоль первой канонической переменной ($p < 0{,}001$). У зверьков 1988 г. наьлюдается устойчивое сочетание больших высоты черепа и длины верхнего ряда коренных зубов с меньшей кондилобазальной длиной черепа (Васильев и др., 1992 а). Во втором варианте современные ямальские выборки сравнивали с выборкой, взятой на пике численности ондатры в этом же регионе в 1955 г. Дискриминантный анализ показал, что, хотя различия вдоль первой канонической переменной статистически значимы, различия между аллохронными выборками смежных лет сравнения оказались сопоставимы по размаху с различиями между выборками, наиболее близкими к современности, и выборкой 1955 г. Это позволяет говорить о том, что если такие различия имеются, то они не очень велики по масштабу и сопоставимы с обычными межгодовыми. Поэтому можно полагать, что современная и удаленная во времени к началу акклиматизации исходная популяция морфометрически достаточно близки.

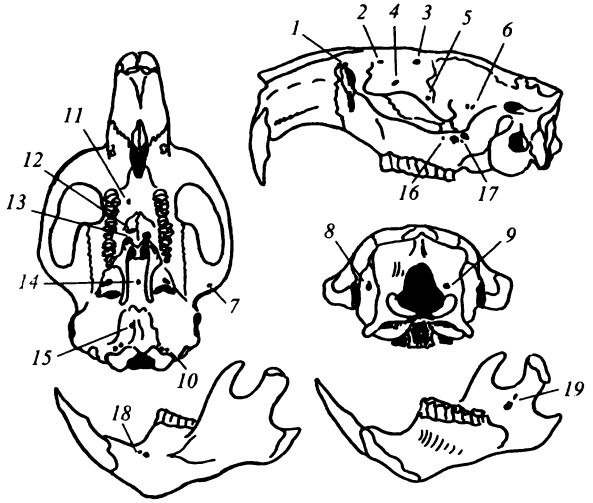


Рис. 8.13. Расположение фенов неметрических признаков на черепе ондатры Ondatra zibethicus (по Васильев и др., 1992 а).

Фены: 1 – *FPodu*, 2 – *FFran*, 3 – *FFr*, 4 – *FEtdu*, 5 – *PnIo*, 6 – *FTmdu*, 7 – *MeTm*, 8 – *FeMs*, 9 – *FOcsi*, 10 – *FHgtr*, 11 – *FMxVI*, 12 – *OPlbi*, 13 – *MgPlI*, 14 – *FBsme*, 15 – *FBome*, 16 – *FRacan*, 17 – *FOvacan*, 18 – *FMtdu*, 19 – *FMbdu*

При сравнении исходных выборок 1955 г. из южной и северной популяций ондатры по отдельным признакам существенные различия обнаружены по ростральной ширине, длине лицевой части, резцового отверстия и длине нижнего зубного ряда (Васильев и др., 1992 а). Многомерное сравнение также выявило значимые различия между этими группировками. Интересно отметить, что трансгрессия между выборками по значениям дискриминантной функции очень мала: 93,1% значений функции особей северной популяции и 89,2% южной не перекрываются. Это высокий уровень устойчивого своеобразия сравниваемых групп, поэтому уже в 1955 г., несмотря на сходство по комплексу морфо-физиологических признаков (Смирнов, Шварц, 1959), северные и южные ондатры существенно отличались по форме и размерам черепа.

Кластерный анализ (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) показал, что выделяются две основные группы выборок, характеризующие южных и северных ондатр (рис. 8.14, А). По структуре кластеров видно, что уровень различий, обусловленных полом и условиями разных лет, значительно ниже, чем величина случайных различий между локальными поселениями, но и эти различия существенно меньше межпопуляционных.

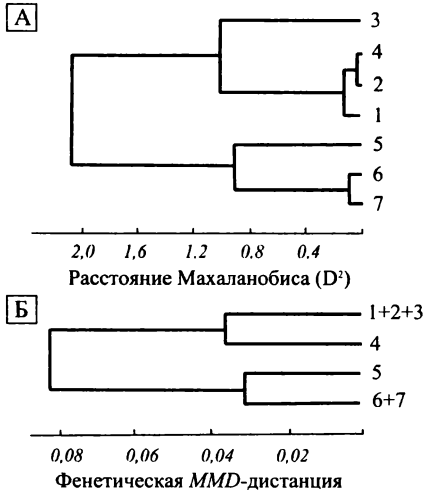


Рис. 8.14. Кластерный анализ (UPGMA) южной и северной аллохронных популяций ондатры по морфометрическим (А) и фенетическим (Б) дистанциям (по Васильев и др., 1992 а).

Северные выборки: 1 – микропопуляция-1 (1988 г.), 2 – микропопуляция-1 (1989 г.); 3 – микропопуляция-2 (1989 г.); 4 – материалы В.С. Смирнова и С.С. Шварца (1955 г.). Южные выборки: 5 – материалы В.С. Смирнова и С.С. Шварца (1955 г.); 6 – самцы, 1965 г.; 7 – самки, 1965 г; «+» – объединение соответствующих выборок

Наибольший интерес для нас представлял фенетический анализ сравниваемых группировок ондатры. Предварительно был проведен анализ связи фенов неметрических признаков с полом (Васильев и др., 1992 а). Расчеты показали, что ни по одному из фенов не проявилось статистически значимых различий между полами. Общая фенетическая дистанция между полами оказалась статистически недостоверной (MMD = -0,004 ± 0,008). Фенетические различия между полами на севере тоже пренебрежимо малы (0,0004 ± 0,0042) и статистически недостоверны (p < 0,05). Сравнение выборок, собранных в разные годы на севере, показало, что выборки 1988 г. и 1989 г. мало отличаются друг от друга, а удаленная во времени выборка 1955 г. близка к ним, хотя и отличается от них несколько больше, чем они друг от друга (табл. 8.6). Близки в фенетическом отношении и южные аллохронные выборки (табл. 8.6). Различия между двумя локальными смежными поселениями ондатры на п-ве Ямал того же порядка: 0,029 ± 0,006.

Масштаб всех этих различий вполне согласуется с аналогичными данными по другим видам, явно не превышая внутрипопуляционного уровня (Berry,

1963; Hartman, 1980; Васильев, 1984; Васильев и др., 1986). Все это позволяет предполагать относительную высокую устойчивоть эпигенетической системы популяций ондатры в изученных популяциях. Поэтому интересно было оценить степень эпигенетических различий между южной и северной популяциями ондатры на разных этапах ее акклиматизации в этих регионах (табл. 8.7).

Таблица 8.6. Фенетическое сравнение аллохронных выборок северной и южной популяций ондатры (все различия статистически достоверны).

Сравниваемые пары выборок	Фенетические *MMD*-дистанции
Северные:	
1988 г. - 1989 г.	0,013 ± 0,006
1988 г. - 1955 г.	0,035 ± 0,008
1989 г. - 1955 г.	0,019 ± 0,008
Южные:	
1955 г. - 1965 г.	0,036 ± 0,007

Таблица 8.7. Частоты встречаемости фенов в сравниваемых популяциях ондатры, %

№ признака	Популяция			
	северная (п-ов Ямал)		южная (Курганская обл.)	
	1955 г. (n = 94)	1988-1989 гг. (n = 312)	1955 г. (n = 218)	1965 г. (n = 220)
1	25,6	17,7	10,9	19,1
2	36,2	45,2	44,5	61,4
3	51,1	50,3	46,3	49,6
4	28,7	49,4	36,9	41,4
5	6,4	9,6	5,1	11,4
6	14,5	10,3	25,3	22,3
7	88,4	86,8	77,1	80,0
8	30,2	24,3	62,3	50,9
9	79,0	92,1	96,2	89,5
10	79,0	70,1	58,5	71,1
11	47,9	64,4	57,3	65,0
12	36,2	41,3	19,3	21,8
13	1,1	4,8	2,8	1,4
14	24,4	16,7	17,9	20,9
15	84,9	81,5	49,4	76,8
16	26,6	15,9	22,2	20,5
17	78,0	77,5	85,3	78,2
18	61,9	73,7	35,3	49,4
19	9,5	19,6	18,5	24,7

Матрица фенетических дистанций между северными и южными выборками, характеризующими разные этапы акклиматизации ондатры, была обработана с помощью кластерного анализа (см. рис. 8.14, Б). Хорошо видно, что различия между выборками разных лет, собранными в одних и тех же районах, и на юге и на севере практически одинаковы и не превышают уровня характерных внутрипопуляционных различий (см. табл. 6.4), причем южные и северные выборки образуют два самостоятельных кластера (рис. 8.14, Б). Уровень их обособления составляет *MMD* = 0,083 и сопоставим с величиной фенетических дистанций между «хорошими» популяциями других видов (см. табл. 6.4).

Таким образом, и многомерный морфометрический и фенетический анализ краниологических признаков ондатры показали один и тот же результат. Уже на первых ранних этапах акклиматизации между северными и южными ондатрами, происходящими от одной, генетически однородной партии зверьков из Канады, возникли стойкие эпигенетические различия популяционного ранга, уровень которых, по-видимому, почти не изменился за полувековой период изолированного обитания. Эти различия возникли за очень короткий отрезок времени и сопровождались преобразованием формы и размеров черепа и паттерна неметрических пороговых признаков, определяющего частоту проявления тех или иных фенов.

Такое «быстрое реагирование» для устойчивых морфологических структур несколько неожиданно, поскольку более лабильные морфофизиологические характеристики, исследованные на начальном этапе акклиматизации (Смирнов, Шварц, 1959), не изменились в то время, когда краниологические параметры уже отражали дифференциацию, связанную с обитанием ондатры в разных природных зонах.

Важно подчеркнуть, что обнаруженные нами различия между северной и южной популяциями, выявленные многомерным морфометрическим и фенетическим методами, допускают генетическую интерпретацию, косвенно указывая на генетическое своеобразие сравниваемых группировок. Интересно, что разная скорость созревания зверьков на юге и севере, проявление полового диморфизма у южных животных при меньших общих размерах черепа по сравнению с северными, также свидетельствуют об определенных эпигенетических преобразованиях, связанных, по-видимому, с генетическими изменениями (Васильев и др., 1992 а). Панкакоски и Нурми (Pankakoski. Nurmi, 1986) тоже пришли к заключению о дифференциации географически удаленных популяций ондатры в Финляндии и формировании ее популяционной структуры на севере Европы. Кроме того, они указывают на устойчивость проявления эпигенетических признаков черепа ондатры, однако малое число изученных структур, на наш взгляд, не позволило им увидеть параллель между результатами многомерного морфометрического и фенетического подходов.

Акклиматизация ондатры сопровождалась в Западной Сибири интенсивным географическим формообразованием и дифференциацией популяций. За сравнительно небольшой срок, измеряемый лишь десятками поколений, произошли существенные преобразования эпигенетической системы вновь образованных северной и южной популяций ондатры. После фазы быстрого преобразования наступил длительный стазис и за большое число последующих поколений изменения были меньше, чем за первую фазу быстрой перестройки. При этом морфофизиологические признаки, считающиеся лабильными, оказались более консервативными, чем краниологические, которые принято считать стабильными. Полученные результаты говорят о высоком потенциале вида в отношении быстрых эпигенетических преобразований, что, возможно, и обусловило успешность акклиматизации ондатры в большинстве природных зон страны. Темпы перестройки фенооблика исходно однородных в генетическом отношении уральских популяций ондатры вполне согласуются со скоростью изменений в гетерогенных финских популяциях этого вида, имеющих метисное происхождение.

8.4.2. Фенетические последствия акклиматизации и метисации желтого суслика на острове Барсакельмес в Аральском море

Ранее нами на примере рыжей полевки и ряде других форм было количественно показано, что в условиях полной пространственной изоляции в историческом масштабе времени наблюдается некоторое ускорение дифференциации генетически разобщенных популяций. При этом неясным остается ответ на вопрос о том, каковы темпы таких преобразований в гетерогенной метисной популяции, ведущей начало от разных внутривидовых форм. Этот вопрос уже затрагивался выше при обсуждении роли гибридизации как вероятного фактора ускорения эпигенетической диверсификации на примере форм большеухих полевок и при акклиматизации ондатры в Финляндии.

Чтобы приблизиться к решению данной задачи, нами совместно с В.Н. Большаковым и М.Н. Мендаковым (Большаков и др., 1985) было проведено многомерное морфометрическое и фенетическое изучение исторически недавно возникшей и полностью изолированной популяции желтого суслика (*Spermophilus fulvus*) на острове Барсакельмес в Аральском море, которая сформировалась в результате интродукции на остров зверьков из разных материковых популяций и имеет заведомо метисное происхождение. В 1929 г. был осуществлен выпуск первой партии сусликов, а в 1931 г. — второй. По данным В.К. Тимофеева (1934), первая партия составляла 716 экз., а вторая — 3754, а по архивным данным заповедника — соответственно 750 и 1694 экз. Сейчас трудно решить, какие данные соответствуют действительности. Однако достоверно известно, что первая партия животных отловлена в Иргизском

районе Актюбинской области Казахстана, а вторая — в Аральском районе Кзыл-Ординской области. Интродукция и последующая акклиматизация проходили вполне успешно. В 1935 г., т.е. всего через шесть лет, численность вида на острове резко повысилась и составила 55,2 тыс. особей, что послужило причиной начала промысла.

Известно, что на территории России и Казахстана обитают четыре (возможно, пять) современных подвидов желтого суслика: *S. fulvus orlovi* — распространен в Волго-Уральском междуречье; *S. f. fulvus* — наиболее крупная номинативная форма, населяющая Западный и Центральный Казахстан; *S. f. oxianus* — сравнительно мелкая форма суслика, занимающая пустыни Узбекистана и северной Туркмении (возможно, встречается в южной Туркмении и северном Афганистане); самый мелкий подвид — *S. f. nigrimontanus*, характеризующийся ювенильным строением черепа и приуроченный к районам юго-восточного Казахстана (Громов и др., 1965). С.И. Огнев (1937, 1947) считал, что граница точной дифференциации номинативного подвида суслика *S. f. fulvus* от северо-западного *S. f. orlovi* и южного *S. f. oxianus* вряд ли может быть установлена, так как подвиды незаметно трансгрессивно переходят друг в друга. Однако, по его словам, на восток от Мугоджарских гор в северной части, начиная с Иргиза, встречается типичный *S. f. fulvus*. Следовательно, первая партия интродуцированных на о. Барсакельмес сусликов, несомненно, принадлежала к этой крупной номинативной форме. Вероятно, в Аральском районе Кызыл-Ординской области (откуда взята вторая выборка для интродукции) проходит пограничная область между *S. f. fulvus* и *S. f. oxianus*, так как в южных Кызыл-Кумах обитают уже типичные представители южного подвида (Огнев,1947) относительно небольших размеров.

Мы исследовали серии черепов взрослых сусликов (2–3-летнего возраста) обоих полов. Большая пространственная удаленность позволяет с высокой степенью надежности относить взятые выборки к разным популяциям. Для удобства изложения материала популяциям были даны следующие наименования: 1 — островная (о-в Барсакельмес,1982 г.); 2 — тургайская (окр. пос. Амантогай Тургайской обл., 1977 г.); 3 — карабутакская (окр. пос. Карабутак Актюбинской обл., 1981 г.); 4 — мангышлакская (окр. пос. Узень и район песков Тюесу на п-ве Мангышлак, 1968 г.); 5 — арыскумская (пески Арыскум в Кызыл-Ординской обл., 1946 г.). Географическое расположение выборок показано на рис. 8.15. Следует отметить, что карабутакская и тургайская популяции по своему географическому положению относятся к номинативному подвиду. По мнению И.М. Громова с соавт. (1965, с. 282), «...Желтый суслик с Мангышлакского полуострова, возможно, принадлежит к особой *natio*, а экземпляры из Кызыл-Ординской обл. (пески Арыскум) носят характер переходных к *C. f. nigrimontanus*».

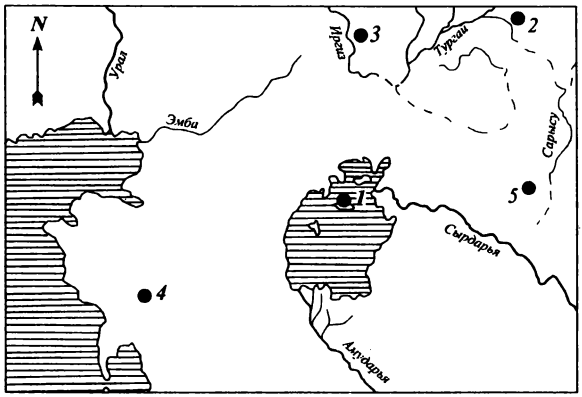


Рис. 8.15. Схема географического размещения выборок из изученных популяций желтого суслика Spermophilus fulvus.
Популяция: 1 – островная, 2 – тургайская, 3 – карабутакская, 4 – мангышлакская, 5 – арыскумская

При множественном сравнении выборок с помощью S-метода Шеффе в соответствующих контрастах установлено следующее (Большаков и др., 1985). Наиболее крупные размеры черепов наблюдаются у зверьков двух северных популяций: тургайской и карабутакской. Различия между самцами этих популяций проявились лишь по длине диастемы ($p < 0{,}05$). Самки отличаются по большему числу параметров, причем черепа тургайских самок несколько крупнее, чем карабутакских. Лицевая часть черепа и диастема у них более вытянуты, шире расставлены скуловые дуги и больше ширина межглазничного промежутка. Наиболее мелкие черепа — у сусликов обоих полов в арыскумской популяции ($p < 0{,}05$). Мангышлакские зверьки по размерам черепа близки к зверькам северных популяций, в частности к карабутакским, обитающим в верховьях р. Иргиз. Характерно, что по важнейшим таксономическим признакам — длине нижнего и верхнего зубных рядов — различия между барсакельмесскими и северными зверьками у обоих полов статистически недостоверны. По этим признакам близки между собой мангышлакские и арыскумские суслики.

По большинству черепных промеров самцы оказываются крупнее самок. Наименее выражены различия между полами в арыскумской популяции. Индивидуальная вариабельность признаков в сравниваемых популяциях невелика, что выражается в невысоких значениях коэффициентов вариации. Для островной популяции характерна пониженная изменчивость, что вряд ли можно было ожидать в силу особенностей ее происхождения. Наиболее отличаются

пропорции черепа у сусликов тургайской (самой северной) и арыскумской (самой южной) популяций. Тургайские зверьки по сравнению с арыскумскими характеризуются относительно более длинным диастемальным промежутком, более короткими верхним и нижним зубными рядами (напомним, что их абсолютные размеры больше у тургайских сусликов) и относительно более широко расставленными скуловыми дугами. В целом конфигурация черепа зверьков северных популяций выглядит более зрелой, чем у арыскумских. Незначительно отличаются пропорции черепа обеих северных популяций, а также барсакельмесских и карабутакских зверьков. Своеобразны пропорции черепа мангышлакских сусликов: у самцов и самок индекс высоты черепа достоверно больше, чем у животных из других популяций (Большаков и др., 1985).

При многомерном сравнении краниометрических данных наименьшие значения обобщенных расстояний Махаланобиса обнаружены между обеими северными популяциями (тургайской и карабутакской), а также между ними и островной барсакельмесской. Близки между собой арыскумская и мангышлакская выборки. Максимальные различия по обоим полам наблюдаются между сусликами тургайской и арыскумской популяций. Межпопуляционные различия более резко выражены на выборках самцов, но принципиальная картина морфометрической дифференциации по самцам и самкам хорошо совпадает (табл. 8.8). Первые две дискриминантные канонические переменные объясняют по самцам 96,8%, а по самкам — 97,2% межгрупповой изменчивости, причем на долю первой канонической переменной по самцам приходится 68,9%, а по самкам — 81,9%. Наиболее близки по комплексу признаков суслики островной и карабутакской популяций. Достаточно близка к ним и тургайская выборка. Мангышлакская популяция занимает промежуточное положение между наиболее мелкими арыскумскими сусликами и наиболее крупными зверьками северных популяций.

Таблица 8.8. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) по краниометрическим признакам между сравниваемыми популяциями желтого суслика (верхняя треугольная матрица — самцы, нижняя — самки).

Популяция	1	2	3	4	5
1 – островная (о-в Барсакельмес)	-	1,95	7,68	4,59	26,33
2 - карабутакская	1,65	-	14,48	1,55	37,76
3 - мангышлакская	15,10	16,97	-	19,12	10,34
4 – тургайская	8,79	3,52	24,03	-	47,39
5 – арыскумская	17,28	22,16	5,48	36,90	-

Схема расположения фенов на черепе желтого суслика и их кодировка приведены на рис. 8.16. Фенетический анализ показал, что встречаемость

фенов неметрических признаков в сравниваемых выборках в значительной степени варьирует (табл. 8.9).

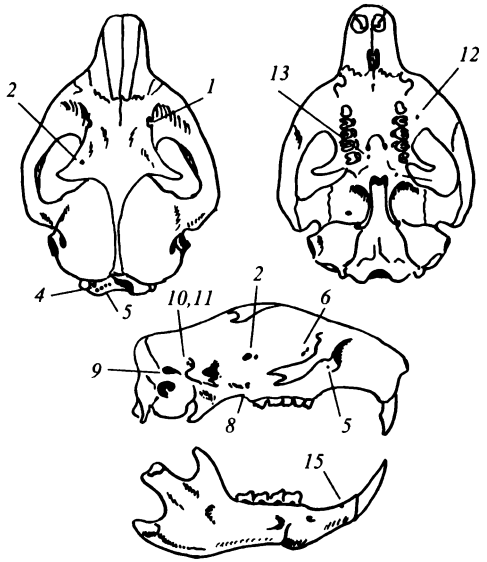


Рис. 8.16. Расположение фенов неметрических признаков на черепе желтого суслика Spermophilus fulvus (по Большаков и др., 1985).

Фены неметрических признаков: 1 – PrIcso, 2 – FFrso, 3 – FHgqu, 4 – FHgla, 5 – FIoac, 6 – FOrindu, 7 – FOpac(-), 8 – FMxVIIIbi, 9 – FPg, 10 – MeTm(-), 11 – MeTmdu, 12 – FMxII, 13 – FPIdu, 14 – FPIpo, 15 – FMtme

Рассмотрим фенетические дистанции по самцам (табл. 8.10). Наименьшие фенетические дистанции обнаружены между самцами островной и тургайской, а также между тургайской и карабутакской популяций (соответственно 0,032 ± 0,008 и 0,034 ± 0,019). Самцы карабутакской и островной популяций отличаются несколько больше — 0,091 ± 0,016. Интересно, что фенетическая дистанция между самцами мангышлакской и арыскумской популяций (самыми удаленными, но расположенными примерно на одних широтах) того же порядка — 0,079 ± 0,016. Мангышлакская популяция в равной мере отличается от обеих северных и островной, причем эти различия примерно вдвое больше, чем между мангышлакскими и арыскумскими сусликами. Арыскумская популяция весьма удалена от северных популяций и по отношению к ним приближается к подвидовому уровню различий (см. табл. 6.4). В целом мера

Таблица 8.9. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа желтого суслика в сравниваемых популяциях,%.

№ признака	Популяция									
	островная		тургайская		карабутакская		мангышлакская		арыскумская	
	n =132 самцы	*n* =138 самки	*n* =64 самцы	*n* = 38 самки	*n* =28 самцы	*n* = 52 самки	*n* =26 самцы	*n* = 86 самки	*n* =180 самцы	*n* =160 самки
1	16,0	39,9	12,5	34,2	7,1	19,2	38,4	42,3	53,3	53,8
2	7,5	2,9	1,5	5,3	0,0	0,0	0,0	2,3	5,5	12,5
3	9,0	6,5	12,5	2,6	3,6	11,5	3,9	10,5	12,2	10,6
4	37,1	35,5	37,5	39,5	67,9	69,2	61,5	60,5	56,6	68,7
5	34,8	42,0	23,4	39,5	32,1	30,7	50,0	61,6	76,7	71,9
6	51,1	60,9	60,9	52,6	28,6	40,4	52,0	52,3	91,1	78,7
7	3,0	2,2	9,4	0,0	3,5	7,7	0,0	5,8	3,3	0,6
8	27,3	31,2	15,6	44,7	14,3	17,3	42,3	20,9	35,0	40,6
9	11,4	9,4	7,8	7,9	0,0	9,6	30,7	31,3	33,9	37,5
10	9,0	8,7	14,1	15,8	21,4	15,4	3,8	3,4	2,2	0,0
11	10,6	2,9	4,7	5,3	3,6	0,0	19,2	17,4	15,5	18,7
12	39,4	23,9	56,3	47,4	71,4	63,4	88,4	68,6	87,8	90,6
13	3,8	3,6	6,3	5,3	3,6	0,0	0,0	1,6	2,8	5,6
14	31,8	30,4	46,9	57,9	46,4	50,0	26,9	60,5	55,5	50,6
15	8,3	6,5	23,4	10,5	21,4	32,7	34,6	22,1	38,9	32,5

Таблица 8.10. Фенетические дистанции (*MMD*) между островной и материковыми популяциями желтого суслика по неметрическим признакам (нижние треугольные матрицы — соответствующие значения среднеквадратических отклонений (*MSD*)).

Популяции	1	2	3	4	5	*MMU*
Самцы						
1 - островная (о-в Барсакельмес)	-	0,032	0,091	0,142	0,313	0,145
2 - карабутакская	0,008	-	0,034	0,153	0,286	0,126
3 - мангышлакская	0,016	0,019	-	0,150	0,370	0,161
4 – тургайская	0,016	0,020	0,027	-	0,079	0,131
5 – арыскумская	0,005	0,008	0,015	0,079	-	0,262
Самки						
1 - островная (о-в Барсакельмес)	-	0,028	0,124	0,142	0,303	0,149
2 - карабутакская	0,012	-	0,111	0,075	0,227	0,110
3 - мангышлакская	0,010	0,017	-	0,107	0,271	0,153
4 – тургайская	0,012	0,014	0,012	-	0,078	0,101
5 – арыскумская	0,012	0,012	0,009	0,007	-	0,220

средней уникальности (среднее значение всех фенетических дистанций, приходящихся на выборку) в арыскумской популяции значительно выше, чем у других популяций (см. табл. 8.10). Островная популяция отличается от арыскумской так же, как и обе северные.

Самки островной популяции, как и самцы, наиболее фенетически близки к соответствующей группе зверьков тургайской популяции (0,028 ± 0,012). Арыскумские зверьки значительно отличаются от представителей обеих северных популяций, но близки к мангышлакским. Хотя по самкам наблюдается большая удаленность тургайской и карабутакской выборок, а мангышлакская популяция несколько ближе к северным, тем не менее коэффициент кофенетической корреляции при попарном сравнении матриц фенетических дистанций между соответствующими выборками по самцам и самкам показал очень сильную связь ($r = 0{,}91$, $p < 0{,}05$). Другими словами, характер фенетической дифференциации сравниваемых выборок как у самцов, так и у самок в значительной степени совпадает.

Таким образом, проведенное двумя методами сравнение островной и материковых популяций желтого суслика показало следующее. Северные популяции (тургайская и карабутакская) морфометрически и фенетически близки, что указывает на принадлежность их к одной подвидовой форме *S. f. fulvus*. Некоторая степень фенетической дифференциации самок не противоречит данному утверждению. Арыскумская популяция как морфометрически, так и фенетически существенно отличается от северных популяций, причем различия между группировками достигают уровня подвидовых.

По своим характерным чертам (ювенильность черепа у взрослых животных, мелкие размеры, существенная фенетическая дифференциация от северной формы), а также географической близости к месту описания *S. f. nigrimontanus* арыскумскую выборку, по-видимому, следует отнести к этому подвиду. Мангышлакская популяция по морфометрическим и фенетическим особенностям занимает промежуточное положение между северными и арыскумскими сусликами, приближаясь по метрическим и неметрическим признакам к последним. Подвидовая принадлежность ее пока не определена. Мы полагаем, что это сильно дифференцированная группировка в пределах подвида *S. f. fulvus.*. Неслучайно И.М. Громов с соавт. (1965) считали мангышлакских сусликов принадлежащими к особой *natio*. Несмотря на существенные морфометрические особенности этой популяции по отношению к северной форме, в эпигенетическом отношении она значительно ближе к северным, чем арыскумская, и, по-видимому, не достигает уровня подвидовой дифференциации.

Наибольший интерес представляет положение островной — барсакельмесской — популяции. Ее сходство с северными популяциями позволяет рассматривать их как единую большую совокупность, имеющую родственное от-

ношение к популяции, откуда брали первых зверьков для основания островной популяции. Напомним, что островная популяция имеет гибридное происхождение, так как вторая (и по численности большая) партия сусликов через год была завезена на остров из Аральского района. Эти зверьки, как указывается в материалах заповедника, были мелкими, предположительно относящимися к подвиду *S. f. oxianus*. Следовало бы ожидать, что фенотип островных зверьков после акклиматизации и возможной гибридизации будет напоминать фенотип сусликов южных популяций или будет промежуточным между северными и южными. Однако, как уже говорилось, островные суслики морфометрически близки к карабутакским и тургайским, т.е. к северным популяциям и резко отличаются от зверьков южных популяций. Сравнение современных материковых выборок показывает, что к югу размеры черепа сусликов уменьшаются. Южные популяции (арыскумская и мангышлакская) расположены на близкой широте и обитают в относительно сходных условиях, резко отличающихся от условий жизни северных популяций. Экологические условия обитания желтого суслика на о-ве Барсакельмес и в южных популяциях в целом близки и резко отличаются от северных. Стойкое сохранение в течение многих поколений фенотипических особенностей северного подвида, несмотря на иные условия обитания и возможное смешивание с южной формой, свидетельствует о доминировании наследственных свойств фенооблика северной формы у сусликов островной популяции и отсутствии модификационных изменений данной популяции в сторону южных группировок, несмотря на обитание в экологически сходных с ними условиях. Фенетическое сходство островной популяции с северной формой согласуется с этими утверждениями.

В то же время мы не выяснили, почему за полувековой период изолированного существования островная популяция сохранила «северные» черты фенооблика и не приобрела «южные». Известно, однако, что активность сусликов в течение года прерывается значительным промежутком, в течение которого они впадают в спячку, и их жизненные процессы крайне замедляются (Калабухов, 1957), т.е. фактически почти полгода животные исключены из активной жизни. Взрослыми суслики становятся на втором году жизни при средней продолжительности жизни до 4–5 лет (Огнев, 1937). Следовательно, за полвека сменилось не более 10–15 поколений сусликов.

Неясно также, почему при возможной гибридизации между сусликами-основателями, завезенными из разных географических точек, фенооблик северных зверьков устойчиво доминирует? Не исключено, что поведенческие особенности двух этих форм сусликов могли послужить тем биологическим изолирующим барьером (Майр, 1968), который привел к возможному нарушению панмиксии между ними. Хорошо известны исследования школы Н.Н. Никольского, которыми показана чрезвычайная устойчивость поведенческих

механизмов, включая вокализацию и коммуникативные отношения, у сусликов и сурков. Для коммуникации этих животных чрезвычайно важны стандартные звуковые и зрительные релизеры поведения. Поэтому неслучайно Н.Н. Никольский использует модулированные звуковые сигналы сусликов в качестве таксономических признаков. Возможно, что нарушение поведенческих контактов у этих таксономически разных форм, особенно во время гона и ухаживания, могло негативно повлиять на скрещивание между ними.

Другая возможная причина — большие размеры и соответственно большая потенциальная агрессивность северных зверьков по сравнению с южными. Суслики подвида *S. f. oxianus*, из которых была составлена вторая завозимая партия животных, еще меньше по величине, чем арыскумские, что, вероятно, также сказалось на контактах между северными и южными основателями популяции. Более крупные северные животные, «имевшие временную фору» (их расселение произошло раньше на два года), могли впоследствии быстро вытеснить, а может быть, и просто уничтожить мелких южных переселенцев на большой, но ограниченной территории острова. Во всяком случае если естественная гибридизация форм и имела место, то ее масштабы были очень невелики. В свою очередь имеющиеся факты по морфометрии и фенетике желтого суслика не позволяют считать, что гибридизация двух форм была существенной, иначе это неизбежно отразилось бы на фенооблике зверьков-островитян.

В итоге можно заключить, что первая партия, состоящая из северных животных, стала основным ядром акклиматизированной на острове Барсакельмес новой популяции желтого суслика и устойчиво сохранила свои фенотипические черты в новых экологических условиях на юге после быстрого небольшого смещения на начальном этапе. По-видимому, влияние полной изоляции за такой короткий срок (10–15 поколений) не успело привести к существенной дифференциации популяции. Уровень внутривидовой дифференциации у этого узко специализированного к обитанию в аридных условиях вида очень невысок. Индекс *IPD* у него для материковых популяций составляет 0,0022, т.е. всего 2,2 берри, что свидетельствует о крайне консервативной эпигенетической системе у этого, специализированного к обитанию в аридных условиях, вида. Аналогичное общее снижение уровня *IPD* (индекса популяционной дифференцированности) обнаружено у специализированного землероя — слепушонки (см. раздел 6.4.5).

Таким образом, по всем фенотипическим характеристикам, а возможно, и в генетическом отношении современная популяция желтого суслика, населяющая о-в Барсакельмес, устойчиво сохраняет черты исходной северной популяции и может быть отнесена к северному подвиду *S. f. fulvus*. Действие адаптивных экологических и этологических механизмов присущих разным подвидам, по-видимому, обеспечивает не менее мощный, хотя и невидимый,

барьер, препятствующий потенциальной метисации разных внутривидовых форм, чем полная пространственная изоляция. Следовательно, далеко не всегда при акклиматизации и реакклиматизации в случае метисации может иметь место ускорение эпигенетических изменений.

8.5. Влияние урбанизации на скорость популяционной дифференциации грызунов (на примере полевой мыши)

Фактор урбанизации — влияние на биоту коренным образом измененной человеком природной среды в виде расширяющихся городских и сельских построек, транспортных развязок, скверов и парков, подземных хранилищ и коммуникаций, мусоросборников, а также других атрибутов городской среды, предназначенных исключительно для существования и рекреации человека, с увеличением размеров мегаполисов становится важным фактором адаптивных изменений компонентов городской биоты (Клауснитцер, 1990). Это не просто нарушенная человеком природная среда, а совершенно новая, изобилующая техногенно созданными и концентрированными ресурсами, в том числе органическими, обладающая большим разнообразием убежищ и ремизов, которые могут быть использованы синантропными видами. Изобилие ресурсов и убежищ во вновь созданной урбанизированной среде приводит к росту числа синантропных форм, а также их адаптивной перестройке, способствующей еще более эффективному освоению искусственно созданных человеком условий. Все новые виды осваивают новые ресурсы и проникают в урбанизированную среду.

Следует заметить, что человек постоянно борется с синантропными формами, истребляет, пытается снизить их численность, что неизбежно приводит к появлению все более адаптированных и толерантных групп организмов. Далеко не все урбанистические «биотопы» пригодны для синантропных видов, крайне опасны для них, как, например, автострады, что приводит к мозаичности и фрагментированности их поселений в мегаполисах, инсуляризации популяционных группировок. Наиболее широко используются синантропными формами такие разнообразные растительные ремизы, как парки, скверы, лесополосы вдоль дорог, палисадники, декоративные посадки, сады, кладбища и др.

Существуют своеобразные мосты растительности, по которым популяции еще несинантропных видов способны проникать далеко вглубь городских агломераций: искусственные лесополосы, лесопарки (Гилев, 2002; Черноусова, Толкачев, 2005), а также пойменные приречные участки растительности. Урбанизированная среда часто может быть токсичной для природных форм, что постепенно приводит к формированию новых, устойчивых к высоким концентрациям техногенных веществ, популяций синантропных или антропофильных видов. Несомненно, что вновь возникшая и быстро растущая городская

среда может быть реальным фактором, способствующим повышению темпов эпигенетических адаптивных и инадаптивных перестроек популяций синантропных и несинантропных видов. Есть основания полагать, что именно фенетические подходы позволят получить оценки влияния урбанизации на скорость популяционной дифференциации животных в городской среде.

Хорошо известно, что в городах на очень небольшой площади может существовать несколько популяций грызунов, отличающихся друг от друга (Andrzejewski et al., 1978; Babinska-Werka et al., 1979, 1981; Лисин, Петров, 1982; Sikorski, 1982; и др.). Их формирование происходит после включения в границы разрастающегося города части населения природных популяций. Они существуют благодаря человеческой деятельности в условиях прогрессирующей изоляции относительно других подобных группировок и внегородских поселений. В большинстве случаев в городе можно легко определить время автономного существования и пространственные границы группировок грызунов, так как их развитие тесно связано с особенностями истории застройки тех участков города, где расположены их местообитания. Изучив и сопоставив отдельные поселения грызунов в городской черте, мы реально подходим к решению проблем, касающихся влияния процесса урбанизации на темпы эпигенетических и морфологических преобразований популяций.

Для решения этих задач совместно с С.Р. Лисиным нами (Лисин, Васильев, 1985) было проведено изучение степени морфометрической и фенетической дифференциации группировок полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в условиях г. Нижнего Новгорода. На основе полученных морфометрических и фенетических данных мы попытались реконструировать картину формирования популяционной структуры этого вида в городе и оценить возможную роль урбанизации в ускорении популяционной дифференции. С этой целью исследовали серии черепов полевых мышей из пяти выявленных в городе крупных группировок.

Нижнее течение р.Оки, ширина которой в межень вблизи устья в пределах города составляет 650–700 м, делит Нижний Новгород на две различные по природных условиям части — высокую нагорную и низменную заречную. Из пяти исследуемых участков три (1, 2 и 3) находятся в нагорной части города (рис. 8.17) и два (4 и 5) — в заречной. В дальнейшем будем именовать поселения (группировки) полевой мыши на различных участках следующим образом: участок 1 — бугровское поселение; 2 — щелоковское (часть Марьиной рощи, примыкающая к кладбищу, носит название Щелоковский хутор); 3 — приокское; 4 — шуваловское; 5 — автозаводское (рис.8.17, А).

По морфометрическим признакам тела и черепа исследованные поселения заметно разделяются на три группы: все нагорные, автозаводское и шуваловское. Последнее выделяется особенно резко (Лисин, Васильев, 1985). Расположение фенов неметрических признаков черепа и нижней челюсти полевой

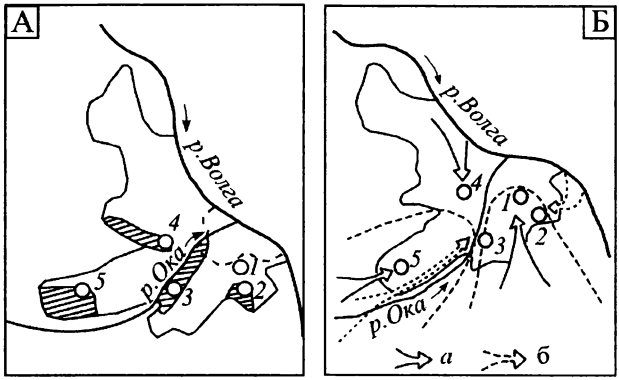


Рис. 8.17. Размещение участков отлова полевой мыши в черте г. Нижнего Новгорода (А) и схема возможных связей поселений мыши после фенетической реконструкции (Б) (по Лисин, Васильев, 1985).

А: заштрихованы зоны возможного контакта мышей изученных поселений; штриховая линия – границы города в 1916 г.; сплошной контур – современные. Б: штриховая линия – границы вероятных исходных популяционных совокупностей; стрелками показаны пути прямого (а) и косвенного (б) влияния природных популяций. Поселения: 1 – бугровское, 2 – щелоковское, 3 – приокское, 4 – шуваловское, 5 – автозаводское

мыши представлены на рис. 8.18. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков существенно варьируют от выборки к выборке (табл. 8.11). Применение множественного критерия хи-квадрат показало, что лишь по четырем признакам из 16 различия между выборками статистически недостоверны.

Рассмотрим полученные оценки фенетической дифференциации отдельных группировок. Как видно из табл. 8.12, в фенетическом отношении группировки также можно разделить на три группы: первую из них составляют нагорные поселения, вторую — шуваловское и третью — автозаводское. Выборки из бугровской, щелоковской и приокской группировок фенетически наиболее близки. В прошлом до застройки той части города, в которой находятся эти поселения, они, по-видимому, были едины. До 40-х годов XX в. они не были изолированы. При расширении городских границ их изоляция усилилась, и в начале 50-х годов они были практически разобщены участками сплошной каменной застройки и лентами автострад. Таким образом, можно принять, что изоляция достигла нынешнего уровня примерно три десятка лет назад (что эквивалентно смене около 100 поколений полевой мыши). Даже на небольшом расстоянии в городе соседние популяции могут находиться в различных условиях обитания.

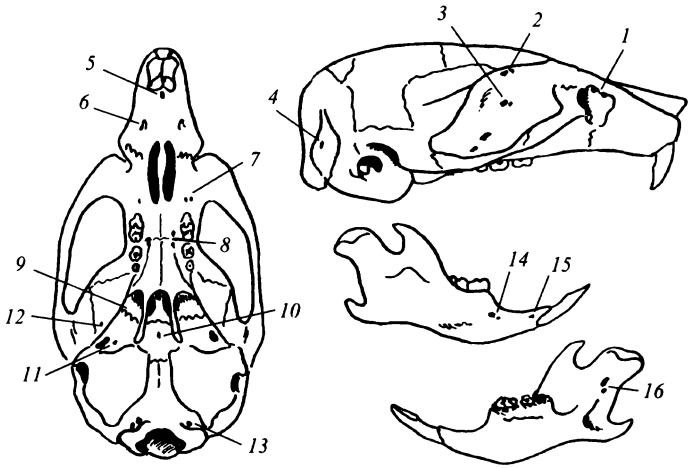


Рис. 8.18. Расположение фенов неметрических признаков на черепе полевой мыши Apodemus agrarius (по Лисин, Васильев, 1985).

Фены: 1 – *FPodu*, 2 – *FFrdu*, 3 – *FEtdu*, 4 – *FeMs*, 5 – *FPmme*, 6 – *Fopm*, 7 – *FMxdu*, 8 – *FPldu*, 9 – *FePas*, 10 – *FBsme*, 11 – *FAsac*, 12 – *FRacan*, 13 – *FHgsi*, 14 – *FMtdu*, 15 – *FMtan*. 16 – *FMbdu*

В нашем случае различия между поселениями обусловливаются их положением в градиенте от окраин к центру: с увеличением расстояния от границ города усиливается степень изоляции от природных биотопов и возрастает мощность воздействия антропогенного пресса, что вызывает неодинаковую ответную реакцию со стороны группировок. Направление и давление отбора в поселениях с разной степенью урбанизации среды могут не совпадать, что создает предпосылки для их дальнейшей дифференциации.

Из трех нагорных поселений интерес вызывают несоразмерно большие различия между бугровским и щелоковским, самыми близко расположенными группировками, что, несомненно, связано с очень сильной изоляцией и специфическими условиями существования бугровской группировки. М.Сикорский (Sikorski, 1982), проводя аналогичное исследование городских поселений полевой мыши в Варшаве, получил близкие к нашим оценки фенетических дистанций (средней меры дивергенции — *MMD*). Для разных пар сравниваемых поселений (по его мнению, популяций) величина *MMD* колебалась от 0,011 до 0,056, что позволило ему говорить о существовании генетической дифференциации населения полевой мыши в пределах города. Наши данные по близко расположенным поселениям нагорной части также убеждают в этом. В то же время

Таблица 8.11. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа полевой мыши в городских поселениях,%

№ признака	Поселение					Уровень значимости (множественный критерий χ^2)
	бугровское $n = 84$	щелоковское $n = 217$	приокское $n = 63$	шуваловское $n = 76$	автозаводское $n = 128$	
1	4,8	5,3	3,2	0	2,5	**
2	76,2	69,3	64,5	36,8	80,0	**
3	44,0	53,8	66,1	53,9	56,0	ns
4	100,0	98,1	95,2	98,2	88,9	**
5 u	64,3	73,8	74,2	97,2	86,7	**
6	14,3	22,3	9,8	40,5	36,4	**
7	58,3	57,1	43,5	64,5	47,2	*
8	10,7	13,3	9,7	17,1	10,4	ns
9	11,5	16,8	9,6	3,1	1,9	**
10 u	73,2	64,1	50,0	75,0	62,5	ns
11	78,0	84,6	74,1	90,6	61,2	**
12	58,0	66,0	57,4	41,3	64,4	*
13	73,2	80,9	77,5	85,2	70,1	ns
14	82,1	60,8	71,4	68,0	64,8	**
15	46,4	48,6	50,8	58,7	63,3	*
16	3,6	24,5	8,2	25,3	16,7	**

*Примечание: для билатеральных признаков указано число изученных сторон черепа; u — признак небилатеральный; уровни значимости различий: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; ns — различия недостоверны*

Таблица 8.12. Фенетические *MMD*-дистанции между городскими поселениями полевой мыши (в нижней треугольной матрице — среднеквадратичные отклонения *MSD*).

Поселения	Бугровское	Щелоковское	Приокское	Шуваловское	Автозаводское
Бугровское	-	0,043	0,022	0,171	0,093
Щелоковское	*0,007	-	0,026	0,100	0,066
Приокское	0,013	0,010	-	0,134	0,047
Шуваловское	0,011	0,008	0,014	-	0,122
Автозаводское	0,009	0,006	0,011	0,010	-
Средняя уникальность (*MMU*)	0,082	0,059	0,057	0,132	0,082

средняя мера фенетической уникальности (усредненная фенетическая дистанция данной выборки со всеми остальными) бугровской выборки значительно выше, чем соседних нагорных, и совпадает с уровнем уникальности заречного автозаводского поселения, которое, безусловно, является в значительной мере изолированным от них р. Окой и кварталами застройки.

Автозаводское поселение значительно отличается от бугровского и щелоковского, однако сближается с приокским, которое является как бы пограничной группировкой между этими совокупностями. Судя по низкому уровню фенетических различий, существует контакт между автозаводским и приокским поселениями, несмотря на то, что они находятся на разных сторонах поймы Оки. Очевидно, река не мешает расселению полевых мышей. Возможности расселения даже менее подвижных видов грызунов вдоль речных долин и через них хорошо показаны А.А. Максимовым (1974). Принимая во внимание непосредственную связь обеих группировок с природными биотопами вдоль поймы Оки, можно предположить, что на их основе и осуществляется сходство этих двух поселений.

Шуваловское поселение настолько существенно отличается от всех других, что можно с уверенностью говорить о его своеобразии. Величина показателя фенетической дифференциации не может считаться абсолютной мерой различий, но как относительная количественная мера этот показатель вполне универсален при сравнении популяций внутри разных видов. Обнаруженный в данном случае уровень различий согласуется с обычно наблюдаемым между сильно дифференцированными популяциями других видов (Berry, Jakobson,1975; Hartman,1980; Васильев,1982). В целом уровень дифференциации локальных популяций, связанный с урбанизацией, необычно высок, многократно превосходя аналогичный уровень *IPD* для малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis*. У полевой мыши *IPD* в условиях города приближается к величине 186 берри на 100 км. Даже если исключить фактор изоляции поселений р. Волгой, то эта величина в 3 раза выше, чем в природных популяциях лесной мыши.

Обращает на себя внимание высокий уровень дифференциации шуваловского и автозаводского поселений, находящихся в заречной части города. Расстояние между ними сравнительно невелико — 11 км; полностью разделены они с 50-х годов, т.е. примерно столько же, сколько в нагорной части бугровская и щелоковская группировки. Если предположить, что до застройки города они составляли одну популяционную совокупность, то невозможно объяснить такой порядок эпигенетических различий (табл. 8.12) — в три раза больший, чем в случае с нагорными группировками, одна из которых была полностью изолирована. Очевидно, дело здесь не столько в прогрессирующей изоляции заречных поселений, сколько в их исходной генетической разнокачественности в сочетании с сильным давлением фактора урбанизации. На наш взгляд, по своему происхождению и существованию данная группировка связана с популяционной совокупностью вдоль поймы Волги. В последнее время возможность контакта этого поселения с природными биотопами со стороны Волги в связи с сильнейшей урбанизацией этой части представляется мало реальной. Предполагаемая схема связей городских поселений полевой мыши приведена на рис. 8.17, Б.

На основе имеющихся у нас фенетических и морфометрических данных можно попытаться реконструировать картину формирования изучаемых поселений. В заречной части первоначально, до застройки города в настоящих границах, полевые мыши образовывали две популяционные совокупности: волжскую, со стороны Волги, и окскую, ныне в южной части города связанную с поймой р. Оки. Возможность контактов между ними была в то время больше, чем сейчас, и, видимо, отличались они меньше. Третья совокупность обитала в нагорной части и, очевидно, испытывала сильное влияние на Приокском откосе со стороны окской группировки: во-первых, благодаря контактам, во-вторых, не исключена возможность сходного формирования этих совокупностей, а ближе к Волге — со стороны волжской.

Застройка города, возникновение мощных изоляционных барьеров и появление разнонаправленных антропогенных факторов, включающих загрязнение среды токсикантами и техногенными поллютантами, общую инсуляризацию поселений, привели к дальнейшей дифференциации сохранившихся группировок. Нарушились контакты между автозаводским и шуваловским поселениями. Размежевание нагорных поселений привело к резкому ослаблению связи приокского с бугровским и щелоковским, а через них и с волжской группировкой, и, следовательно, относительно возросла связь с окской популяционной совокупностью, в частности с автозаводским поселением. Бугровское стало развиваться самостоятельно от щелоковского, которое продолжает испытывать вллияние со стороны волжской группировки. Следовательно, дифференциации нагорных поселений способствовало, наряду с усилившейся изоляцией, и относительно возросшее влияние со стороны разных популяционных агрегаций.

Морфометрическая и фенетическая специфика каждой популяционной группировки обусловливается, на наш взгляд, двумя причинами. Первая из них — различное происхождение группировок. Наиболее глубокая разница зафиксирована между заречными и нагорными поселениями; два заречных также значительно отличаются друг от друга. По крайней мере, можно выделить три крупных поселения, дифференциация которых является следствием того, что и до включения в городские границы они, по-видимому, представляли разные популяционные совокупности, существовавшие в большей или меньшей степени обособленно. Вторая причина заключается в дифференциации поселений под действием антропогенных факторов. Большую роль играют увеличение степени изоляции и специфика экологических условий каждого местообитания (см. глава 6). С этим, очевидно, связано и обособление некоторых поселений в нагорной популяции.

Таким образом, население полевой мыши в городе расчленено на внутривидовые группировки, достоверно различающиеся между собой по ряду изученных признаков. Сходство данных, полученных на основе изучения мор-

фометрических и фенетических признаков, позволяет уверенно говорить об автозаводском и шуваловском поселениях как о принадлежащих к двум дифференцированным популяциям. Различия между отдельными нагорными поселениями полевой мыши, по нашему мнению, не достигают «хорошего» популяционного уровня, однако само их расположение и длительный срок автономного существования свидетельствуют о том, что мы наблюдаем начальные этапы формирования самостоятельных популяций в условиях прогрессирующей урбанизации территории. Обращает на себя внимание сходный по величине и неожиданно высокий общий уровень дифференцированности локальных поселений полевой мыши в Нижнем Новгороде и Варшаве по сравнению с таковым у близких видов грызунов вне зон урбанизации. Данный факт вынуждает признать урбанизацию в качестве реального интегрального фактора, ведущего к ускорению эпигенетической дифференциации популяций.

8.6. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса

В настоящее время сложно найти регион мира, где в той или иной степени не наблюдалась бы трансформация ландшафтов, вызванная длительным антропогенным воздействием. Даже вдоль северных, труднодоступных рубежей РФ отмечается существенное трансформирующее воздействие добывающей, энергетической и перерабатывающей промышленности на природные ландшафты Крайнего Севера (Евсеев, 2004). Имеются основания ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду, что может неожиданно превратить эволюционную теорию в прикладную науку (Васильев, Большаков, 1994). Эти представления согласуются с результатами исследований В.В. Жерихина, который одним из первых обнаружил быстрые, катастрофические изменения в составе энтомофауны в мезозое на рубеже верхнемелового времени.

Преобразование фауны осуществилось за относительно короткое геологическое время и проявилось на уровне смены целых семейств (Жерихин, 2003). Такие катастрофические смены фауны были обнаружены и в другие эпохи планетарной истории и названы В.В. Жерихиным «глобальными биоценотическими кризисами». В одной из своих последних работ (Жерихин, 2003) он писал о том, что и в наши дни наблюдаются отчетливые признаки надвигающегося глобального биоценотического кризиса на фоне усиливающегося антропогенного изменения ландшафтов. В свете этих представлений крайне актуальным и важным направлением исследований становится поиск вероят-

ных механизмов, способствующих наступлению биоценотического кризиса, и в частности механизмов быстрых преобразований популяций фоновых видов, являющихся основными компонентами сообществ, подвергающихся антропогенной трансформации.

Предлагаемая нами гипотеза заключается в представлении о ведущей роли эпигенетических процессов индивидуального развития в формировании быстрых репаративных адаптивных откликов популяций фоновых видов и сообществ на естественные и техногенные трансформации среды обитания. Можно полагать, что в основе популяционных и ценотических трансформаций лежат фундаментальные онтогенетические (эпигенетические) процессы, от которых во многом зависит, как осуществляется процесс становления, формирования, поддержания и изменения природных популяций животных (Васильев и др., 2000). Быстрые эпигенетические перестройки в популяциях животных в условиях антропогенно трансформированных ландшафтов могут представлять собой возможный механизм наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса.

Насколько оправдана предложенная нами гипотеза быстрой эпигенетической перестройки популяций в антропогенно измененной среде, каковы характерные времена таких преобразований, показывают многие рассмотренные в этой главе примеры. Все количественно проанализированные ситуации, включающие действие таких факторов, как усиление инбредности, гибридизация отдаленных форм, пространственная изоляция, инсуляризация и фрагментация поселений, экстремальные флуктуации среды (например, засуха или воздействие ТТШ), акклиматизация, комплексное воздействие факторов, связанных с урбанизацией и др., свидетельствуют о том, что во всех этих случаях наблюдается относительно быстрый отклик в сдвигах частот фенов неметрических признаков, измеряемый всего несколькими поколениями, который затем устойчиво сохраняется длительное время. В данном случае можно видеть аналогию на внутривидовом или популяционном уровне с макроэволюционными явлениями, известными как гипотетический механизм «прерывистого равновесия» Гулда и Элдреджа.

Рассмотренные нами в этой главе эколого-генетические факторы способны ускорять изменения «адаптивной нормы» в эпигенетической системе популяции. Инбридинг приводит к фиксации одного определенного «креода» в популяции и его углублению при усиливающейся гомозиготизации до того момента, пока не будет достигнут такой жесткий уровень регуляции развития, который уже несовместим с жизнью высокоинбредных особей в меняющейся среде. Этот путь можно расматривать как инадаптивную перестройку эпигенетической системы. Используя аналогию Уоддингтона с эпигенетическим ландшафтом, можно говорить о том, что инбредные животные будут иметь

лишь одно глубокое и узкое «ущелье» с постепенно смыкающимися стенками, которое не обеспечивает даже минимальный адаптивный «люфт» развития (например, флуктуирующую асимметрию). С этим, по-видимому, связано большинство примеров гибели инбредных линий животных после длительного жесткого инбридинга.

Роль транспозиции мобильных элементов генома в возможном ускорении эпигенетических преобразований подробно обсуждалась нами выше. Следует, однако, подчеркнуть и это вполне вероятно, что транспозиции МГЭ возможно окажутся одним из немногих эффективных механизмов быстрых сдвигов в эпигенетической системе популяции. При нормальных (неэкстремальных) флуктуациях условий среды эпигенетическая система популяции в значительной степени устойчива. Даже многие прямые стрессирующие воздействия на материнский организм во время беременности, как показали наши опыты на линейных животных, не приводят к резким изменениям частот фенов, маркирующих эпигенетические особенности линии. Такая же устойчивость частот фенов, характерных для исходной природной популяции, наблюдается и при формировании лабораторных колоний, полученных даже от ограниченного числа пар-основателей. Однако при сильных (экстремальных) воздействиях устойчивость развития все же нарушается, и в популяции могут наблюдаться быстрые эпигенетические сдвиги. Объяснение таких масштабных изменений только отбором в генетически гетерогенной среде не может считаться достаточным, так как за ограниченный срок (малое число поколений) изменяется не просто большинство особей (часть генотипов, как принято полагать с позиций СТЭ), а весь эпигенетический ландшафт популяции, что отражается в каждой особи. Поэтому роль транспозиций мобильных элементов генома в этих процессах, с нашей точки зрения, весьма вероятна.

Гибридизация отдаленных форм в природе как естественный фактор возможного ускорения эпигенетических изменений почти невероятна и, скорее всего, связана с мероприятиями по искусственному восстановлению видов или их реаккиматизацией. При успешной искусственной гибридизации представителей заведомо разных подвидов эпигенетическая система метисов формируется в первом же поколении, однако у гибридов уровень флуктуирующей асимметрии в целом выше, чем у родительских форм. Необходима длительная историческая шлифовка для снятия всех явлений гибридного дисгенеза, так как новый эпигенетический ландшафт содержит возможности формирования самых разных альтернативных путей развития. Среди них имеются и пути развития, присущие той или иной форме, которые искажены гибридизацией, и возможность развития некоторых предковых «креодов» или их фрагментов, и новые «гибридные» варианты путей развития, обусловленные, например, нарушением эпистатических взаимодействий генов-переключате-

лей, что может выражаться в гетерозисных явлениях. Однако в природных процессах из-за существования невидимых эколого-этологических барьеров, препятствующих успешной гибридизации представителей разных рас и подвидов, такая гибридизация почти не осуществима (об этом свидетельствуют эпигенетический анализ итогов акклиматизации желтого суслика на о-ве Барсакельмес и рассмотренные в главах 6 и 7 на примере рыжей полевки механизмы действия изоляции расстоянием).

Этологические особенности животных во многом обусловлены эпигенетическими и морфогенетическими факторами, а различия в поведении животных — изменчивостью физиологических характеристик, которая в свою очередь зависит от организации и особенностей протекания морфогенетических и эпигенетических процессов. Связь поведения с физиологическими и морфогенетическими процессами была отчетливо установлена в хорошо известных экспериментах школы академика Д. К. Беляева (1974) по искусственной доместикации серебристо-черных лисиц путем отбора по поведению неагрессивных животных. В результате в стоке «ручных» лисиц произошли гормональные и морфологические изменения, проявились пегости, хвост завернулся колечком, появились громкое тявканье и другие черты, характерные для собак (Трут, 1991).

Совместно с Л.Н. Трут и Л.Н. Осадчук мы провели (Васильев и др., 2004) фенетический анализ возможных доместикационных изменений черепов сеголеток лисиц по 66 фенам черепа (см. рис. 3.10). Построенные по 12 наиболее контрастным частотам фенов полигоны А.С. Серебровского (рис. 8.19) позволяют сопоставить масштабы фенетических различий между лисицами обоих полов, принадлежащих к разным стокам. Видно, что внутри каждого стока различия между самцами и самками выражены в небольшой степени и конфигурации полигонов (эпигенетические ландшафты) у них сходны. Однако между стоками ручных и диких лисиц отчетливо проявляются различия в структуре полигонов, что указывает на их эпигенетическую дифференциацию.

Проведение многомерного неметрического шкалирования матрицы попарных фенетических дистанций (*MMD*) показало, что различия между выборочными центроидами ручных и диких стоков по размаху вполне сопоставимы с различиями между уральскими природными популяциями лисиц из Челябинской и Свердловской областей (рис. 8.20). Таким образом, уровень эпигенетических различий при искусственной доместикации, полученный путем селекции по этологическим проявлениям свойств фенотипа всего за несколько поколений лисиц, оказался вполне сопоставим по размаху с уровнем межпопуляционных различий в природной ситуации.

В другом примере (см. раздел 8.4.1) при изучении акклиматизации ондатры на Урале произошло взрывное формообразование. Фенотип ондатры

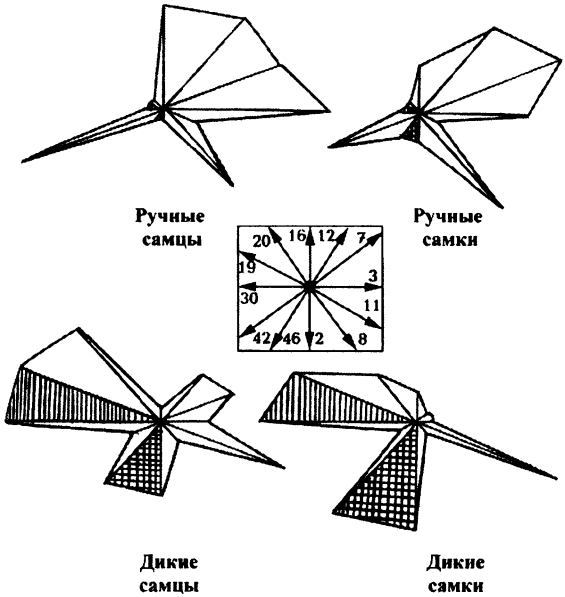


Рис. 8.19. Полигоны Серебровского, построенные для сравниваемых экспериментальных групп серебристо-черных лисиц по наиболее контрастно различающимся частотам фенов 12 неметрических признаков черепа, % (отдельно для самцов и самок каждого экспериментального стока лисиц)

быстро изменился и на севере, и на юге, осуществилась быстрая эпигенетическая дифференцировка популяций, а затем наступил длительный стазис, который продолжается и до настоящего времени. Мы согласны с весьма конструктивной идеей, высказанной Я.И. Старобогатовым (1988), о том, что в эволюционно-экологическом смысле видообразование как элементарный акт макроэволюции связано с преобразованием всей экосистемы: новый вид либо должен вытеснить конкурентный вид, либо сформировать себе новую нишу. Частично иллюстрирует эту мысль пример с успешной акклиматизацией ондатры. Адаптированная в Новом Свете к обитанию в аналогичных экосистемах, ондатра за короткий срок (менее 10 поколений) была «способна» перестроить «эпигенетический ландшафт» в локальных популяциях. После быстрых морфологических преобразований в каждой новой местности наступал длительный морфологический стазис, сопровождающийся уже медленными адаптивными перестройками. Этот процесс всегда проходил несколько стадий, что было замечено многими экологами (Смирнов, Шварц, 1959; Шварц,

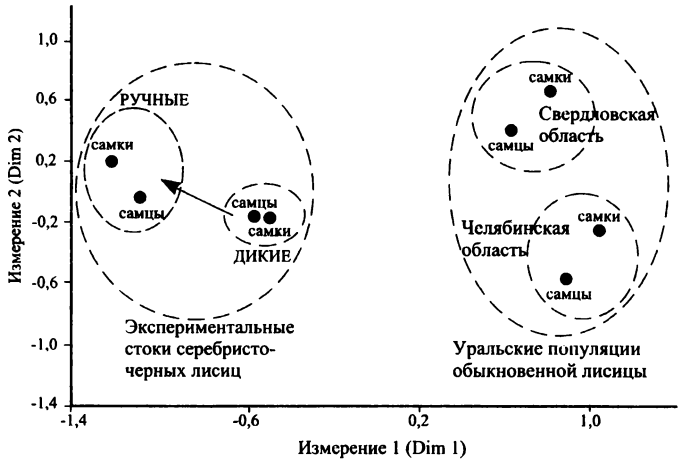


Рис. 8.20. Многомерное неметрическое шкалирование фенетических дистанций (MMD) между сравниваемыми выборками лисиц обоих полов из экспериментальных стоков ИЦиГ СО РАН и природных уральских популяций

1968; Чесноков, 1976). Сначала наблюдался резкий подъем численности, и огромная биомасса вида начинала «давить» на местную экосистему, вызывая в ней очень резкую флуктуацию, а затем в очень короткий срок численность ондатры резко снижалась, чаще всего не из-за промысла, а по естественным причинам экосистемной регуляции, и популяции вида «вдавливались» в новую для себя экосистему, формируя свою нишу.

Ондатра, как известно, сильно потеснила в местах своего обитания многие амфибионтные виды. Следуя мысли Я.И. Старобогатова, можно отметить, что в данном случае видообразования при акклиматизации, конечно, не произошло, так как ондатра как вид сложилась давно, но наблюдается пример отчетливого микроэволюционного процесса. Сильная локальная эпигенетическая дифференциация, характеризующая микроэволюционные изменения, происходила у ондатры по отчетливой схеме в соответствии с гипотезой «прерывистого равновесия», приписываемой исходно только макроэволюции. Поэтому схема «прерывистого равновесия» справедлива, начиная с внутрипопуляционного масштаба явлений (быстрый эпигенетический сдвиг в сакмарской популяции рыжей полевки) до высокого внутривидового уровня иерархии (быстрая стадия эпигенетических преобразований и последующий стазис в ходе становления у ондатры при акклиматизации на территории Европы и Азии популяционной организации и популяционной структуры). Схема «прерывис-

того равновесия» отчетливо проявляется На этих уровнях внутривидовой иерархии она проявляется точно так же, как и на еще более высоком уровне макроэволюционного рассмотрения. Примечательно, что хорошо осознавал важность роли процессов онтогенетического развития (онтогении) в эволюционной диверсификации сам С.Дж. Гулд. Неслучайно одна из наиболее цитируемых его работ называлась «Онтогения и филогения» (Gould, 1977).

Еще один пример быстрых изменений — дифференциация популяции красной полевки (*Clethtionomys rutilus*) острова Беринга (Командорские острова) за 100 лет пространственной изоляции по отношению к исходной камчатской популяции — был проанализирован нами совместно с В.Н. Большаковым (Большаков, Васильев, 1976; Васильев и др., 2000). На остров Беринга полевку случайно завезли при строительстве с. Никольское в конце XIX в. Колориметрическое и многомерное краниометрическое сравнение командорских красных полевок с камчатскими, сахалинскими и канадскими показало, что полевки острова Беринга морфологически наиболее близки к исходной камчатской популяции. Уровень эпигенетических различий в этом случае, опираясь на величину средней меры дивергенции *MMD*, равную 0,156 ± 0,012, оказался сопоставим с уровнем сильно дифференцированных популяций вида, но не достиг уровня подвидовых различий (рис. 8.21).

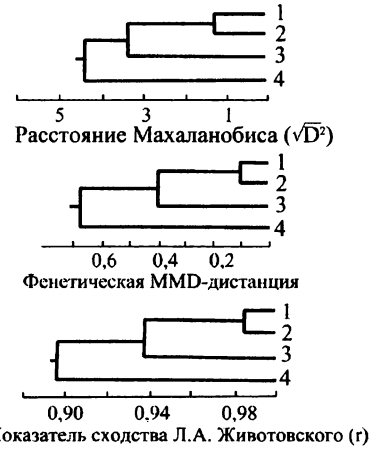


Рис. 8.21. Кластерный анализ (UPGMA) трех вариантов матриц показателей сходства-различия между островными и материковыми популяциями красной полевки (по Васильев и др., 2000).

Сравниваемые группировки: 1 – командорская, 2 – камчатская, 3 – сахалинская, 4 – канадская (Аклавик)

В этой связи вновь рассмотрим диапазон эпигенетических перестроек у близкого вида — рыжей полевки (*Clethtionomys glareolus*) в Оренбургской области (окрестности г. Кувандык) в пределах одной и той же сакмарской популяции, который произошел за более короткий отрезок исторического времени — 20 лет (см. раздел 8.1). Ранее мы описывали результаты трехмерной ординации аллохронных выборок рыжей полевки по трем первым главным координатам. Поскольку на первую ось главных координат приходится почти половина межгрупповой дисперсии (см. табл. 8.2), рассмотрим хронографическую траекторию изменчивости только вдоль этой оси (рис. 8.22).

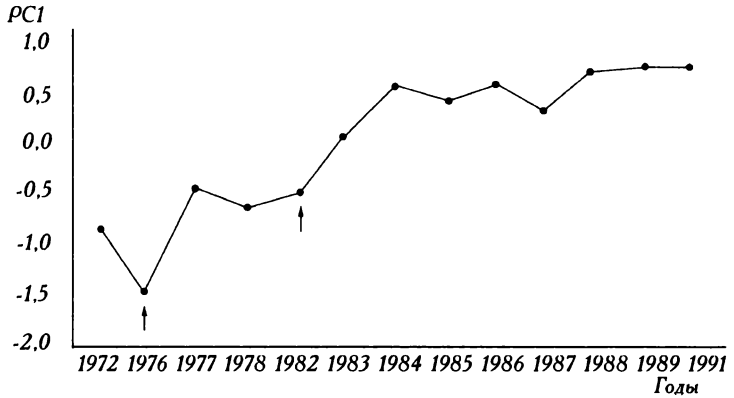


Рис. 8.22. Фенетическая «траектория» хронографических изменений в сакмарской популяции с 1972 г. по 1991 г. вдоль первой главной координаты. Стрелками указаны годы, в которые популяционная траектория резко отклонялась от среднего многолетнего уровня

Хорошо видны два существенных отклонения траектории от средней многолетней величины (указаны стрелками). Первое произошло в 1976 г. после сильнейшей засухи 1975 г. Затем популяция вернулась к «норме» вплоть до 1982 г. В 1982 г. произошла серьезная техногенная авария на Южно-Уральском криолитовом заводе вблизи г. Кувандык, которая привела к мощному выбросу фторидов в окружающую среду в зоне обитания изучаемой популяции. Поэтому у нас имеются определенные основания связывать уклонение хронографической траектории именно с аварией. Далее, после направленного изменения, в популяции вновь наблюдается стазис, но уже на новом уровне. Таким образом, в историческое время, «на наших глазах» (Васильев и др., 2000) может происходить быстрое изменение эпигенетической системы популяции.

Пример сравнительно быстрой эпигенетической дифференциации демонстрирует и человек как биологический вид. Для современных популяций монголоидов Сибири по комплексу неметрических краниальных признаков Ю.Г. Рычков и А.А. Мовсесян (1972) по суммарным невзвешенным частотам фенов реконструировали их распределение в исходной предковой неолитической популяции Прибайкалья (рис. 8.23). Видно, что конфигурации полигонов Серебровского, построенных по частотам встречаемости фенов, у современной объединенной популяции монголоидов Сибири и популяции неолита Прибайкалья почти идентичны, а полигоны современных популяций от них существенно отличаются. Несмотря на высокую подвижность древнего человека, быстро заселившего территорию Сибири, и сравнительно низкий уровень показателя *IPD* (около 2,5 берри на 100 км) степень эпигенетической диверсификации современных популяций достаточно велика. Усреднение частот фенов для серии современных популяций позволяет реконструировать и визуализировать контуры исходного эпигенетического ландшафта предковой неолитической популяции Прибайкалья, на основе которой впоследствии сформировались дифференцированные в эпигенетическом отношении популяции монголоидов Сибири.

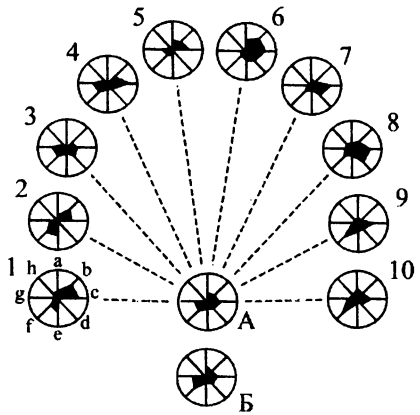


Рис. 8.23. Эпигенетическая диверсификация популяций современных монголоидов Сибири (1-10) по комплексу частот встречаемости 8 фенов неметрических краниальных признаков (a-h).

А – современные монголоиды (суммарные средневзвешенные частоты); Б – неолит Прибайкалья. Популяции: 1 – эскимосы, 2 – чукчи, 3 – буряты, 4 – монголы, 5 – ульчи, 6 – негидальцы, 7 – манси, 8 – теленгеты, 8 – тувинцы, 10 – алеуты. Фены: a – torus palatinus, b – stenocrotaphia, c – os epiptericum, d – spina proc. front. os zigomaticum, e – spina trochlearis, f – cribra orbitalia, g – os Wormii sut. lambdoideum, h – os asterion (по Рычков, Мовсесян, 1972, с изменениями)

Важность проблемы возможного ускорения эпигенетических преобразований популяции в условиях усиливающегося антропогенного давления на окружающую среду иллюстрируют примеры изучения дифференциации городских популяций полевой мыши в условиях роста степени урбанизации территорий. Если минимальная скорость эпигенетической дифференциации популяции во времени, которая наблюдалась в австрийской корнебургской популяции рыжей полевки, составляет 0,39 берри на поколение, то средняя скорость перестройки нижегородских группировок полевой мыши в условиях урбанизации, по самым грубым расчетам, может достигать от 3 до 5 берри на поколение. Полученные результаты позволяют ожидать быстрых изменений эпигенетической системы природных популяций в ответ на длительное влияние различных антропогенных факторов.

Анализ приведенных выше материалов позволяет сделать следующие важные выводы. Во-первых, установлено, что быстрые изменения популяций в новых условиях среды не миф, а реальность. Показано, что в их основе лежат перестройка и перенастройка эпигенетической системы популяций. О масштабах этих эпигенетических и генетических преобразований можно косвенно судить по изменениям частот встречаемости фенов неметрических признаков, проявление которых в фенотипе зависит от расстановки эпигенетических порогов. Следует подчеркнуть, что фенетика почти за 40-летний период своего существования накопила множество подобных примеров мелких и крупных аномалий морфогенеза в популяциях самых разных таксонов (Berry, 1963; Grüneberg, 1964; Тимофеев-Ресовский и др, 1973; Hartman, 1980; Яблоков, Ларина, 1985; Соболевский, 1988; Suchentrunk, 1993; Васильев и др., 2000; Шадрина и др., 2003; Evans, Yablokov, 2004).

Во-вторых, сама возможность быстрых эпигенетических преобразований популяций свидетельствует о том, что они могут быть реальным механизмом наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса, предсказанного В.В. Жерихиным (2003). Биоценотическая перестройка может начаться уже в XXI столетии, причем катастрофические изменения биоты должны, по-видимому, протекать в форме некогерентной эволюции (Красилов, 1986) и не только у синантропных видов, что часто подразумевается.

Огромные объемы поступления углеводородов в природные экосистемы во время техногенных аварий при добыче углеводородного сырья приводят к избытку неосвоенных органических ресурсов в окружающей среде, которые неизбежно будут использованы и утилизированы импактными экосистемами, что в свою очередь вызовет коренную адаптивную перестройку составляющих их сообществ и видов микроорганизмов, растений и животных в аварийном режиме. Агроценозы с рукотворными сортами растений-монокультур и зависящие от человека породы сельскохозяйственных животных ока-

жутся новым биологическим ресурсом и для представителей природных сообществ. Постройки человека в урбоценозах и промышленных агломерациях будут осваиваться многочисленными антропотолерантными и антропофильными формами микроорганизмов, грибов, растений и животных. Биотой будут использоваться новые, синтезированные человеком материалы и продукты, а также сам человек.

Судя по полученным нами данным, скорость эпигенетических перестроек может быть весьма высокой, и при потере жесткого биоценотического контроля над популяциями, способными успешно осваивать антропогенно трансформированную среду, характерные времена формообразования могут приблизиться к масштабу исторического времени и измеряться в сотнях, а не в сотнях тысяч лет. Таким образом, существующая реальная возможность быстрых эпигенетических перестроек природных популяций в новой антропогенной среде требует со всей серьезностью отнестись к возможности наступления глобального биоценотического кризиса.

Глава 9

ФЕНЕТИКА И ПРОБЛЕМЫ БИОМОНИТОРИНГА

Роль фенетики в решении проблем биомониторинга достаточно велика и не может быть сведена только к прикладным задачам, в частности к задачам популяционной экотоксикологии (Безель, 1987; Безель и др., 1994). Фенетические оценки основаны главным образом на изучении эпигенетических особенностей сравниваемых групп животных и растений, индивидуальных и групповых характеристик морфогенеза, поэтому наряду с задачами практического характера фенетические методы мониторинга могут быть нацелены и на решение фундаментальных проблем. В первую очередь это касается изучения темпов и факторов эпигенетических перестроек, а также механизмов морфогенетической устойчивости и толерантности популяций и ценозов к естественным и техногенным воздействиям. Со многими техногенными воздействиями и поллютантами популяции, виды и экосистемы ранее в эволюционной истории еще не сталкивались. Поэтому важно оценить на фоне таких нетипичных средовых воздействий не только адаптивный потенциал и пределы толерантности вида или популяции, но и использовать эти новые условия как естественный полигон, позволяющий экспериментально «нагружать» морфогенетический процесс и изучать закономерности развития, например проявления эпигенетической изменчивости. Очевидно, что именно при развитии в новой, необычной среде должен исчерпываться характерный регуляторный потенциал развитийных систем — «адаптивная норма» (по И.И. Шмальгаузену) и может проявиться латентный спектр инадаптивных морфозов.

В предыдущей главе было показано, что потенциальная скорость преобразований эпигенетической системы популяций при различных антропогенных

и иных воздействиях может быть очень высока. Однако в природных ситуациях такие изменения возможны лишь при сильных климатических и антропогенных воздействиях, и часто происходит почти полный возврат к исходному положению. Иногда, как мы показывали, наблюдаются непрерывные тренды изменений, при которых кратковременные скачкообразные изменения прерываются длительными стазисами. В этой связи возникают вопросы о том, что сдерживает такие быстрые перестройки и за счет каких механизмов популяции после очередных длительных флуктуаций либо приходят к исходному состоянию, либо надолго фиксируют новое состояние эпигенетической системы?

Вероятно, ответить на эти вопросы могут помочь представления Я.И. Старобогатова (1988) о том, что видообразование невозможно без преобразования всей экосистемы: новый вид либо должен вытеснить конкурентный вид, либо сформировать себе новую нишу, что можно назвать «правилом экосистемного запрета на формообразование», а также С.М. Разумовского (1999), А.П. Расницына и В.В. Жерихина (Жерихин, Расницын, 1980; Жерихин, 2003) о существовании экосистемных регуляторных ограничений и системных требований к изменениям видовых компонентов, что, собственно, обеспечивает устойчивость и эмерджентные свойства экологических систем. В этом же русле ответов на поставленные вопросы лежат и концепция В.А. Красилова (1969, 1977, 1986) о когерентной (согласованной с другими членами ценоза) и некогерентной (не согласованной с ценотическим окружением) эволюции, и опирающиеся на них взгляды А.П. Расницына (1986, 1987, 2002) об инадаптивных и эвадаптивных перестройках, а также предложенная им гипотеза адаптивного компромисса

Можно полагать, что экосистема достаточно жестко параметризует эпигенетические, морфогенетические и иные характеристики популяций, входящих в нее видовых компонентов и надежно их регулирует как единое целое. В общем виде одним из первых на это указал Э. Майр (1974, с. 351): «...эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям». А.П. Расницын (1987) в этой связи считает, что: «Для живых существ с глубоко пронизывающими всю их организацию корреляциями и взаимозависимостями компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных адаптивных функций должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип (надежная для определенного круга условий система обеспечения индивидуального развития) должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций» (с. 54). Для проверки этих теоретических концепций необходимо применение методов феногенетического мониторинга и длительного слежения за сообществами, что, в частности, успешно может осуществляться на заповед-

ных территориях (Захаров, Кларк, 1993; Венгеров, 1999; Закономерности полувековой динамики..., 2000).

Исходя из сказанного выше, феногенетический мониторинг популяций, представляющих в сообществах их видовые компоненты, основанный на разных подходах и методах фенетики, может оказаться конструктивным инструментом как фундаментальных, так и прикладных исследований (Klingenberg, 2003).

9.1. Биомониторинг популяций и экосистем на основе феногенетических методов

Биомониторинг на практике предполагает формирование контроля по принципу обратной связи: он дает возможность оценивать состояние окружающей среды в ответ на каждый шаг все возрастающего антропогенного воздействия как в региональном, так и в локальном масштабах. Для практического обеспечения такой обратной связи необходима организация мониторинга среды, т.е. проведение всесторонней оценки состояния окружающей среды на всех этапах (от планирования до практической реализации) природопользовательской деятельности. При этом следует отметить, что, несмотря на важность химических и физических анализов, позволяющих получить базовую информацию о концентрации поллютантов в среде и физической специфике действующих негативных факторов, биологическая оценка качества природной среды, т.е. биоэкологический мониторинг, оказывается приоритетной (Воробейчик и др., 1992; Захаров, Кларк, 1993). Это связано с тем, что лишь биоэкологический мониторинг из-за сложных и многоплановых экосистемных взаимодействий и путей компенсирования антропогенных воздействий позволяет получать интегральные характеристики качества среды и давать результирующую оценку того, в какой мере эта среда пригодна для жизни человека, который в биологическом отношении сам является частью живой природы.

Помимо оценки непосредственных биоэкологических и медико-биологических последствий антропогенных воздействий, необходима практическая организация слежения за естественными преобразованиями и изменениями в состоянии окружающей среды. Важность проведения такого мониторинга определяется тремя основными причинами: а) необходимостью оперативного понимания общих тенденций в изменении среды (ухудшение/улучшение); б) стремлением выявить относительную роль и удельный вес естественных процессов изменения среды по сравнению с антропогенными; в) задачей получения интегральной оценки качества среды и ее состояния в комплексном градиенте воздействий (Захаров, Кларк, 1993).

Существенным моментом при организации мониторинга является чувствительность подходов, применяемых для оценки состояния среды. Опыт

собственных исследований и имеющиеся в нашем распоряжении литературные данные показывают, что достаточно чувствительным интегральным подходом является феногенетический, основанный на популяционном фенетическом и морфогенетическом анализе, теоретических достижениях эпигенетики, феногенетики и популяционной биологии развития.

Исходя из современных общих требований к организации мониторинга, система феногенетического мониторинга должна быть относительно простой и доступной, что позволит ей быть операциональным инструментом, допускающим широкое практическое использование. Хорошо известны многие современные молекулярно-биологические тесты, применение которых затруднено на практике из-за их высокой технологической сложности и высокой стоимости процедур анализа. По этой причине всегда существует вопрос о том, нельзя ли получить аналогичные результаты более доступными методами.

Методы проведения феногенетического мониторинга должны удовлетворять следующим критериям: а) обладать высокой чувствительностью к выявлению самых начальных сдвигов в экосистеме; б) интегрально характеризовать наиболее важные параметры организма и популяции; в) неспецифически реагировать на воздействие любых негативных экологических факторов; г) допускать лабораторную проверку обнаруженных в естественной среде эффектов; д) давать возможность обнаружить эффект последействия негативных антропогенных и средовых факторов, а также допускать возможность получения информации о позитивных и негативных сдвигах; е) допускать широкое использование, благодаря доступности и невысокой стоимости аналитических процедур (Захаров, Кларк, 1993). Соблюдение этих критериев позволит получить надежную систему феногенетического мониторинга для оперативной, интегральной, биологически ориентированной оценки состояния популяций и экосистем, которая обеспечит раннюю диагностику любых негативных или позитивных изменений окружающей среды.

В главе 3 уже упоминалось о том, что на экспериментальном и естественном материале было убедительно показано, что флуктуирующая асимметрия (ФА) может рассматриваться в качестве своеобразного *группового индикатора* неспецифической разбалансировки индивидуального развития, характеризующего состояние популяции как в целом, так и по отдельным функциональным группам (Zakharov, 1992; Novak et al., 1993). Мы полагаем, что возможны не только групповые, но и индивидуальные оценки дестабилизации развития (см. раздел 7.4.2).

В.М. Захарову (1987) и многим его последователям, как уже отмечалось, удалось установить, что повышение флуктуирующей асимметрии на групповом уровне указывает на дестабилизацию процесса развития в популяции. Дестабилизация развития наблюдается обычно уже на относительно низком

уровне средовых нарушений, которые еще не связаны с необратимыми изменениями в популяциях (Захаров, 1987; Zakharov, 1992). Это позволяет использовать ФА как неспецифический индикатор даже незначительных отклонений параметров среды от фонового состояния, которые еще не приводят к существенному снижению жизнеспособности особей в популяции.

Феногенетический мониторинг может позволить решить многие актуальные экологические задачи, включая определение эффекта последействия разового влияния того или иного сильного техногенного фактора на экологические свойства последующих поколений организмов, а также установление самих фактов аккумуляции из поколения в поколение уродств и других неблагоприятных биологических особенностей, снижающих общую жизнеспособность потомков, при хроническом воздействии токсических поллютантов на популяцию.

Следует подчеркнуть, что феногенетический мониторинг включает в себя оценку состояния среды как в пространстве (выявление размаха феногенетических различий между населением различных местообитаний), так и во времени (определение изменений в состоянии населения животных в одном местообитании в течение ряда лет). Этот подход позволяет также обеспечить возможность оперативной регистрации откликов не только на усиление, но и на снижение степени неблагоприятного воздействия окружающей среды, т.е. на позитивные сдвиги (Захаров, 1987).

Развиваемый нами подход при осуществлении феногенетического мониторинга использует идею синхронного и синтопного популяционно-феногенетического анализа ключевых модельных видов растений и животных, характеризующих экосистемы типичных региональных ландшафтов, подвергшихся хроническому техногенному загрязнению. В импактных экосистемах, как и в интактных экосистемах-аналогах, должны быть изучены популяции фоновых модельных видов позвоночных и беспозвоночных животных, а также ценопопуляции древесных и травянистых растений. Такой «экосистемный» подход потенциально позволяет на основе феногенетического анализа выявить уровни дестабилизации индивидуального развития в популяциях различных видовых компонентов биоценозов, определить наиболее уязвимые элементы экосистемы и оценить ее состояние в целом. Важно и то, что такая технология позволяет выявить негативную реакцию тех или иных компонентов экосистем на хроническое воздействие определенных поллютантов и их сочетаний в малых дозах.

В этих комплексных фенетических исследованиях ключевых элементов «биоты» должны присутствовать разные методические аспекты: 1) анализ частот встречаемости фенов как мелких аберраций морфогенеза (уклонений от адаптивной нормы); 2) пространственное соотнесение уровня фенетических различий между парами импактных и контрольных локалитетов на сплошном

участке ареала (эффект воздействия подтверждается, если контрольные группировки, взятые на том же удалении, различаются друг от друга меньше, чем от импактных); 3) использование методов многомерной ординации фенетических композиций, позволяющих визуализировать проявление эпигенетической изменчивости (эпигенетический ландшафт); 4) сравнение дисперсий общей ассиметричности, флуктуирующей асимметрии и направленной асимметрии, характеризующих проявления дестабилизации развития как на индивидуальном, так и на групповом уровнях изучения, и другие методы.

Целевой феногенетический мониторинг популяций, направленный на оценку качества и пригодности среды в условиях техногенного загрязнения только для жизни человека, предполагает иной набор ключевых видов, чем тот, который ожидается при оценке состояния экосистем. Для решения задач антропоцентрического биомониторинга требуется использовать тест-объекты, которые биологически наиболее близки человеку. В первую очередь к таким объектам следует отнести млекопитающих, причем наиболее доступны для такого исследования мелкие млекопитающие.

Мелкие млекопитающие являются важным компонентом экосистем и часто используются в качестве модельных объектов в радиоэкологических и экотоксикологических исследованиях, включая радиоэкологический мониторинг среды (Безель, 1987; Ильенко, 1974; Соколов, Ильенко, 1976; Криволуцкий и др., 1988; Parsons, 1992; Тестов, 1993; Васильев и др., 2000). Выбор этой группы организмов в качестве адекватного объекта для радиоэкологического и общего мониторинга среды определяется тем, что биология мелких млекопитающих, представленных в основном грызунами и насекомоядными, достаточно полно изучена как в естественной среде обитания, так и в лабораторных условиях. В силу своего положения в трофических цепях экосистем это многочисленная группа организмов непосредственно воспринимает давление тех или иных негативных факторов среды на больших территориях и поэтому может служить основой для индикации ее нарушенности. К настоящему времени показано, что как видовой состав, так и структура популяции и показатели воспроизводства и смертности мелких млекопитающих чутко реагируют на воздействие техногенных факторов.

Сформулировано представление (Васильев, Васильева, 2000) о том, что пути адаптаций популяций мелких млекопитающих к экстремальным факторам как естественного, так и антропогенного происхождения аналогичны и, по-видимому, имеют под собой неспецифическую основу. В настоящее время мы располагаем первичным материалом по характеристике видового и внутрипопуляционного разнообразия данной группы животных в градиенте техногенных факторов, который может быть всесторонне использован при мониторинге. С другой стороны, показана возможность экстраполяции в опреде-

ленных пределах результатов экотоксикологического анализа с этой группы млекопитающих на человека (Безель, 1987).

Известно, что в условиях длительного (хронического) воздействия радиоактивных веществ в относительно малых концентрациях (как, например, на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа в Свердловской области) вызываемые ими экологические последствия, например снижение продуктивности популяций животных и, в частности, даже воспроизводства населения у человека как биологического вида, а также другие отрицательные эффекты могут проявиться не сразу, а через поколения (Криволуцкий и др., 1988). Мелкие млекопитающие, продолжительность жизни которых намного меньше, чем у человека, благодаря этому могут служить удобным модельным тест-объектом для изучения отдаленных последствий загрязнения, например радионуклидами, поскольку за промежуток времени, равный смене всего одного поколения у человека (25–30 лет), у мелких грызунов даже при двух-трех генерациях в год сменится более 50–80 поколений. По этим соображениям использование грызунов в качестве тест-объектов для целей эколого-генетического и феногенетического мониторинга качества среды, пригодной для человека, следует признать вполне оправданным.

Нами были проведены многолетние исследования популяций ряда модельных видов грызунов и насекомоядных, нацеленные как на разработку методики феногенетического мониторинга и выбор наиболее адекватных видов-индикаторов тех или иных техногенных воздействий, так и на решение конкретных задач оценки состояния популяций. Основное внимание при этом уделяли изучению отдаленных последствий хронического радиоактивного облучения в малых дозах популяций грызунов и землероек-бурозубок в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), возникшего в результате аварии на НПО «МАЯК» в 1957 г., а также вблизи эпицентра испытаний атомной бомбы в воздушной среде в 1954 г. на Тоцком полигоне в Оренбургской области. Параллельно изучали влияние других антропогенных факторов, в том числе интегрального влияния урбанизации и промышленного техногенного загрязнения на локальные популяции беспозвоночных животных, а также некоторых растений.

9.2. Фенетический мониторинг популяций грызунов в зоне ВУРСа на Среднем Урале

Одной из наиболее актуальных эколого-генетических проблем после аварии на Чернобыльской АЭС считается изучение генетических и морфогенетических последствий загрязнения экосистем радионуклидами. Однако впервые такая крупная авария произошла в 1957 г. на Южном Урале вблизи г. Кыштыма на НПО «МАЯК», где в результате аварийного выброса (до 2 млн. кюри) обра-

зовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). Исследования, проведенные в этих районах, показали, что в настоящее время уровень радиоактивного загрязнения территории на северной оконечности ВУРСа в Свердловской области в целом невелик. Однако по оси следа, плотность загрязнения ^{137}Cs в 1,7–3,2, а ^{90}Sr здесь в 7–40 раз выше, чем в контроле (Юшков и др., 1993). По данным В.П. Фирсовой с соавт. (1994) на оси следа в Свердловской области самое высокое содержание радионуклидов в почвах зафиксировано под хвойными и смешанными лесами (^{90}Sr — 621 Бк/кг и ^{137}Cs — 416 Бк/кг). Своеобразными «ловушками» радионуклидов являются также западины под березовыми и ивовыми колками, располагающимися посреди полевых массивов. Здесь в аккумулятивных горизонтах содержание ^{90}Sr достигает 473–600 Бк/кг (Фирсова и др., 1993). В своей «головной» (южной) части в Челябинской области, северо-восточнее г. Кыштыма, ВУРС протянулся сравнительно узкой полосой. В этих южных районах плотность радиоактивного загрязнения до сих пор достигает 500 Ки на км^2 по ^{90}Sr, а в некоторых местах и выше (Тарасов, 2000).

Известно, что при высоких концентрациях ^{90}Sr в скелете животных угнетается процесс окостенения хрящевых тканей вплоть до возникновения стронциевого рахита (Корзинкин,1962; Ильенко,1974; Ильенко, Крапивко, 1993). Такие нарушения могут проявиться в виде различного рода деформаций скелета грызунов, выпадений фрагментов костей (особенно покровных) у животных, обитающих на загрязненной радиоактивными продуктами деления территории, а также отразиться на встречаемости неметрических признаков скелета. Ранее мы уже подчеркивали, что анализ крупных и мелких морфологических аберраций (фенов неметрических признаков) скелета часто используется при исследовании влияния различных факторов среды на индивидуальное развитие организмов в популяциях, включая радиоактивное загрязнение территории (Grüneberg, 1963, 1964; Захаров, 1987; Parsons,1992). Поэтому при индикации экологического состояния популяций могут быть применены методы, основанные как на встречаемости различных нарушений морфогенеза, так и на оценке стабильности индивидуального развития по проявлениям флуктуирующей асимметрии билатеральных структур (Захаров, Кларк, 1993).

Цель данной серии исследований состояла в поиске возможных отдаленных последствий влияния хронического облучения в малых дозах на протекание морфогенеза в популяциях красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) — модельных видов-радиофоров (Ильенко, Крапивко, 1993), обитающих на загрязненной радионуклидами территории ВУРСа, на основе фенетического анализа неметрических признаков, который, как мы неоднократно убеждались выше, допускает возможность генетической и эпигенетической интерпретации различий. Проверяли также гипотезу о том, что генетические нарушения и эпигенетические

перестройки в популяциях селективно аккумулируются при хроническом воздействии малых доз радиации.

Для экосистем проблема радиационного контроля очень сложна. Обычно серьезным упущением многих исследователей является отсутствие данных о поглощенной дозе. Незнание конкретной дозы часто приводит к определенным домыслам. Только на основе хорошо разработанных моделей и стандартов можно вести надежный радиоэкологический контроль (Криволуцкий и др., 1988). К сожалению, и в нашем исследовании мы не смогли избежать этого упущения, так как точный расчет поглощенной дозы представляет для нас трудно разрешимую задачу и возможны лишь ориентировочные расчеты (Lyubashevsky et al., 1995). Поэтому, как и в большинстве подобных работ, мы опирались лишь на данные о концентрации бета-активных веществ в костно-мышечной ткани зверьков и общих сведениях об уровне радиоактивного загрязнения среды в зонах отлова (Ильенко, 1974).

В 1992–1993 гг нами совместно с И.А. Васильевой и В.Н. Большаковым были исследованы в морфометрическом и фенетическом отношении популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas., 1779), которые обитали на территории ВУРСа в Свердловской области в зонах с разной степенью радиоактивного загрязнения в течение по крайней мере 100 поколений с момента аварии (Васильев и др., 1996 а). Выбор данного модельного вида для проведения мониторинга был определен тем, что популяции красной полевки многочисленны, приурочены к наиболее загрязненным радионуклидами лесным экосистемам и ведут строго оседлый и роющий образ жизни, т.е. длительно и прямо испытывают воздействие радиоактивного загрязнения на больших территориях, а сам вид, как уже отмечалось, считается радиофором (Ильенко, Крапивко, 1993). В качестве фактора воздействия в данном случае предполагалось хроническое облучение животных в малых дозах. В пробах костно-мышечной ткани красных полевок суммарная бета-активность в загрязненной зоне в 1992 г. составила 6047 Бк/кг золы, а в контроле — 1073–2265. На основании данных А.И. Ильенко и Т.П. Крапивко (1993) можно предполагать, что в популяциях мелких млекопитающих, подверженных хроническому облучению, из поколения в поколение нарастает общая радиорезистентность, что, возможно, сопровождается генетическими изменениями в популяции.

Исследования проводили на Среднем Урале вблизи г. Каменска-Уральского (Свердловская область). Площадки отлова грызунов располагали в сходных климатических и биотопических условиях на почти равном удалении друг от друга (от 22 до 30 км). Все точки сбора материала в разные годы строго совпадают, что позволяет надежно сравнивать аллохронные результаты между собой. Для стандартизации местообитаний в качестве основного биотопа

выбраны участки березово-осинового разнотравно-злакового леса. Места отлова животных показаны на карте-схеме (рис. 9.1).

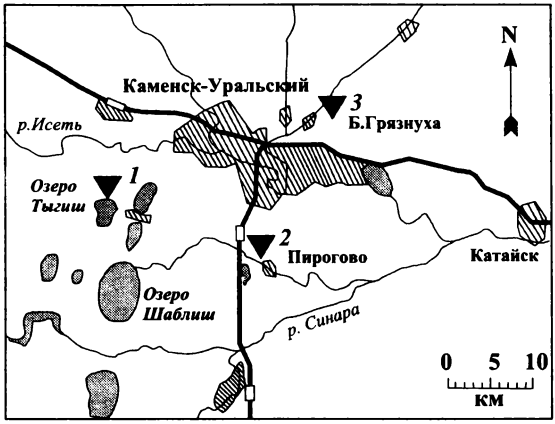


Рис. 9.1. Карта-схема расположения изученных локалитетов красной полевки (маркирова-ны прямоугольниками) в Каменском районе Свердловской области в зоне ВУРСа.

Территориальные группировки: 1 – импактная (окрестности оз.Тыгиш); 2 – контроль-1 (окрестности д. Пирогово); 3 – контроль-2 (окрестности д. Б. Грязнуха)

Группировки красной полевки были изучены на четырех участках: 1 — окрестности оз. Тыгиш внутри границ ВУРС с исходным уровнем радиоактивного загрязнения около 5 Ки/км^2 («импактная» популяция); 2 — окрестности д. Пирогово (контроль-1) и 3 — окрестности села Большая Грязнуха (контроль-2) — два контрольных участка вблизи ВУРСа (в 25–30 км от первого участка) с исходными уровнями загрязнения около 0,1 Ки/км^2; 4 — дополнительно был изучен контрольный участок в Висимском заповеднике (150 км от зоны ВУРС) по выборке 1977 г. Последняя выборка представляет собой серию черепов красных полевок из зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН (коллектор К.И. Бердюгин). В целом было изучено 262 экз. красной полевки, которые были отловлены в летние сезоны 1977 и 1992–1993 гг.

В соответствии со степенью развитости корней зубов (Тупикова и др., 1970) выделены четыре возрастные группы: 1 — juvenis (до 1 мес.); 2 — subadultus (1,5 — 2 мес.); 3 — adultus (2,5–5 мес.); 4 — senex (более 8 мес.). Последняя группа состоит из перезимовавших животных. В дальнейшем анализе группу самых молодых зверьков не использовали. Основной фенетичес-

кий анализ проведен на серии из 241 черепа полевок в возрасте от 1,5 до 5 мес.: subadultus и adultus. Фены неметрических признаков черепа в широком смысле слова могут рассматриваться как морфогенетические аберрации.

Всего выявлено и изучено 28 различных (билатеральных и медиальных) фенов неметрических признаков черепа. Некоторые признаки были нами описаны ранее (Васильев, 1984 а, б), а многие другие, которые обнаружены впервые, гомологичны уже описанным нами и другими авторами для других видов грызунов. Расположение и кодировка фенов неметрических признаков черепа и нижней челюсти представлены на рис. 9.2 (номера признаков соответствуют таковым в таблицах).

В импактной группировке (окрестности оз. Тыгиш) были обнаружены характерные окнообразные выпадения фрагмента небной кости, а также большое отверстие в теменной кости, которые связаны с замедлением процесса окостенения черепа. Такие эффекты отмечались другими авторами при повышенном содержании ^{90}Sr в скелете животных (Ильенко, Крапивко, 1989). Однако прямо связать эти нарушения с более высоким содержанием радионуклидов в тканях красных полевок с импактного участка в настоящее время невозможно из-за малочисленности таких аномалий строения. Единичные случаи выпадения фрагмента небной кости были обнаружены в 1993 г и в контрольной популяции в окрестностях с. Пирогово. Относительно высока таких аномалий у рыжей полевки в зоне Тоцкого полигона в Оренбургской области, где в 1954 г. в воздушной среде проводили испытания атомной бомбы. Подобные нарушения в строении черепа, но относящиеся к категории мелких аберраций, встречались значительно чаще (рис. 9.2).

Предварительная проверка показала, что с полом, возможно, слабо связаны признаки 10 (мыщелковое отверстие) и 17 (замкнутый задний край нёба). Так как соотношение полов в выборках приблизительно равное, то приняли решение не исключать эти признаки из дальнейшего анализа и пренебречь их слабым влиянием на конечный результат. Связь встречаемости признаков с возрастом оценена при сравнении животных двух возрастных групп: сеголетки (subadultus + adultus) и перезимовавшие особи (senex). В этом случае проявились значимые возрастные различия по пяти признакам, что не позволяет объединить группы сеголеток и зимовавших, поэтому в дальнейшем эти возрастные группы анализировали отдельно. Основные сравнения проведены на группе сеголеток. Значимых корреляций неметрических признаков с размерами (длиной тела) ни в группе сеголеток, ни в группе зимовавших не обнаружено, так же как и значимых различий по встречаемости признаков на левой и правой сторонах, т.е. направленной асимметрии, а также отрицательной корреляции проявления фенов-антимеров (антисимметрии). Вычисление коэффициентов корреляции Спирмена между всеми парами неметрических призна-

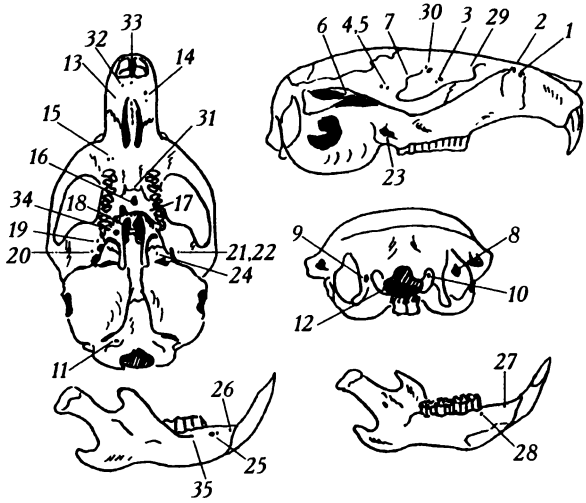


Рис. 9.2. Расположение фенов неметрических признаков на черепе красной полевки (по Васильев и др., 2000).

Фены: 1 – FPodu, 2 – SNf2, 3 – FEtdu, 4 – FTm(-), 5 – FTmdu, 6 – MeTm(-), 7 – FSqor, 8 – FeMs, 9 – FOcsi, 10 – FCnsu, 11 – FHgsi, 12 – FHgla, 13 – FPm(-), 14 – FPmdu, 15 – Fmxdu, 16 – FePl, 17 – MgPl1, 18 – FPsla, 19 – FRacan, 20 – FOvacan, 21 – LlnFOv, 22 – LtvFOv, 23 – FOv+FR, 24 – FAsac, 25 – FMtdu, 26 – FMtla, 27 – FMtan, 28 – FMtlg, 29 – Fran(-), 30 – FFrdu, 31 – SPmxbf, 32 – FPmim, 33 – FPmme, 34 – FPlpo, 35 – FMbmst

ков было проведено на группе сеголеток. Число слабых, но статистически значимых корреляций не превысило уровня случайных 5% и составило 4,2%. По этой причине ни один из признаков не был исключен из дальнейшего анализа.

В первую очередь важно было оценить величину возможного смещения фенетических оценок в разные по климатическим и фенологическим характеристикам годы. Для этого проведено сравнение частот встречаемости фенов между аллохронными выборками 1992 и 1993 гг. внутри импактной и контрольной (окрестности д. Пирогово) популяций. Межгодовые различия статистически значимо проявились лишь по одному признаку из 28 в контрольной популяции и по двум — в импактной. Хронографическое смещение частот встречаемости весьма невелико и носит в основном случайный характер. Фенетические дистанции (MMD) между выборками разных лет в импактной и контрольной популяциях крайне малы и статистически недостоверны (соответственно 0,0097 ± 0,0083 и –0,0050 ± 0,0070). Это позволяет объединить одноименные выборки разных лет и проводить все основные расчеты на этом материале. В этот объем дополнительно включили все доступные коллекции, а также черепа животных,

пойманных нашими коллегами для других целей исследования в живоловки, что позволило несколько увеличить объем выборок (табл. 9.1).

Таблица 9.1. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа в импактной и двух контрольных популяциях красной полевки (материал объединен за 1992 и 1993 гг.)

№ признака	Контроль-1		Контроль-2		Импактная		Уровень значимости (G-критерий)
	K/N	%	K/N	%	K/N	%	
1	4/231	1,7	1/78	1,3	4/171	2,3	ns
2	43/116	37,1	16/39	41,0	22/84	26,2	ns
3	10/229	4,4	0/75	0	11/171	6,4	*
4	1/221	0,5	0/74	0	0/169	0	ns
5	8/221	3,6	0/74	0	3/169	1,8	ns
6	36/218	16,5	18/74	24,3	20/170	11,8	ns
7	25/220	11,4	6/73	8,2	11/170	6,5	ns
8	40/230	17,4	14/76	18,4	37/168	22,0	ns
9	70/218	32,1	23/74	31,1	45/166	27,1	ns
10	56/218	25,7	15/74	20,3	43/164	26,2	ns
11	48/218	22,0	12/73	16,4	20/164	12,2	*
12	27/219	12,3	11/74	14,9	46/164	28,0	***
13	22/231	9,5	13/78	16,7	47/172	27,3	***
14	46/231	19,9	14/78	17,9	15/172	8,7	**
15	101/231	43,9	30/78	38,5	53/172	30,8	*
16	3/113	3,0	0/37	0	12/85	14,1	**
17	14/224	6,3	7/74	9,5	21/168	12,5	ns
18	137/220	62,3	43/73	58,9	124/169	73,4	*
19	15/221	6,8	11/70	15,7	16/170	9,4	ns
20	28/221	12,7	9/72	12,5	47/170	27,6	**
21	5/220	2,3	2/72	2,8	1/170	0,6	ns
22	11/220	5,0	9/72	12,5	12/170	7,1	ns
23	3/220	1,4	1/73	1,4	8/170	4,7	ns
24	90/222	40,5	14/72	19,4	70/170	41,2	**
25	20/232	8,6	6/77	7,8	13/169	7,7	ns
26	61/231	26,4	24/77	31,2	30/168	17,9	*
27	27/232	11,6	11/77	14,3	28/169	16,6	ns
28	42/232	18,1	9/77	11,7	17/169	10,1	ns

*Примечание: K — суммарная частота проявления фена на обеих сторонах тела; N — число изученных сторон тела; уровни значимости: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$; ns — различия недостоверны*

Множественное сравнение, проведенное на основе G-критерия, выявило статистически значимые различия между тремя сравниваемыми выборками в частотах встречаемости 11 фенов. Для сопоставимости результатов с оценками, полученными нами ранее для этого у других видов грызунов, сравнение

проводили по всему набору признаков, а не только по этим 11. Наиболее своеобразной по большому числу признаков оказалась выборка из импактной популяции, в которой значительно преобладает частота встречаемости множественного подъязычного отверстия (12), отсутствия боковых предчелюстных отверстий (13), одного из дополнительных отверстий, сопровождающих овальное отверстие (20). Примечательно, что в 1992–1993 гг. в этой популяции резко преобладает частота встречаемости выпадения фрагмента нёбной пластинки (16), о чем уже упоминалось выше. В этой же популяции значительно меньше частота, чем в контрольных, таких фенов, как удвоенное отверстие на вентральной поверхности предчелюстной кости (14) и дополнительные отверстия на вентральной поверхности резцовой части в области диастемы.

Анализ, проведенный в 1992 г., показал, что средняя доля собственно аберрантных фенов (относительная частота в контрольной выборке ниже 20% или выше 80% — в последнем случае использованы альтернативные фены) в этой популяции составила 10,85 ± 0,99, а в объединенной выборке контрольных популяций — 7,87 ± 0,61, т.е. оказалась действительно достоверно ниже, чем в контрольной группе животных ($p < 0,05$). При использовании объединенных материалов 1992 и 1993 гг. этот эффект подтвердился, причем у обеих контрольных популяций средний уровень аберрантных фенов близок: контроль-1 (Пирогово) — 8,05 ± 0,47, контроль-2 (Б. Грязнуха) — 8,25 ± 0,71, а в импактной популяции (оз. Тыгиш) значимо выше — 11,40 ± 0,48.

Средний процент мелких аберраций в строении черепа в импактной популяции достоверно больше по сравнению с контрольными, что свидетельсвует о накоплении и проявлении мелких уродств и морфогенетических аберраций в зоне прохождения ВУРСа. Тем не менее величина абсолютного превышения весьма мала и проявляется только на большом материале.

Значения показателя фенетического разнообразия Л.А. Животовского для контрольных и импактной популяций по объединенным данным 1992 и 1993 гг. приведены на рис. 9.3. Видно, что достоверно больший уровень фенетического разнообразия наблюдается в импактной популяции, расположенной на наиболее загрязненной радионуклидами территории. В остальных контрольных группировках, включая дополнительную контрольную выборку из Висимского заповедника, уровень фенетического разнообразия достоверно ниже.

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что при множественном сравнении выборок S-методом Шеффе по этому параметру межгрупповые различия оказываются статистически значимыми ($p < 0,01$), а выборка с импактного участка во всех парах контрастов значимо отличается от контрольных выборок, контрасты между которыми статистически недостоверны. Таким образом, фенетическое разнообразие (μ) по спектру мелких аберраций строения черепа в импактной популяции достоверно выше, чем в контрольных.

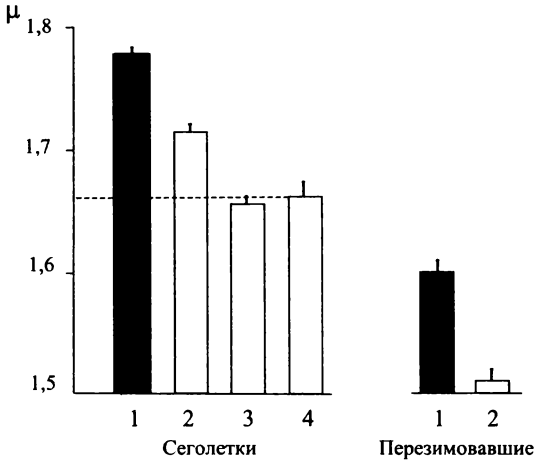


Рис. 9.3. Уровни «фенетического разнообразия» (?) у сеголеток и перезимовавших в импактной (1 – ВУРС) и контрольных популяциях красной полевки: 2 — контроль-1; 3 — контроль-2; 4 — Висимский заповедник

Обнаруженный факт повышения уровня фенетического разнообразия по мелким аберрациям черепа в импактной группе животных указывает на возможную связь этого явления с хроническим облучением популяции.

Для оценки возможного эффекта эпигенетического уклонения импактной группировки от контрольных в разные годы сравнения были вычислены фенетические дистанции — *MMD* и суммарная мера уникальности — *MU* (табл. 9.2). Хорошо видно, что и в 1992, и в 1993 г. контрольные группировки достаточно сходны друг с другом и различия между ними статистически недостоверны. Напротив, импактная выборка почти в равной мере отличается в фенетическом отношении от обеих контрольных, причем эти различия статистически достоверны ($p < 0{,}05$) в обоих случаях. Объединенный материал двух лет показывает практически ту же картину межвыборочных отношений.

Важно отметить, что значение мер суммарной уникальности (*MU*) выборок из импактной популяции (оз. Тыгиш) во всех трех рассмотренных случаях почти в два раза выше, чем в контрольных. Эти различия устойчиво сохраняются в оба года. Таким образом, по сравнению с контрольными выборками, взятыми за пределами ВУРСа, для импактной выборки выявлено ее устойчивое однонаправленное уклонение по частотам фенов неметрических признаков черепа, которое не зависит от условий и фенологии года, что свидетельствует о генетической природе обнаруженных различий.

Таблица 9.2. Матрицы фенетических дистанций (*MMD*) между импактной и двумя контрольными популяциями красной полевки в различные годы (верхние треугольные матрицы — фенетические дистанции (*MMD*), а нижние — значения соответствующих стандартных отклонений (*MSD*); *MU* — суммарная мера уникальности: сумма *MMD*, приходящихся на одну выборку (по Berry, 1963); * — различия статистически недостоверны.

Год	Популяция	Контроль-1	Контроль-2	Импактная	*MU*
1992	Контроль-1	-	0,012 *	0,037	0,049
	Контроль-2	0,009	-	0,036	0,048
	Импактная	0,006	0,011	-	0,073
1993	Контроль-1	-	0,003 *	0,055	0,058
	Контроль-2	0,015	-	0,056	0,059
	Импактная	0,010	0,012	-	0,111
Расчет по всем признакам					
1992-1993	Контроль-1	-	0,009 *	0,040	0,049
	Контроль-2	0,005	-	0,045	0,054
	Импактная	0,003	0,006	-	0,085
Расчет только по 11 статистически значимо различающимся признакам					
1992-1993	Контроль-1	-	0,021	0,087	0,108
	Контроль-2	0,009	-	0,105	0,126
	Импактная	0,005	0,009	-	0,192

Представляло интерес сравнить уровень *MMD* между контрольными и импактной популяциями не только у сеголеток, но и у зимовавших. К сожалению, выборка из Б. Грязнухи (контроль-2) оказалась крайне мала и не была использована в сравнении. Величина *MMD* между зимовавшими зверьками из импактной и первой контрольной популяций составила 0,123 ± 0,010, тогда как различия между сеголетками из этих популяций были в 3 раза меньше: 0,040 ± 0,003. Фенетические дистанции (*MMD*) между этими возрастными группами из двух популяций были проанализированы методом многомерного неметрического шкалирования Краскела (Kruskal,1964). Координаты исходных выборок в пространстве двух измерений представлены на рис. 9.4. Видно, что вдоль первой оси проявились межпопуляционные различия, а вдоль второй — возрастные. Направление возрастных изменений в обеих популяциях неодинаково. В контрольной популяции возрастные изменения выражены сильнее, чем в импактной. Можно предположить, что трехкратное усиление межпопуляционных различий у зимовавших зверьков по сравнению с сеголетками, а также разное направление «онтогенетических» изменений в этих популяциях по частотам неметрических признаков отражают эпигенетические преобразования в импактной популяции, длительно обитающей в зоне ВУРС.

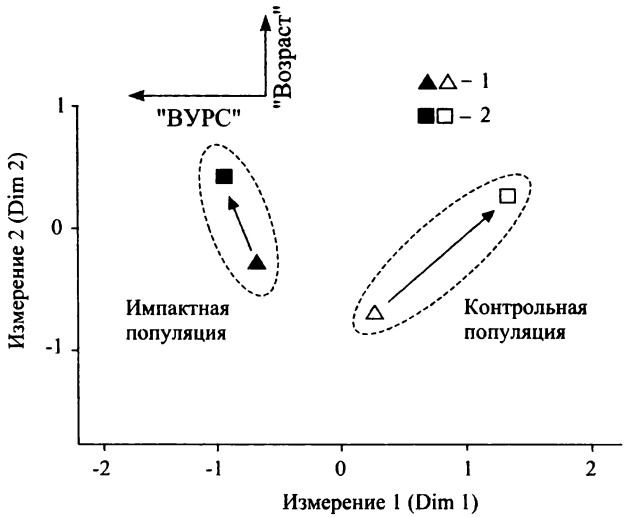


Рис. 9.4. Фенетические отношения между выборками сеголеток (1) и перезимовавших животных (2) из контрольной и импактной популяций. Ординация выполнена с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального «стресса» Краскела

Оценку среднего индекса флуктуирующей асимметрии (FAnm) для неметрических признаков как средней популяционной доли асимметричных билатеральных композиций фенов на признак проводили отдельно у сеголеток и зимовавших в трех популяциях (табл. 9.3). С помощью теста Краскела-Уоллиса между этими возрастными группами в целом установлены значимые различия ($p < 0{,}01$). Наибольшие величины FAnm были выявлены у всех групп сеголеток, однако между одновозрастными выборками из разных популяций различия оказались статистически незначимыми как при сравнении групп сеголеток, так и зимовавших.

Относительно более высокий уровень FAnm у сеголеток может указывать на меньший уровень стабильности развития у животных этой возрастной группы во всех популяциях. С возрастом, по-видимому, происходит отбор животных, проявляющих признаки на обеих сторонах тела более симметрично, а асимметричные особи быстрее отмирают. Снижение уровня ФА у старых животных по сравнению с молодыми отмечали и на других видах (Захаров, 1987; Novak et al., 1993).

Таблица 9.3. Средние индексы флуктуирующей асимметрии (FAnm) неметрических признаков (средняя доля асимметрично проявляющихся признаков на особь) в двух возрастных группах (сеголетки и перезимовавшие) в импактной и двух контрольных группировках красной полевки (данные 1992 г.)

Возрастная группа	Сравниваемые группировки			
	Контроль-1	Контроль-2	Импактная	Объединенная
Сеголетки	n = 37 22,0 ± 1,0	n = 18 20,3 ± 2,0	n = 23 20,6 ± 1,5	n = 78 21,17 ± 0,77
Перезимовавшие	n = 28 16,0 ± 1,6	n = 4 14,5 ± 3,0	n = 22 15,0 ± 1,7	n = 54 15,44 ± 1,09
Уровень значимости	p < 0,01	ns*	p < 0,05	p < 0,001

* *ns — различия статистически недостоверны*

Теоретически можно предположить, что обитание популяции на загрязненной радионуклидами территории, где животные в течение длительного времени (большого числа поколений грызунов) подвергали облучению в малых дозах, вполне может привести к ее адаптивному генетическому уклонению от исходного состояния. При длительном хроническом воздействии радиации в популяции могут выработаться механизмы, позволяющие нивелировать ее негативное влияние, а адаптивные черты распространиться за большое число поколений на соседние территории. Новые адаптивные черты фенотипа могут встречаться в смежных популяциях далеко за пределами участков с относительно высоким уровнем радиоактивности.

Возможно, поэтому Грюнеберг (Grüneberg, 1964) не нашел направленных различий между контрольными и импактными группировками черной крысы в Индии по комплексу неметрических признаков скелета в зоне с повышенной естественной радиоактивностью. В случае ВУРСа из-за короткого времени его воздействия такая глубокая адаптация, как на участках с естественной высокой радиоактивностью в Индии, может еще не успеть выработаться. Однако число поколений, прошедших в популяции красной полевки после аварии все же вполне достаточно для возникновения некоторых генетических особенностей в организации процесса развития.

Видимо эти новые черты фенотипа и были обнаружены нами в импактной популяции. Проведенный нами и нашими коллегами фенетический мониторинг популяций красной полевки на территориях Свердловской области, затронутых ВУРС, выявил более высокое фенетическое разнообразие зверьков, обитающих на импактной территории, что сопровождалось устойчивым достоверным повышением в этой группировке доли мелких морфогенетических аберраций при формировании черепа. Все сравниваемые популяции лока-

лизованы примерно на одинаковом удалении друг от друга (около 25–30 км.), поэтому априори, при отсутствии влияния радиации, их фенетические дистанции при попарном сравнении должны были бы совпадать по величине. Однако и в 1992 г., и в 1993 г. фенетические различия между двумя контрольными выборками по частотам фенов оказались крайне малы и статистически недостоверны, а выборка из импактной группировки статистически значимо уклонялась от них, причем данное уклонение ежегодно устойчиво повторялось. Это может быть следствием хронического влияния радиационного загрязнения в зоне ВУРС на процесс индивидуального развития красной полевки, в результате которого произошло накопление мелких эпигенетических и геномных аберраций, приводящих к повышенной концентрации фенотипических аномалий. Еще раз подчеркнем, что фенетические уклонения животных, обитающих в зоне ВУРС, устойчиво сохраняющиеся в разные годы и не зависящие от особенностей фенологии, указывает на их генетическую природу.

При сравнении зимовавших животных более высокий уровень *MMD* обнаружен между контрольной и импактной выборками, который в три раза больше, чем между сеголетками, и сопоставим с полученными нами оценками *MMD* при сравнении изолированной в течение 100 лет популяции красной полевки на острове Беринга с исходной популяцией на полуострове Камчатка (Васильев и др, 2000). Такой же уровень различий наблюдался при сравнении линейных мышей BALB/c с группой нелинейных мышей стадного разведения (Васильев и др., 1986). Другими словами, этот уровень близок к уровню типичных межпопуляционных различий, которые обусловлены серьезными генетическими преобразованиями (см. табл. 6.4).

Тот факт, что индексы FAnm у сеголеток выше, чем у зимовавших, хотя в пределах каждого возраста межпопуляционные различия по этим индексам не выражены, свидетельствует о том, что во всех популяциях с возрастом отсеиваются особи с высоким уровнем ФА. Поскольку в импактной популяции наблюдаются такие же эффекты, что и в контрольных, а сама эта популяция не отличается по индексу FAnm от них и «ведет себя» как «нормальная популяция», то, по-видимому, процесс развития в этой популяции уже нормализовался. Напомним, что при многомерном шкалировании матрицы *MMD*-дистанций между зимовавшими и сеголетками контрольной и импактной популяций обнаружены межпопуляционные различия в направлении возрастных изменений частот неметрических признаков. Сам эффект появления новых черт развития в импактной популяции подтверждается локальным повышением фенетического разнообразия и устойчиво высоким уклонением *MMD* между импактной и контрольными популяциями, по сравнению с различиями последних.

Приведенные нами данные согласуются с многолетними материалами А.И. Ильенко и Т.П. Крапивко (1993), полученными для этого вида на более

загрязненной радионуклидами южной части ВУРСа. Можно согласиться с их выводом о том, что из поколения в поколение возрастает радиорезистентность популяции, которая сопровождается изменениями генотипического состава популяции. Проведенный нами анализ дает основания считать, что в импактной популяции уже возникли устойчивые эпигенетические изменения в организации развития, а сам процесс развития близок к нормальному протеканию в новом эпигенетическом русле.

Другим объектом для проведения мониторинговых исследований мы выбрали малую лесную мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall., 1811), обитающую на той же территории. Как и красная полевка, малая лесная мышь считается радиофором (Ильенко, Крапивко,1993), однако отличается некоторыми экологическими чертами, в том числе особенностями питания. В рационе красной полевки преобладают зеленые растительные корма, а лесная мышь — хорошо выраженный зернояд. Именно с пищевой специализацией и особенностями физиологии питания часто связывают различия в накоплении радионуклидов в организме полевок и мышей. Показано, что малые лесные мыши накапливают относительно меньше ^{90}Sr, чем красные полевки (см. Ильенко, 1974) или полевки-экономки (Мартюшов и др., 1999), обладающие гораздо большей по сравнению с мышами длиной пищеварительного тракта.

В этой связи представляло интерес провести аналогичное сравнительное феногенетическое изучение поселений малой лесной мыши из различных зон ВУРСа с разной степенью радиоактивного загрязнения для оценки отдаленных морфогенетических эффектов хронического облучения по проявлению характерных аберраций — фенов неметрических признаков черепа животных. Важно было установить, наблюдается ли видовая экологическая специфика в морфогенетических эффектах в зоне хронического радиоактивного облучения у малой лесной мыши по сравнению с красной полевкой. При этом в отличие от красной полевки, которая была исследована только в северной, относительно менее загрязненной части ВУРСа, рассматривались также результаты изучения поселений мыши, обитающих в его головной, южной, наиболее загрязненной части (Васильева и др., 2003).

Исследования проводили в 2000–2001 гг. в «головной» части ВУРСа на территории Восточно-Уральского государственного заповедника (ВУГЗ) в Каслинском районе Челябинской области, а также в менее загрязненной северной части следа в Каменском районе Свердловской области совместно с И.А. Васильевой, М.В. Чибиряком, Е.Ю. Захаровой, Н.М. Любашевским, В.И. Стариченко и О.В. Тарасовым (Васильева и др., 2003; Васильев и др., 2003). Использованы также выборки малой лесной мыши, ранее собранные в тех же местах Свердловской области в 1992–1993 гг. параллельно с выборками красной полевки. Кроме того, дополнительно, в качестве удаленного контроля, привлечена вы-

борка малой лесной мыши из Ильменского государственного заповедника, любезно предоставленная Г.В. Оленевым и Е.Б. Григоркиной. Географическое расположение точек отлова животных показано на карте-схеме (рис. 9.5).

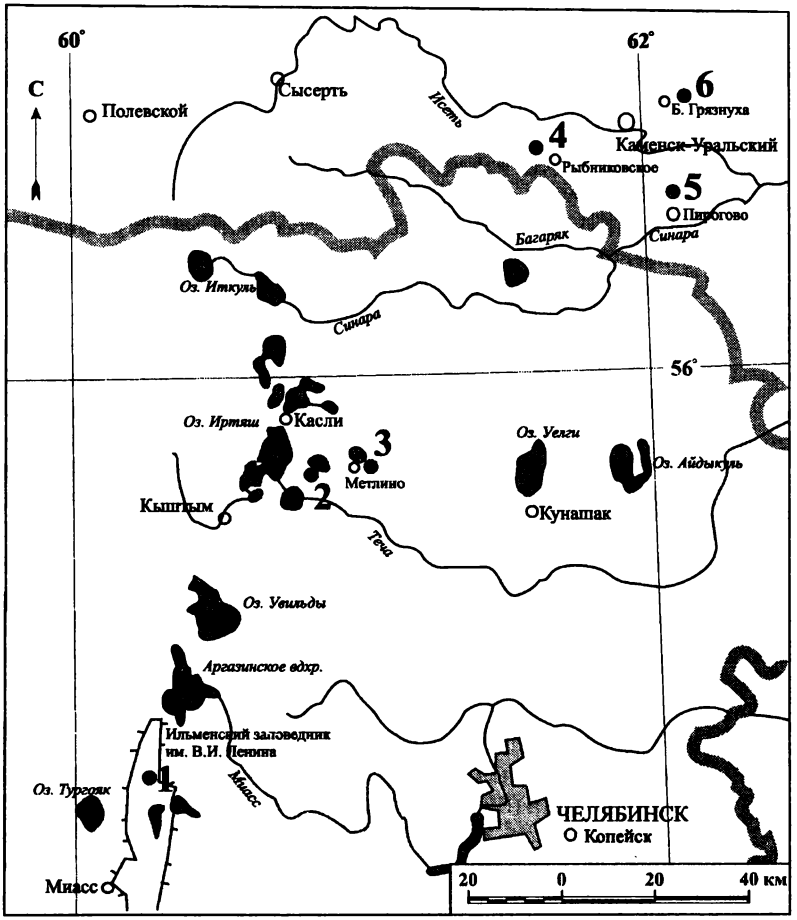


Рис. 9.5. Карта-схема расположения изученных территорий.
1–3 – Челябинская область: 1 – Ильменский государственный заповедник (ИГЗ); 2 – импактный участок, Восточно-Уральский заповедник (ВУРС-1); 3 – контрольный участок, д. Метлино (контроль-1); 4–6 – Свердловская область: 4 – импактный участок, с. Рыбниковское (ВУРС-2); 5 – контрольный участок, д. Пирогово (контроль-3); 6 - контрольный участок, д. Большая Грязнуха (контроль-2)

В головной части ВУРСа обследован участок на территории ВУГЗ с плотностью загрязнения по ^{90}Sr 400–540 Ки/км^2, обозначенный как «ВУРС-1»; в качестве контрольного использовали участок, удаленный от импактного на расстояние около 10 км, расположенный в 2 км к северо-востоку от деревни Метлино в окрестностях оз. Кожакуль с плотностью загрязнения по ^{90}Sr около 0,2 Ки/км2 (контроль-1). В северной (хвостовой) части следа, в Каменском районе Свердловской области, изучены три участка. Первый из них, импактный («ВУРС-2»), расположен внутри границ ВУРСа и находится на расстоянии 3–4 км к северо-западу от с. Рыбниковское в окрестностях оз. Тыгиш. Исходный уровень радиоактивного загрязнения здесь относительно низкий — около 5 Ки/км^2 по ^{90}Sr.

В качестве контрольных выбраны два участка за пределами ВУРСа (см. рис. 9.5), с исходными уровнями загрязнения около 0,1 Ки/км^2: «контроль-2» — окрестности д. Большая Грязнуха и «контроль-3» — окрестности д. Пирогово. Как уже отмечалось выше, эти участки почти одинаково удалены как друг от друга, так и от контрольного (от 25 до 30 км). Удаленным контролем послужила выборка из Ильменского государственного заповедника «ИГЗ», где уровень радиоактивного загрязнения не отличается от фонового для Уральского региона — 0,04 Ки/км2 (Ааркрог и др., 1998).

По данным наших коллег Н.М. Любашевского и В.И. Стариченко (Васильев и др., 2003), уровень γ-фона на поверхности почвы на импактном участке ВУРС-1 составил — 50 мкР/ч, на ВУРС-2 — 14 мкР/ч, на всех контрольных участках — 12–14 мкР/ч. Депонирование ^{90}Sr в скелете малой лесной мыши на ВУРС-1 в среднем равно 161 ± 29 Бк/г, поглощенная доза над фоновым значением — от 0,07 до 0,30 Гр за жизнь, у красной полевки депонировано 288 ± 99 Бк/г, поглощенная доза от ^{90}Sr — от 0,18 до 0,70 Гр соответственно. На ВУРС-2 у малой лесной мыши в скелете найдено 3,4 Бк/г, что приводит к дозовой нагрузке 8 мГр/сут над фоном, а у красной полевки — 5,3 Бк/г и 12 мГр/сут соответственно.

Площадки для отлова грызунов выбирали в сходных лесорастительных условиях на участках березово-осинового разнотравно-злакового леса. Всего изучено 325 черепов мышей.

Для оценки возможной связи изученных признаков с возрастом из имеющегося материала по комплексу показателей, среди которых основное значение придавали степени стертости коронок зубов (Колчева, 1992), выделили четыре возрастные группы: 1) ювенильные сеголетки (juvenis); 2) неполовозрелые сеголетки (subadultus); 3) половозрелые сеголетки (adultus); 4) перезимовавшие зверьки (senex). В дальнейшем группу ювенильных зверьков для анализа не использовали.

Из более чем 80 обнаруженных И.А. Васильевой аберраций в строении черепа малой лесной мыши к относительно крупным аномалиям могут быть

отнесены 27 достаточно редких из них. Выявлено несколько вариантов редукции костных структур в области овального отверстия, выпадения крупных фрагментов лобной и теменной костей, включая область венечного шва, срастание чешуйчатой кости с лобной или теменной, аномальное строение глазницы, появление щели в области нёба, уродливые выросты на нижней челюсти, фрагментация щечного зуба M^3 и др. Наибольшее число редких аномалий встречено в выборках ВУРС-1, ВУРС-2 и контроль-3, значительно меньше — в выборке контроль-1, а в ИГЗ и контроль-2 их вообще не отмечено. Поскольку грань между крупными и мелкими аберрациями весьма условна, то среди анализируемых далее 55 относительно регулярно встречающихся аберраций часть из них также может рассматриваться в качестве аномалий такого рода (например, FPO', IF1, IF2, PTF и др.).

Предварительный анализ всего объема материала показал, что с полом формально связано проявление фенов шести признаков (FPM, FMDS и др.). Поскольку соотношение полов в выборках не различается ($p = 0{,}064$), а значения коэффициентов корреляции Спирмена колеблются от –0,12 до 0,08, было принято решение не исключать эти признаки из дальнейшего анализа. Значимые возрастные различия и связь с размерами проявились по 15 признакам из 55. Признаки, значения коэффицентов корреляции Спирмена которых превышали 0,20, были исключены. Часть признаков (12,7%) была удалена из-за связи друг с другом в целях исключения дублирования информации. В итоге из 55 признаков в качестве рабочих оставили 34 (рис. 9.6). Не обнаружено значимых различий по встречаемости оставшихся признаков на левой и правой сторонах ($p = 0{,}598$), т.е. проявлений направленной асимметрии, а также случаев отрицательной корреляции проявления фенов-антимеров — антисимметрии.

В первую очередь важно было оценить, каково по величине возможное смещение фенетических оценок в разные по климатическим и фенологическим характеристикам смежные годы. Для этого провели сравнение частот встречаемости фенов между выборками 1992 и 1993 гг. в контрольной (контроль-2) и импактной (ВУРС-2) популяциях, а также между выборками 2000 и 2001 гг. в импактной популяции (ВУРС-1). Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками разных лет в импактных и контрольной популяциях крайне малы и статистически недостоверны (максимальное значение *MMD* между выборками ВУРС-2 в разные годы составило $0{,}011 \pm 0{,}016$), т.е. хронографическое смещение частот встречаемости фенов сравнительно невелико и носит в основном случайный характер. Это позволило объединить одноименные выборки разных лет и проводить все основные расчеты по объединенному материалу (табл. 9.4).

Сравнение исходных частот фенов в парах выборок контроль-1 — ВУРС-1 и контроль-2 — ВУРС-2 показывает, что по целому ряду признаков наблюдаются сходные параллельные тенденции различий между контрольной и импактной

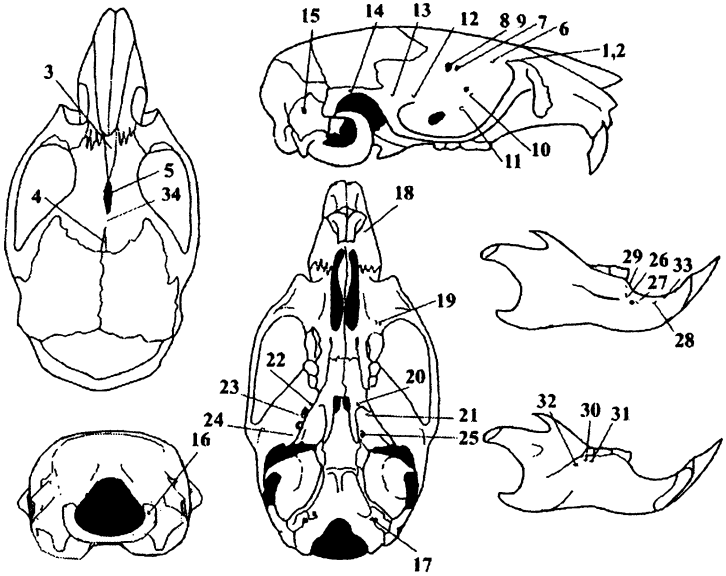


Рис. 9.6. Расположение фенов неметрических признаков на черепе малой лесной мыши:
1 – удвоенное предглазничное отверстие; 2 – отсутствие предглазничного отверстия; 3 – наличие межлобной кости в передней половине межлобного шва; 4* – наличие межлобной кости в задней половине лобного шва; 5* – веретеновидное расширение в передней половине межлобного шва; 6 – наличие переднелобного отверстия; 7 – дополнительное лобное отверстие впереди основного; 8 – дополнительное лобное отверстие сзади основного; 9 – удвоенное лобное отверстие; 10 – удвоенное решетчатое отверстие; 11 – наличие нижнеглазничного отверстия; 12 – наличие переднего отверстия на чешуйчатой кости; 13 – наличие центрального отверстия на чешуйчатой кости; 14 – наличие височного хода; 15 – наличие «окна» на сосцевидной кости; 16 – наличие мыщелкового отверстия; 17 – удвоенное подъязычное отверстие; 18 – наличие переднего предчелюстного отверстия; 19 – удвоенное промежуточное верхнечелюстное отверстие; 20 – наличие отверстия в основании крыловидного отростка; 21 – наличие отверстия в крыловидной ямке; 22 – наличие дополнительного круглого отверстия; 23 – наличие отверстия на перегородке между овальным и круглым отверстиями; 24 – дополнительное отверстие в области foramen ovale с латеральной стороны; 25 – удвоенное крыльное отверстие; 26 – наличие дополнительного подбородочного отверстия выше основного; 27 – наличие дополнительного подбородочного отверстия впереди основного; 28 – наличие нижнечелюстного отверстия I; 29 – наличие отверстия на дорзальной поверхности резцовой части нижней челюсти; 30 – наличие отверстия с лингвальной стороны альвеолы M_2; 31 – удвоенное отверстие с лингвальной стороны альвеолы M_2; 32 – наличие отверстия с лингвальной стороны альвеолы M_3; 33 – наличие нижнечелюстного отверстия II; 34* – срастание лобных костей (не менее двух третей межлобного шва); звездочкой отмечены небилатеральные признаки*

Таблица 9.4. Частоты встречаемости фенов в импактных и контрольных популяциях малой лесной мыши,% (курсивом выделены небилатеральные признаки)

Признак	ВУРС-1 $n = 192$	Контроль-1 $n = 52$	ИГЗ $n = 42$	ВУРС-2 $n = 154$	Контроль-2 $n = 60$	Контроль3 $n = 230$	G-критерий (уров. знач.)
1. FPO	15,05	17,65	11,90	16,99	8,62	9,91	ns
2. FPO-	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,04	***
3. *IF1*	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,76	*
4. *IF2*	1,09	0,00	0,00	1,37	0,00	4,76	ns
5. *PTF*	8,70	12,50	19,05	12,33	21,43	5,71	ns
6. FFA	9,63	16,00	11,90	18,54	15,79	16,59	ns
7. FFDA	18,13	13,73	21,43	28,67	21,43	23,15	ns
8. FFDP	18,23	13,73	28,57	18,67	16,07	19,44	ns
9. FFDU	3,31	0,00	0,00	1,32	0,00	2,31	ns
10. FE	21,62	26,00	35,71	31,33	25,00	31,48	ns
11. FIO	68,82	76,00	83,33	82,55	67,24	76,71	*
12. FTA	20,21	23,08	16,67	22,92	12,73	25,46	ns
13. FTM	21,39	23,53	19,44	18,62	7,27	13,89	ns
14. MT	41,85	37,25	25,00	22,79	34,62	35,41	**
15. FFL	79,14	88,24	57,14	74,10	76,79	75,48	*
16. FCS	80,00	86,00	72,73	79,41	67,80	70,68	ns
17. FH	37,22	48,00	58,82	41,98	35,59	36,84	ns
18. FPM	56,83	9,80	35,71	30,52	15,79	34,93	***
19. FMX2	32,62	42,31	42,86	33,33	26,32	37,56	ns
20. FPT	15,51	13,46	4,76	25,00	25,00	14,41	**
21. FPTI	46,52	42,00	54,76	68,06	46,43	42,79	***
22. FRD	85,03	87,50	90,00	55,41	38,18	42,23	***
23. FLT1	96,83	97,92	95,24	92,52	96,43	86,89	**
24. FODP	27,87	26,09	29,27	32,21	28,30	15,76	**
25. FAL	4,28	12,00	2,38	8,28	0,00	4,48	*
26. FMTS	53,40	30,00	21,95	29,22	29,31	32,17	***
27. FMTA	8,38	8,00	4,88	0,65	1,72	9,13	***
28. FMDA	25,13	32,00	56,10	24,84	15,52	16,52	***
29. FMDS	40,31	34,00	39,02	37,91	31,03	28,70	ns
30. FAL	93,65	98,04	100,00	96,08	98,18	89,04	*
31. FAL2	39,79	35,29	42,50	31,37	22,81	17,54	***
32. FALP	24,74	25,49	25,00	23,53	21,43	27,19	ns
33. FDS	45,55	33,33	51,22	50,98	36,84	42,17	ns
34. *FUF*	80,43	58,33	66,67	73,97	57,14	54,29	**

*Примечание: n — число изученных сторон черепа. Уровни значимости: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$: *** — $p < 0,001$; ns — различия недостоверны.*

выборками у южной и северной пар (см. табл. 9.4). Наиболее четко этот эффект проявляется для пяти признаков: FUF, FDS, FPM, IF2, FFDP. Поскольку эта тенденция проявилась у серии признаков (30,9%), ее нельзя признать случайной. Обнаруженные признаки характеризуют особенности протекания остеогенеза

черепа (срастание костей, появление вставочных косточек, выпадение фрагмента кости), а также повышение частоты встречаемости определенных отверстий для кровеносных сосудов и нервов на верхней и нижней челюстях.

Для проверки гипотезы о возможном возрастании проявления уровня морфогенетических аберраций в популяциях, обитающих на территориях ВУРСа, были вычислены индивидуальные средние частоты аберраций (*MAF* — mean aberrations frequency), т.е. средние доли проявления фенов всех взятых признаков на сторону черепа (табл. 9.5). Такой подсчет вполне оправдан, поскольку корреляция между признаками незначима или исчезающе мала, а признаки, заведомо коррелирующие с другими, были исключены.

Таблица 9.5. Оценка средней частоты аберраций (*MAF*) в трех группах выборок, ранжированных по градиенту загрязнения среды радионуклидами в зоне влияния ВУРС.

Сравниваемые группы	Число сторон	Средняя аберрантность	Дисперсия	Средний ранг
1 – контрольные (до 0,2 Ки/км^2)	386	34,36 ± 0,34	45,47	307,4
2 – ВУРС-2 (1-4 Ки/км^2)	168	37,42 ± 0,42	29,26	406,3
3 – ВУРС-1 (500 Ки/км^2)	192	39,49 ± 0,39	27,36	477,7
Тест Бартлетта оценки однородности дисперсий: $\chi^2 = 20{,}88$; df = 2; $p < 0{,}0001$				
Непараметрический тест Краскела-Уоллиса: $H = 85{,}1$; df = 2; 746; $p < 0{,}0001$				

Показатель *MAF* не обнаружил значимой корреляции с полом, возрастом и размерами зверьков. Для упрощения и получения контрастной картины различий все выборки были ранжированы по градиенту загрязнения среды радионуклидами на три группы: 1 — фоновый уровень (контрольные); 2 — низкий уровень (ВУРС-2); 3 — высокий уровень (ВУРС-1). Из табл. 9.5 хорошо видно, что от контрольной до наиболее загрязненной радионуклидами территории ВУРС-1 значимо возрастает средний индивидуальный уровень аберрантности и одновременно достоверно снижается дисперсия этого показателя. Другими словами, в импактных группах средний уровень встречаемости аберраций действительно оказался стабильно выше, чем в контрольных.

Следующий аспект исследования связан с оценкой уровня внутрипопуляционного «фенетического» разнообразия, основанной на показателе Л.А. Животовского «μ», который характеризует среднее число фенов на признак в шести сравниваемых популяциях (рис. 9.7).

Величина «фенетического» разнообразия в импактных популяциях оказалась достоверно выше, чем в контрольных, включая ИГЗ. В то же время отмечается несколько повышенный уровень данного показателя в выборке контроль-3 вблизи шламохранилища УАЗ, что может быть связано с высоким

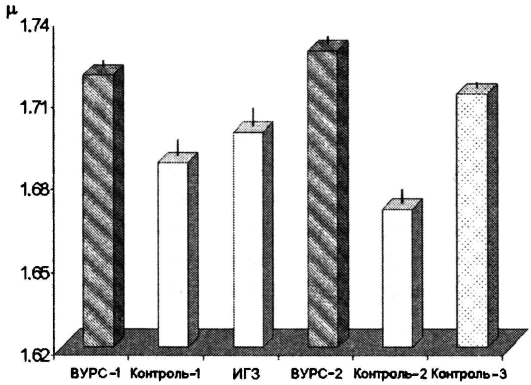


Рис. 9.7. Уровни «фенетического разнообразия» (μ) в импактных и контрольных популяциях малой лесной мыши в зоне влияния ВУРСа и за его пределами

содержанием фторидов в окружающей среде, поскольку фтор обладает остеотропным свойством, и его поступление в скелет на ранних этапах развития может влиять на морфогенез черепа.

Множественное сравнение, проведенное на основе G-критерия, выявило статистически значимые различия между шестью сравниваемыми выборками в частотах встречаемости фенов 18 признаков из 34 (см. табл. 9.4). Именно по этим признакам и проводили расчет *MMD*-дистанций между выборками для оценки предполагаемого феногенетического уклонения импактных популяций от контрольных. Из табл. 9.6 хорошо видно, что наибольшие фенетические дистанции наблюдаются между географически удаленными северными и южными выборками. В свою очередь пары контрольных выборок мало отличаются друг от друга как на севере (*MMD* = 0,031 ± 0,009), так и на юге (*MMD* = 0,043 ± 0,017). Кластерный анализ матрицы *MMD*-дистанций также показал, что и на юге, и на севере импактные группировки в целом больше отличаются от контрольных, чем по-следние друг от друга (рис. 9.8).

Приблизительно также различались и северные выборки красной полевки, которые были взяты на тех же территориях в 1992–1993 гг. Различия между импактной и двумя контрольными выборками красной полевки по величине *MMD*-дистанций были в среднем такими же, как у мыши, однако между контрольными выборками из окрестностей населенных пунктов Б. Грязнуха и Пирогово — почти в два раза меньше. Таким образом, у двух разных видов — красной полевки и малой лесной мыши наблюдается как сходство, так и различие паттерна *MMD*-дистанций между импактной и контрольными выборками.

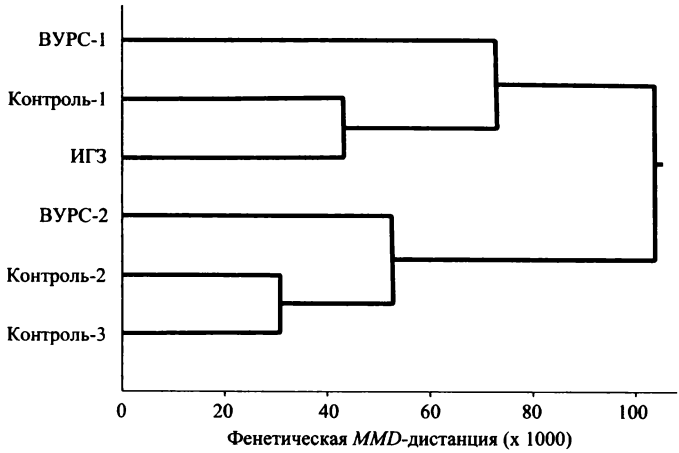


Рис. 9.8. Кластерный анализ (UPGMA) изученных выборок малой лесной мыши на основе матрицы фенетических MMD-*дистанций*

Импактные выборки в обоих случаях обладают большим своеобразием, чем контрольные, однако у мыши выборка контроль-2 (Б. Грязнуха) меньше отличается от ВУРС-2, чем контроль-3 (Пирогово), где сборы проведены на участке интенсивного загрязнения среды фторидами вблизи шламохранилища Уральского алюминиевого завода (УАЗ). Следует также отметить, что импактная выборка ВУРС-1 в южной части радиоактивного следа, расположенная на расстоянии 6–7 км от выборки контроль-1, фенетически отличается от нее больше, чем ВУРС-2 от выборки контроль-2, удаленной почти на 30 км (см. табл. 9.6).

Таблица 9.6. Фенетические *MMD*-дистанции между импактными и контрольными популяциями малой лесной мыши (в нижней треугольной матрице — значения средних стандартных отклонений *MSD*). Все дистанции статистически значимы.

Популяции	ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3
ВУРС-1		0,0732	0,0724	0,0864	0,1272	0,1223
Контроль-1	0,0097		0,0430	0,0701	0,0708	0,1005
ИГЗ	0,0111	0,0167		0,0723	0,1364	0,1445
ВУРС-2	0,0047	0,0103	0,0116		0,0339	0,0712
Контроль-2	0,0088	0,0145	0,0158	0,0094		0,0306
Контроль-3	0,0038	0,0045	0,0108	0,0044	0,0086	

Поскольку в основе проявления фенов неметрических пороговых признаков лежат количественные эффекты, и проявившиеся дискретные структуры имеют количественную природу варьирования (Grüneberg, 1963), мы провели дискриминантный анализ сравниваемых популяционных группировок с использованием данных об индивидуальном проявлении фенов. Преимущество такого метода состоит в том, что сравниваются не только межгрупповая (как это происходит при традиционном фенетическом анализе), но и внутригрупповая компоненты изменчивости, т.е. ординация групп осуществляется с учетом индивидуальной изменчивости встречаемости фенов — фенетических композиций. Ранее этот метод был апробирован нами и нашими коллегами (Васильев и др., 2004) и оказался эффективен при многомерном фенетическом сравнении внутрипопуляционных групп водяной полевки на разных фазах динамики численности (см. раздел 7.3). В данном случае метод расчетов был несколько модифицирован, и вычисления проводили в два этапа. На первом этапе методом главных компонент получали общую для всех групп ортогональную матрицу встречаемости 34 фенов (наличие — кодировали 1, отсутствие — 0). Поскольку при вычислении частот фенов билатеральных структур в соответствии с рекомендациями Б.Л. Астаурова (1974) используется расчет встречаемости состояний признаков на сторону особи, исходная матрица, взятая нами, включала данные по обеим сторонам для одних и тех же признаков. Поэтому первая (верхняя) половина прямоугольной матрицы данных о встречаемости фенов содержала информацию об их индивидуальном проявлении/непроявлении на левой стороне черепа, а вторая (нижняя) — на правой. Для небилатеральных (медиальных) признаков данные в исходной для расчетов матрице приводились дважды. Это позволило получить независимые (ортогональные) главные компоненты, полностью характеризующие внутрииндивидуальную, внутригрупповую и межгрупповую изменчивость проявления фенов. На втором этапе вычисленные индивидуальные значения главных компонент использовали как независимые переменные при дискриминантном анализе сравниваемых групп малой лесной мыши. Поскольку главные компоненты представляют собой взаимно некоррелирующие (ортогональные) направления изменчивости, это чрезвычайно важно при дальнейшем расчете дискриминантных канонических функций (Айвазян и др., 1989). Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) использованы в качестве оценок межгрупповых фенетических дистанций. Данный подход — это один из первых примеров использования и дальнейшего развития многомерной технологии при проведении фенетического анализа популяций.

Применение этого подхода позволило получить важную дополнительную информацию. Дискриминантный анализ сравниваемых выборок по значениям 34 главных компонент, характеризующих изменчивость индивидуаль-

ного проявления фенов неметрических признаков — индивидуальных фенетических композиций, показал, что значимыми оказались первые четыре дискриминантные канонические функции, характеризующие 93,8% межгрупповой дисперсии (табл. 9.7).

Таблица 9.7. Дискриминантный анализ сравниваемых выборок малой лесной мыши по значениям ординат индивидуального проявления фенов неметрических признаков, вычисленных методом главных компонент (уровни значимости межгрупповых различий вдоль DCF: * — p < 0,05; *** — p < 0,001; ns — p > 0,05)

Показатель	Дискриминантная каноническая функция				
	DCF1	DCF2	DCF3	DCF4	DCF5
Каноническая корреляция	0,62	0,46	0,38	0,30	0,27
Критерий Уилкса Лямбда	0,348	0,570	0,722	0,843	0,928
Дисперсия	0,6374	0,2677	0,1682	0,1000	0,0779
Доля дисперсии	51,41	21,40	13,45	7,99	6,22
Уровень значимости	***	***	***	*	n.s.

Статистически достоверно отличаются от нуля коэффициенты ранговой корреляции Спирмена индивидуальных значений вдоль второй дискриминантной функции с возрастом (r_s = -0,19; p < 0,001) и размерами зверьков (r_s = 0,18; p < 0,001), хотя сила связи в целом невелика. Таким образом, можно констатировать, что, несмотря на предварительную процедуру выбраковки признаков, связанных с размерами и возрастом, некоторое влияние этих факторов при межгрупповых сравнениях сохранилось. Поскольку соотношение возрастных групп в разных выборках существенно отличается, мы обязаны были исключить данную (вторую) ось из рассмотрения и дальнейший анализ проводили по первой, третьей и четвертой осям. Корреляции значений дискриминантных функций с полом не выявлено. Также была обнаружена значимая корреляция первой (r_s = -0,42; p < 0,001), третьей (r_s = -0,25; p < 0,001) и четвертой (r_s = -0,09; p = 0,045) дискриминатных функций с переменной, характеризующей градиент загрязнения среды радионуклидами в зоне ВУРС. Следовательно, оценивая дисперсии межгрупповых различий вдоль дискриминантных осей можно заключить, что межгрупповые различия (по 1, 3 и 4 осям), формально связанные с фактором обитания на загрязненной радионуклидами территории ВУРС, по отношению к общей дисперсии составляют 72,4%, а размерно-возрастные — 21,4%.

В целом выявилась сходная с *MMD*-дистанциями картина межвыборочных отношений у малой лесной мыши и при этом способе расчетов (табл. 9.8, рис. 9.9). На рис. 9.9. приведены проекции векторов центроидов выборок в пространстве первой, третьей и четвертой дискриминантных канонических

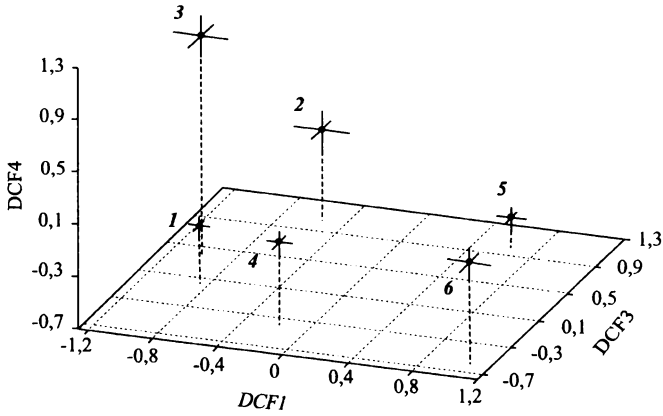


Рис. 9.9. Проекции векторов центроидов сравниваемых выборок малой лесной мыши в пространстве первой (DCF1), третьей (DCF3) и четвертой (DCF4) дискриминантных канонических функций и стандартные ошибки значений дискриминантных канонических функций для каждой выборки по всем трем осям. Выборка: 1 – *ВУРС-1;* 2 – *контроль-1;* 3 – *ИГЗ;* 4 – *ВУРС-2;* 5 – *контроль-2;* 6 – *контроль-3*

функций. Анализ матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (табл. 9.8) показывает, что центроиды обеих импактных выборок (ВУРС-1 и ВУРС-2) оказались ближе друг к другу, чем при межгрупповом сравнении по *MMD*-дистанциям, а кластерный анализ матрицы расстояний Махаланобиса хорошо иллюстрирует это сходство (рис. 9.10). Это свидетельствует о том, что особи обеих импактных выборок обладают сходными чертами в индивидуальном проявлении определенных фенов, включая и их внутрииндивидуальные композиции. Сходные тенденции в северной и южной импактных выборках наблюдаются, несмотря на то, что на северном участке ВУРС-2 в настоящее время уровень радиационного воздействия по сравнению с первоначальным резко снизился и близок к нормам, допустимым для проживания людей.

Флуктуирующая асимметрия (ФА) как независимое и неодинаковое проявление билатеральных признаков (количественных и качественных) на разных сторонах тела рассматривается в данном случае как обобщенная эпигенетическая мера стресса развития, позволяющая оценить стабильность развития в группе особей (Захаров, 1981 а, б, 1987; Pankakoski, 1985; Parsons, 1990; Zakharov, 1992; Palmer, 1994; Debat et. al., 2000). Поскольку была обнаружена слабая, но значимая связь среднего индекса флуктуирующей асимметрии FAnm с возрастом (r_s = — 0,12; p = 0,019), сравнение проводили на более многочисленной группе сего-

Таблица 9.8. Обобщенные расстояния Махаланобиса между центроидами сравниваемых выборок малой лесной мыши и уровни их значимости (* — $p < 0{,}05$; ** — $p << 0{,}01$; *** — $p < 0{,}001$; ns — $p > 0{,}05$).

Выборки	ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3
ВУРС-1	–	2,661	2,394	2,201	4,249	3,740
Контроль-1	***	–	3,145	2,869	3,374	4,604
ИГЗ	*	ns	–	3,255	5,369	5,783
ВУРС-2	***	***	**	–	2,423	2,856
Контроль-2	***	**	***	***	–	2,425
Контроль-3	***	***	***	***	***	–

Рис. 9.10. Кластерный анализ (UPGMA) изученных выборок малой лесной мыши по матрице обобщенных расстояний Махаланобиса, вычисленных на основе индивидуальных проявлений фенов после их ординации методом главных компонент

леток. Оценивали FAnm отдельно для самцов и самок по двум объединенным выборкам, включающим, с одной стороны, все контрольные группы, а с другой — обе импактные. Сравнение показало, что у самок импактных выборок в целом достоверно более высокий уровень индекса FAnm, чем в контрольных (H = 9,15; df = 2; 132; p = 0,0103), у самцов различия не обнаружены.

Проведенный анализ популяций малой лесной мыши на территориях Свердловской и Челябинской областей, затронутых ВУРСом, выявил более высокое фенетическое разнообразие и повышенный средний уровень встречаемости аберраций черепа у зверьков, обитающих в импактных участках. Обычно на сплошном участке ареала наблюдается пропорциональность фенетических дистанций и географической удаленности группировок друг от друга (Васильев, 1984 б, 1996). Мы обнаружили, что импактные группы обособлены от контрольных непропорционально их географической удаленнос-

ти. Особенно резко это выражено в южной части ВУРСа, где при расстоянии 10 км между точками взятия выборок ВУРС-1 и контроль-1 величина MMD-дистанции даже больше, чем между группами контроль-1 и ИГЗ, удаленными на расстояние более 80 км. Интересно, что при оценке кофенетической корреляции между матрицами географических расстояний и соответствующих фенетических дистанций наблюдается положительная связь ($r = 0,65$; $p = 0,009$), которая существенно возрастает при исключении из сравнения импактных групп ($r = 0,89$; $p = 0,019$). Это может означать, что влияние ВУРСа можно считать фактором, повышающим дифференциацию популяционных группировок грызунов. Фенетическое своеобразие импактных групп у обоих видов, нарушающее теоретически ожидаемую схему фенетических отношений, может быть истолковано в пользу направленного изменения эпигенетической системы импактных популяций под влиянием ВУРСа.

Следует отметить, что если в импактных популяциях у молодых самок малой лесной мыши на территории ВУРСа наблюдается относительно высокий уровень индекса FAnm (26,02 ± 0,80), который с возрастом снижается (20,86 ± 1,75), то у самок из контрольных групп он в среднем невысок и не изменяется с возрастом (23,22 ± 0,77 и 23,39 ± 1,32 соответственно). В результате наблюдается значимое взаимодействие факторов «интенсивность хронического облучения» и «возраст» по величине FAnm ($F = 4,92$; $p = 0,028$). При этом тест Бартлетта, оценивающий однородность дисперсий, не выявил значимых различий ($p = 0,992$) в сравниваемых группах. Снижение FAnm с возрастом в импактных участках может быть обусловлено более интенсивной выбраковкой «асимметричных» животных в зоне ВУРСа, хотя не исключены и другие причины. Поскольку преемственность функционирования эпигенетической системы в значительной степени связана с самками, то возрастание дестабилизации развития у молодых самок на территории ВУРСа является отражением именно эпигенетических преобразований в импактных популяциях.

Быстрый процесс, связанный со становлением большей радиорезистентности, для тех же самых популяционных группировок малой лесной мыши, о которых идет речь в данной работе, отмечали А.И. Ильенко и Т.В. Крапивко (1993). Лабораторные эксперименты по скрещиванию малых лесных мышей (Крапивко, 2002) из контрольной (контроль-1) и импактной (ВУРС-1) групп зверьков с последующей оценкой их радиорезистентности показали, что если в скрещивании участвовала самка из ВУРС-1, то резистентность у потомков была выше, чем у родителей. В реципрокном варианте скрещивания уровень резистентности потомков соответствовал уровню животных из импактного участка. На основании полученных нами феногенетических результатов можно предполагать, что и усиление радиорезистентности связано с направленной перестройкой эпигенетической системы в импактных группировках.

Обращают на себя внимание параллельные, а для многих признаков и однонаправленные изменения в расстановке эпигенетических порогов в северной и южной импактных популяциях, которые на индивидуальном уровне отчетливо проявились при дискриминантном анализе сравниваемых групп. Поскольку дискриминантный анализ нацелен на максимизацию отношения межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, то в его итоге происходит поиск таких внутрииндивидуальных композиций фенов, которые устойчиво характеризуют межпопуляционные различия. Отмеченное выше близкое размещение центроидов выборок ВУРС-1 и ВУРС-2 в пространстве дискриминантных канонических функций прямо указывает на формирование таких устойчивых эпигенетических особенностей у обеих импактных популяций, общих для большинства индивидуумов.

Таким образом, по целому ряду показателей наблюдается одинаковая картина морфогенетического ответа популяции малой лесной мыши как на длительное «облучение низкой интенсивности» (Крапивко (2002) на участке ВУРС-1, так и при хроническом «облучении в малых дозах» на участке ВУРС-2. Объяснение этого феномена прямым воздействием фактора радиоактивного облучения маловероятно, поскольку уровень загрязнения радионуклидами на территории ВУРС-2 резко снизился. Полученные результаты позволяют рассматривать этот феномен как вероятное отдаленное последствие хронического облучения. В этой связи представляет интерес ориентировочная оценка дозовой нагрузки 6–27 сГр в ряду поколений, рассчитанная для разных сценариев оседлости-миграции грызунов на импактной территории ВУРС-1 (Lyubashevsky et al., 1995). По расчетам Н.М. Любашевского, значения поглощенных доз на ВУРС-2 должны быть на один–два порядка величин меньше.

Полученные нами результаты позволяют признать следующее: Независимо от плотности загрязнения за срок, прошедший с момента аварии (до 135 поколений зверьков), в поселениях малой лесной мыши на изученной нами территории ВУРСа, по-видимому, идет почти параллельный процесс направленной перестройки эпигенетической системы импактных популяций. За это время изменилась расстановка эпигенетических порогов, обусловливающих вероятность проявления фенов определенных неметрических признаков, возможно, имеющих адаптивное значение. Поскольку установлено, что частоты фенов достаточно устойчиво сохраняются в импактных и контрольных популяциях в разные годы, то ситуация, по-видимому, близка к стабилизации. Все адаптивные, а также инадаптивные преобразования данных импактных популяций сопровождаются возрастанием общего уровня радиорезистентности зверьков (Ильенко, 1974; Ильенко, Крапивко, 1993; Любашевский и др., 2002; Крапивко, 2002).

Результаты анализа импактных популяций малой лесной мыши согласуются с ранее полученными нами данными по красной полевке. Можно предположить, что у обоих сравниваемых видов грызунов эти эффекты обусловлены двумя

параллельно действующими независимыми факторами: а) хроническим влиянием радиационного загрязнения на процесс индивидуального развития и аккумуляцией мелких эпигенетических аберраций, что объясняет проявление повышенной концентрации фенотипических аномалий в зоне ВУРСа; б) отбором наиболее резистентных к воздействию облучения производителей, сопровождающимся выработкой адаптивных преобразований эпигенетической системы импактных популяций.

9.3. Анализ флуктуирующей асимметрии композиций фенов в популяциях обыкновенной бурозубки в зоне ВУРСа

Землеройки в силу метаболических особенностей занимают особое положение в трофических цепях наземных экосистем Палеарктики. Как показывают наблюдения многих авторов (Межжерин, 1958; Юдин, 1962; Ивантер, 1975), наибольшее трофическое давление эта группа оказывает на население почвенных беспозвоночных, обитающих в самых верхних горизонтах и подстилке. Именно в этом слое почвы происходит интенсивное первичное накопление тяжелых металлов и радионуклидов (Безель, 1987; Криволуцкий и др., 1988). Часть токсикантов, накапливаясь в организмах беспозвоночных, может концентрироваться в органах и скелете землероек (Ильенко, 1974).

Изучение нарушения стабильности развития на фазе пика численности в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) показало (Захаров и др., 1984), что этот вид может быть потенциально пригоден для целей биомониторинга по показателям флуктуирующей асимметрии. С другой стороны, В.М. Захаровым и А.В. Яблоковым (1985) отмечена перспективность использования ФА как способа оценки состояния природных популяций при биомониторинге среды на территориях, подвергшихся радиационному загрязнению (1985). Исходя из этих предпосылок, нами была оценена возможность использования этого вида, обитающего на загрязненной радионуклидами территории ВУРСа, для целей биомониторинга состояния наземных экосистем Среднего Урала наряду с типичным видом-радиофором — красной полевкой.

Материал по обыкновенной бурозубке собирали параллельно с материалом по красной полевке в тех же самых участках, которые были описаны в предыдущем разделе. Фенетический анализ проводили по 13 фенам неметрических признаков черепа сеголеток, большая часть которых совпадает с фенами, обнаруженными А.С. Барановым* на этом виде. Расположение и сокращенные названия использованных билатеральных неметрических признаков приведены на рис. 9.11.

* Мы благодарим А.С. Баранова, А.В. Валецкого и В.И. Борисова за точные и конкретные советы по проведению фенетического анализа явлений флуктуирующей асимметрии у обыкновенной бурозубки.

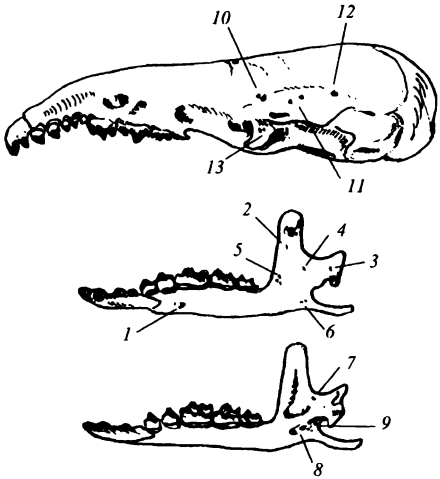


Рис. 9.11. Расположение фенов неметрических признаков на черепе обыкновенной бурозубки Sorex araneus.

Фены: 1 - FMt (подбородочное отверстие); 2 – FMb-I (отверстие в основании венечного отростка); 3 – FMb-II (отв. на сочленовном отростке); 4 – FMb-III (отв. в основании сочленовного отростка); 5 – FMb-IV (отв. в центре восходящей ветви нижней челюсти); 6 – FMb-V (отв. в основании углового отростка); 7 – FMb-VI (отв. на поверхности сочленовного отростка); 8 – FMb-VII (дополнительные мандибулярные отверстия); 9 – FMb-VIII (постмандибулярные отверстия); 10 – FTman (височные отверстия); 11 – FPan (передние теменные отверстия); 12 – FPpo (задние теменные отверстия); 13 – FAs (мелкие отверстия в области сочленовного бугорка на крылоклиновидной кости)

Общая концентрация смеси бета-активных веществ и накопление ^{90}Sr в зольных остатках костно-мышечной ткани землероек, обитающих на импактной территории (окр. оз. Тыгиш), оказались существенно выше, чем на обоих контрольных участках (табл. 9.9). Интересно, что точно такая же картина наблюдается и у красной полевки — вида, который считается радиофором (Ильенко, Крапивко, 1994).

Таким образом, можно полагать, что землероек, как и красную полевку, можно считать хорошими радиофорами и успешно использовать при диагностике накопления радионуклидов в наземных экосистемах Урала и на прилегающих территориях. Следует также отметить, что четкая тенденция к более высокому по сравнению с другими видами мелких млекопитающих концентрированию ^{137}Cs землеройками прослеживается на всех сравниваемых участках, составляя от 700–830 Бк/кг золы в импактной зоне и снижаясь до 120–

Таблица 9.9. Концентрация смеси бета-активных веществ и накопление ^{90}Sr в зольных остатках костно-мышечной ткани красной полевки и обыкновенной бурозубки с импактного и контрольных участков (по данным В.С. Безеля и С.В. Мухачевой), Бк/кг

Вид	Импактный	Контроль-1	Контроль-2
	Концентрация смеси бета-активных веществ		
Clethrionomys rutilus	6047	2265	1073
Sorex araneus	5137	2187	2205
	Накопление ^{90}Sr		
Clethrionomys rutilus	1732	172	661
Sorex araneus	1905	704	957

200 Бк/кг на контрольных участках. Сказанное выше свидетельствует о том, что уровень радиоактивного загрязнения импактного участка существенно выше, чем на контрольных территориях.

Морфофизиологические особенности мелких млекопитающих, в том числе и землероек, на загрязненных радиоактивными изотопами территориях, а также в зонах повышенного естественного фона исследовались многими авторами (Dunaway, Kaye, 1963; Ильенко, 1974; Соколов, Ильенко, 1976; Тестов, 1993; и др.). На основании этих работ можно было заранее предположить, какие морфофизиологические изменения должны проявиться, если радиоактивное воздействие на эту группу животных действительно осуществляется. В этом смысле ряд характерных морфофизиологических изменений животных можно использовать в качестве своеобразного набора индикаторов радиоактивного влияния на популяцию (Тестов, 1993). Например, у прибылых особей обыкновенной бурозубки на загрязненных радиацией участках происходит снижение относительной массы печени и селезенки. Наши исследования также показали, что у прибылых самок обыкновенной бурозубки на импактном участке относительная масса селезенки действительно достоверно меньше, чем на контрольном, тогда как у самцов проявилась лишь тенденция снижения этого индекса. В этом случае наши данные согласуются с литературными, полученными на участках с более высоким уровнем радиоактивного загрязнения (Ильенко, 1974).

Мы рассчитывали средний популяционный индекс флуктуирующей асимметрии FAnm в пересчете на признак (Захаров, 1987; Markowski, 1993). При подсчете асимметричных проявлений билатеральных неметрических признаков на разных сторонах тела учитывали не только вариацию одного состояния — фена, но и всех остальных фенов, которые по данному признаку проявлялись. В этом случае мы учли рекомендации В.М. Захарова и А.С. Баранова,

которые используют этот прием для повышения чувствительности метода оценки флуктуирующей асимметрии для дискретных проявлений признаков. Тем самым нами учитывались не фены, а билатеральные композиции фенов, что действительно значительно увеличивает диапазон варьирования признака и позволяет шире характеризовать размах флуктуирующей асимметрии.

Проведенный нами анализ показал, что в обеих контрольных выборках уровни флуктуирующей асимметрии довольно низки и сходны по величине (табл. 9.10), тогда как в импактной популяции значение индекса FAnm было существенно выше. Следует заметить, что величина коэффициента вариации индекса в контроле-2 достоверно выше, чем в контроле-1 ($p < 0,05$), и это указывает на присутствие в выборке из окрестностей д. Б. Грязнуха особей как с очень низким, так и с весьма высоким уровнями флуктуирующей асимметрии. На усиление вариации FAnm в данном случае могла повлиять близость агроценоза от места отлова землероек, которое расположено в березово-осиновом лесу вблизи поля, и часть животных вполне могла попасть из агроценоза в соседний лесной массив. Возможно также, что использование в агроценозе каких-либо пестицидов или иных химикатов могло косвенно или прямо повлиять на процесс индивидуального развития данной группы бурозубок.

Напротив, сравнительно низкий коэффициент вариации при высоком уровне флуктуирующей асимметрии в импактной популяции в окрестностях оз. Тыгиш указывает на «стабильно» высокий уровень FAnm у большинства особей в данной группе животных. Значимость различий между выборками по этому индексу в первую очередь оценивали с помощью метода непараметрической статистики Краскела-Уоллиса, который аналогичен однофакторному дисперсионному анализу. Тест Краскела-Уоллиса выявил статистически достоверные различия между сравниваемыми выборками ($H = 20,14$ при $p < 0,0001$). Средние ранги выборок контроль-1 и контроль-2 были довольно близки (19,2 и 28,93 соответственно) и значительно меньше, чем у выборки из импактного участка (43,38). Судя по значениям индексов FAnm, можно полагать, что в импактной популяции по сравнению с обеими контрольными наблюдается дестабилизация процесса индивидуального развития, что выражается в достоверно большей доле числа асимметрично проявившихся билатеральных признаков на особь. В обеих контрольных выборках уровень флуктуирующей асимметрии намного меньше, чем в импактной, что косвенно указывает на относительно более высокую стабильность развития зверьков из контрольных популяций. Если вернуться к материалам по сравнительному содержанию ^{90}Sr в организме землероек из контрольных и импактной популяций, то видна хорошая положительная связь между величинами индекса FAnm и содержанием радиостронция в организме животных из данной выборки ($r = 0,989$ по трем парам значений, хотя о корреляции при таком числе пар говорить не совсем корректно).

Таблица 9.10. Сравнение уровней флуктуирующей асимметрии (FAnm) в контрольных и импактной популяциях обыкновенной бурозубки в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа в Свердловской области.

Показатель	Участок		
	Контроль-1	Контроль-2	Импактный
FAnm, %	26,9 ± 1,2	32,3 ± 2,8	44,2 ± 2,6
σ	5,29	12,38	11,67
CV, %	19,66	38,31	26,39
n	20	20	20

Опираясь на большой опыт специальных исследований, проведенных сотрудниками Международного фонда «Биотест» (Захаров, Кларк, 1993), можно полагать, что в данном случае мы также имеем случай повышения уровня флуктуирующей асимметрии, а следовательно, дестабилизации индивидуального развития у землероек, обитающих на загрязненной радионуклидами территории. Дальнейшие исследования должны показать, является ли это результатом прямого воздействия на организм животных повышенного содержания радионуклидов или аккумуляцией мелких нарушений развития на уровне генома данной популяции при хроническом воздействии облучения в малых дозах. Не исключено, что трофическая связь землероек с представителями почвенной мезофауны, которые в наибольшей степени подвержены воздействию радиоактивного загрязнения (Криволуцкий и др., 1988), приводит к повышенному накоплению радионуклидов в организме землероек и, как следствие, к многочисленным мелким нарушениям процесса индивидуального развития животных. Стабильно высокая доля таких нарушений в импактной популяции, однако, заставляет предполагать, что главная причина — длительное селективное аккумулирование мелких нарушений развития, вызванных постоянным облучением в малых дозах. В заключение подчеркнем, что полученные нами фенетические данные косвенно указывают на пессимизацию окружающей среды в импактной зоне на территории ВУРС.

Таким образом, рассмотренные выше данные свидетельствуют о большей стрессированности процесса развития у землероек импактного участка, а следовательно, и относительно более пессимальном характере окружающей среды в районе оз. Тыгиш. Это косвенно подтверждают данные, полученные Э.А. Гилевой и Н.А.Косаревой (1993) на синантропном виде — домовой мыши, которая резко отличается от обыкновенной бурозубки по экологическим и этологическим свойствам. Домовая мышь — типичным зернояд, хотя в ее рационе встречаются и другие пищевые компоненты. При анализе флуктуирующей асимметрии у зверьков, отловленных в с. Рыбниково (расположенном близко к оси

ВУРС), было обнаружено ее снижение по многим метрическим признакам черепа по сравнению с заведомо «чистыми», контрольными, участками. Однако при этом наблюдалась обратная корреляция с частотой хромосомных нарушений в популяциях. Другими словами, в наиболее генетически нарушенных и разнородных (гетерогенных) популяциях, подверженных антропогенному стрессу, уровень флуктуирующей асимметрии существенно ниже, чем в генетически относительно «благополучных». Такое резкое снижение уровня флуктуирующей асимметрии обычно связывают с повышением гетерогенности животных (Novak et al.,1993), что, собственно, и было обнаружено Э.А. Гилевой и Н.А. Косаревой (1993). Данный пример также интересен тем, что и в этом случае показатель флуктуирующей асимметрии, уклонившись от нормы, позволил оперативно выявить эффект последействия комплекса антропогенных факторов на развитие животных. Однако только часть метрических признаков домовой мыши надежно связывалась с наличием хромосомных нарушений, тогда как другие оказались нереактивными, и это заставляет учитывать при организации фенетического мониторинга как различия в индикационных свойствах разных видов, так и особенности их экологии, поведения и морфологии.

9.4. Оценка отдаленных эпигенетических последствий испытаний ядерного оружия на Тоцком полигоне в Оренбургской области (на примере рыжей полевки)

В 1954 г. на Тоцком полигоне в Оренбургской области были проведены испытания ядерного оружия в воздушной среде. После ядерного взрыва образовался радиоактивный след, протянувшийся на северо-восток региона (Васильев, Боев, Гилева и др., 2000). Нами были проведены фенетические исследования по оценке возможных отдаленных последствий ядерных испытаний на модельные популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780) в районах, расположенных по осевой части следа и за его пределами (Васильев, Васильева, 2000).

Исследуемые поселения полевок значительно удалены друг от друга (от 40 до 85 км), поэтому могут рассматриваться в качестве самостоятельных популяций. Выборки рыжей полевки были получены из четырех популяций (рис. 9.12): 1 — контрольной; 2 — тоцкой; 3 — кинзельской; 4 — старобогдановской. Участок 2 у с. Тоцкое можно, по-видимому, отнести, судя по современной радиационной обстановке, к дополнительному контрольному. Поскольку при ядерном взыве эта популяция была расположена всего в нескольких километрах (5–8 км) от эпицентра, следует оценивать возможный феногенетический эффект последействия также и в этой популяции наряду с участками 3 и 4, над которыми в основном и прошел радиоактивный след. Скорость ветра в верх-

них слоях воздуха незадолго до ядерного взрыва и в течение нескольких часов после него достигала 80–90 км/ч, поэтому значительная масса коротко- и долгоживущих радионуклидов из образовавшегося пылевого столба, достигавшего в высоту 15 км, выпала через очень небольшой временной отрезок как на участок 3, так и на участок 4, а в районе участка 2 загрязнение радионуклидами исходно было минимальным.

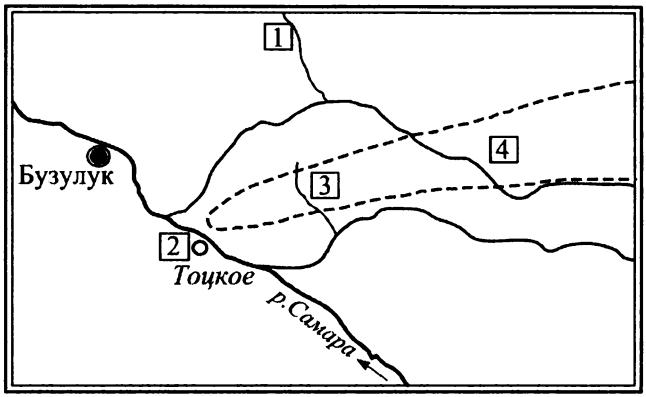


Рис. 9.12. Схема расположения выборок рыжей полевки вдоль радиоактивного следа, образовавшегося при испытании ядерного оружия на Тоцком полигоне в Оренбургской области.

Популяция: 1 – контрольная (окр. д. Нижнекристалка Плешановского района); 2 – тоцкая (окр. с.Тоцкое в 7–8 км от места проведения испытаний ядерного оружия); 3 – кинзельская (окр. д. Кинзелька вблизи начала радиоактивного следа); 4 – старобогдановская – (окр. с. Пушкинского, Красногвардейского района); штриховая линия – вероятные границы и направление радиоактивного следа

На местную популяцию рыжей полевки у села Тоцкое в основном повлияло облучение сразу после взрыва атомной бомбы, а на участках 3 и 4 воздействие определялось главным образом загрязнением радионуклидами в первые годы после взрыва. Материал собирали в сходных пойменных лесных биотопах, расположенных в понижениях рельефа местности, где, как правило, потенциальное накопление радионуклидов наиболее существенно (Криволуцкий и др.,1988). Фенетический анализ проведен на группе сеголеток рыжей полевки по 21 фену неметрических признаков (исходно в этом случае обнаружили и анализировали 53 фена — рис. 9.13). Результаты анализа суммарной бета-активности в зольных остатках костно-мышечной ткани рыжих полевок приведены в табл. 9.11, причем без учета конкретного радионуклидного состава.

Таблица 9.11. Концентрация смеси бета-активных веществ в костно-мышечной ткани рыжей полевки (суммарная бета-активность, эталонировка по ^{90}Sr, Бк/кг сух. массы)*

Популяция	M ± m	σ	*n*
1 – контрольная	284,84 ± 0,89	67,925	86
2 – тоцкая	280,40 ± 1,10	55,177	47
3 – кинзельская	327,52 ± 1,58	69,901	29
4 – старобогдановская	302,00 ± 2,11	31,200	8

** По данным С.В. Мухачевой и М.Г. Нифонтовой (Васильев и др., 1997).*

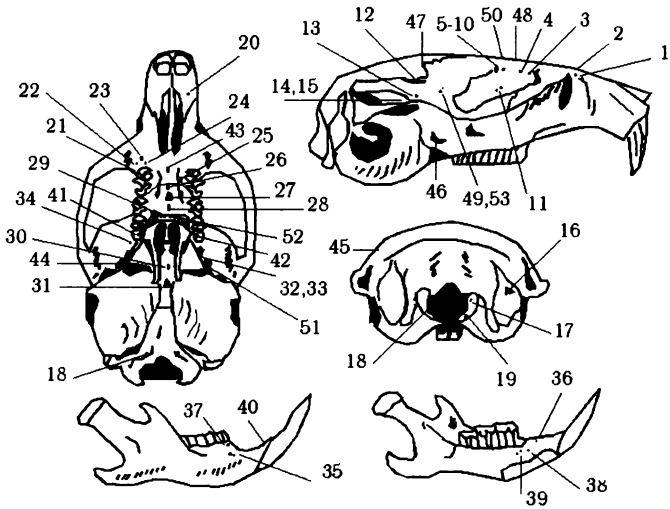


Рис. 9.13. Схема расположения фенов (1–53) неметрических признаков на черепе и нижней челюсти рыжей полевки (мониторинг в зоне Тоцкого ядерного взрыва)

Следует подчеркнуть, что в момент проведения исследований радиационная обстановка в изучаемых районах в основном приближалась к норме и можно было ожидать лишь локальных очагов загрязнения в биоценозах аккумулятивного типа (Криволуцкий и др., 1988), а также некоторых следовых эффектов по трассе прохождения радиоактивного облака. Как видно из таблицы 9.12, межпопуляционные различия по концентрации смеси бета-активных веществ в тушках рыжих полевок статистически высоко значимы ($p < 0,01$) и

носят неслучайный характер. Однако при попарном сравнении выборок S-методом Шеффе по этому параметру только по двум контрастам обнаружены статистически достоверные различия (см. табл. 9.12) — контрольная и тоцкая популяции отличаются от кинзельской. Возможно, лишь из-за небольшого объема выборки рыжих полевок в старобогдановской популяции тенденция к повышенной концентрации смеси бета-активных веществ в данной группе зверьков оказалась статистически недоказанной.

Таблица 9.12. Множественное сравнение S-методом Шеффе концентрации суммы бета-активных веществ в костно-мышечной ткани рыжей полевки в контрольной и импактных популяциях в Оренбургской области (номера сравниваемых популяций см. в табл. 9.11)

Сравниваемые пары популяций (I – J)	Контраст	Стандартное отклонение контраста	S-отношение
1 – 2	-13,77	21,945	-0,63
1 – 3	-39,29	12,774	-3,08 *
1 – 4	7,83	10,804	0,72
2 – 3	-25,52	23,685	-1,08
2 – 4	21,60	22,683	0,95
3 – 4	47,12	14,005	3,36 *

*Примечание: * — различия достоверны при $p < 0,05$ (если S-отношение данного контраста по модулю больше вычисленной стандартной оценки); стандартная оценка контраста равна 2,846; число степеней свободы: $k_1 = 3$; $k_2 = 164$; табличное значение $F = 2,7$*

Таким образом, концентрация смеси бета-активных веществ в тушках рыжих полевок на импактном участке 3 (окрестности с. Кинзелька) достоверно больше, чем в контроле и тоцкой популяции, что отражает, по-видимому, следовый эффект, так как именно окрестности с. Кинзелька из прочих изученных территорий были в первую очередь накрыты радиоактивным облаком после взрыва.

Фенетический анализ состава аберраций строения черепа показал, что для обеих импактных выборок характерна редукция височных отростков теменной кости (в старобогдановской — 12,5%, в кинзельской 3,5%). Лишь в кинзельской популяции найдены такие единичные крупные нарушения в структуре черепа, как вырезка центральной части заднего края нёба и полное зарастание овального отверстия. Однако редкие, но серьезные аберрации найдены и в контрольной популяции в окрестностях д. Нижнекристалка. Наибольший интерес представляет уникальное уродство, связанное с полным разделением третьего верхнего коренного зуба и формированием самостоятельного

«четвертого» верхнего кореного зуба на основе призм талонуса третьего верхнего коренного зуба. За 20 лет наблюдений в более чем 30 удаленных популяциях рыжей полевки, обитающих на территории Оренбургской и Самарской областей, а также в Башкирии, подобного феномена мы не обнаруживали. Аномалия зубной системы такого уровня, безусловно, может рассматриваться как крупная мутация. В этой же популяции отмечены два случая появления марки на талонусе третьего коренного зуба, которые встречаются в природе крайне редко и тоже имеют мутационную природу (Яблоков, Ларина, 1985).

В тоцкой популяции рыжей полевки, которая исходно была расположена вблизи Тоцкого полигона в момент испытаний, обнаружены крупные выпадения фрагмента верхней челюсти в области неба (15,8%). Такие же нарушения встретились, но с низкой частотой (3,4%) и заметно меньшей экспрессивностью, и в контрольной популяции. Кроме этого в тоцкой популяции была обнаружена повышенная концентрация характерных окнообразных выпадений фрагментов нёбной кости, расположенных тремя последовательными «окнами» в ее передней, средней и задней частях. Только в тоцкой популяции обнаружена полная редукция костной перегородки между овальным и круглым отверстиями черепа. Все эти случаи вполне могут быть связаны с замедлением процесса окостенения черепа. Известно, что такие же эффекты отмечались другими авторами при повышенном содержании ^{90}Sr в скелете животных (Корзинкин, 1962; Ильенко,1974): процесс окостенения хрящевых тканей угнетается вплоть до возникновения стронциевого рахита. Кроме того, такие нарушения могут проявиться в виде различного рода деформаций скелета грызунов, выпадений фрагментов костей (особенно покровных) у животных, обитающих на загрязненной радиоактивными продуктами деления территории. В нашем распоряжении была выборка рыжей полевки из тоцкой популяции, отловленная в конце лета 1982 г. в том же пойменном лесном массиве, что и в 1994 г. За 12 лет, которые эквивалентны приблизительно 30–36 поколениям полевок, доля всех нёбных аберраций существенно возросла (табл. 9.13).

Несмотря на то, что увеличение частоты окнообразного выпадения кости статистически достоверно только по двум признакам, по двум другим также наблюдается тенденция увеличения частоты аберрации от 1982 к 1994 г. Мы попытались оценить различия в концентрации смеси бета-активных веществ в зольных остатках костно-мышечной ткани у особей из тоцкой популяции, имеющих и не имеющих аберрации в области нёба. Результаты оказались противоположными тому, что нами заранее ожидалось. Среднее содержание смеси бета-активных веществ у аберрантных по строению нёба особей в тоцкой популяции в 1994 г. было достоверно меньше, чем у нормальных: у «аберрантных» — 247,78 ± 16,14, у «нормальных» — 287,61 ± 8,98 ($t = 2,16$; $df = 45$; $p < 0,05$). Так как число особей с аберрациями нёба сравнительно

Таблица 9.13. Сравнение доли крупных аберраций в виде окнообразных выпадений фрагментов нёбной кости в тоцкой популяции (Оренбургская область) в 1982 г. и 1994 г.,%

Аберрация	Год		χ^2 (уровень значимости)
	1982	1994	
Fenestra palatina I (FnP1)	4,0	28,0	8,46, $p < 0,01$
Fenestra palatina II (FnP2)	6,3	12,0	0,67, $p > 0,05$
Fenestra palatina III (FnP3)	2,1	4,0	0,20, $p > 0,05$
Выпадение фрагмента верхней челюсти в области неба (MxFn)	1,8	15,4	5,06, $p < 0,05$

невелико, то неожиданно низкое содержание смеси бета-активных веществ в тканях может носить случайный характер. Однако если этот результат подтвердится на большем материале, то данный факт можно будет интерпретировать следующим образом. Наличие резкого направленного сдвига частот нёбных аберраций в тоцкой популяции указывает на селективный процесс, приводящий к отбору особей с замедленным остеогенезом и в силу этого слабо накапливающих остеотропный ^{90}Sr (Любашевский, 1980; Стариченко и др., 1993). Возможно также, что это свойство появилось в популяции еще в первые годы после взрыва, когда гибель животных от радиоактивного загрязнения была сравнительно велика.

Не исключено, что в тоцкой популяции за 100 с лишним поколений, разделяющих выборки 1954 г. и 1994 г., могли произойти адаптивные преобразования, направленные на снижение негативного хронического воздействия радиации. Обнаруженный факт хорошо согласуется с данными, полученными А.И. Ильенко и Т.П. Крапивко (1993) на популяции рыжей полевки, обитающей в условиях хронического влияния радиации: им удалось обнаружить постепенное возрастание из поколения в поколение радиорезистентности полевок. Следует отметить, что такие же выпадения фрагмента нёба были обнаружены в популяции красной полевки, обитающей в загрязненной радионуклидами зоне ВУРСа в Каменском районе Свердловской области, а единичные случаи и в Оренбургской области — в контрольной популяции рыжей полевки в окрестностях д. Нижнекристалка. Наконец, в контрольной популяции были найдены крупное расщепление лобной кости и срастание теменной и чешуйчатой костей, которые также редки в природе, как и другие подобные крупные аберрации черепа.

Наряду с крупными аберрациями, в изученных популяциях встречались и многочисленные регулярные нарушения в строении черепа, относящиеся к категории мелких аберраций, или фенов. Строгой границы между мелкими и крупными аберрациями провести нельзя, поэтому в качестве критерия выбора принималась во внимание регулярность встречаемости мелких аберраций

и проявление у билатеральных признаков свойств флуктуирующей асимметрии (ФА), т.е. случайного, независимого проявления на левой и правой сторонах тела особи, что указывает на их феногенетическую природу.

После предварительного анализа и выбраковки признаков, связанных с полом, возрастом, друг с другом и с размерами тела, из 53 исходно взятых вариаций (см. рис. 9.13) для дальнейшего фенетического исследования, основанного на мелких аберрациях — фенах, было использовано лишь 21. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа для сравниваемых популяций приведены в табл. 9.14.

Таблица 9.14. Сравнение встречаемости фенов в строении черепа рыжей полевки в контрольной и импактных популяциях (Оренбургская область),%.

№ признака	Популяции				Уровень значимости (G-критерий)
	Контрольная n = 160	Тоцкая (1994) n = 52	Кинзельская n = 103	Старобогдановская n = 18	
1	8,1	7,7	10,6	16,6	ns
3	15,6	15,4	12,9	27,7	ns
6	19,5	25,0	12,7	22,2	ns
11	1,9	1,9	0,0	5,6	ns
13	43,5	17,3	49,0	38,9	***
19	10,6	23,5	14,7	37,5	ns
20	35,0	17,3	18,6	50,0	*
22	73,0	71,2	68,9	88,9	**
23	58,8	55,8	50,5	50,0	ns
24	38,8	36,5	36,9	50,0	ns
25	76,3	71,1	74,8	72,2	ns
26	15,4	28,0	18,8	0,0	*
27	6,4	12,0	8,3	11,1	ns
29	40,0	51,1	45,3	71,4	ns
30	6,7	0,0	0,0	0,0	ns
32	14,7	28,8	17,6	23,5	ns
35	0,6	0,0	0,0	0,0	ns
36	0,0	5,8	2,9	0,0	*
37	18,2	5,8	8,8	5,6	*
38	67,9	51,9	24,5	83,3	***
39	21,4	13,5	2,9	33,3	***

*Примечание: Уровень значимости различий: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$; ns — различия недостоверны*

Множественное сравнение, проведенное на основе G-критерия, выявило статистически значимые различия между всеми четырьмя выборками по частотам встречаемости восьми фенов из 21, что указывает на значительное

фенетическое своеобразие этих популяций. Дальнейшее сравнение между популяциями, по рекомендации Андерсена и Виига (Andersen, Wiig, 1982), для контрастирования оценок *MMD* будем проводить лишь по признакам, различия по которым при множественном сравнении оказались статистически значимыми. Средние контрастированные фенетические дистанции по комплексу восьми фенов приведены в таблице 9.15. Хорошо видно, что фенетическая уникальность обеих импактных выборок более чем 1,5 раза выше, чем в контрольной. Можно полагать, что показатель фенетической уникальности, интегрально характеризующий выборки, убедительно доказывает резкое фенетическое уклонение обеих импактных популяций по комплексу статистически значимо различающихся частот фенов черепа.

Таблица 9.15. Фенетические дистанции между контрольной и импактными популяциями рыжей полевки (Оренбургская область, 1994 г.): верхняя треугольная матрица — значения фенетических дистанций (*MMD*), нижняя — стандартных отклонений (*MSD*)

Популяция	1	2	3	4	MU
1 – контрольная	-	1,208	1,711	0,926	3,845
2 – тоцкая (1994 г.)	0,152	-	1,053	2,195	4,456
3 – кинзельская	0,097	0,174	-	3,862	6,626
4 – старобогдановская	0,318	0,393	0,339	-	6,983

Результаты многомерного неметрического шкалирования выборок представлены на рис. 9.14. К сожалению, небольшой объем отловленных зверьков в старобогдановской популяции в силу общей депрессии численности в этом районе не позволил включить данную выборку в процесс ординации методом неметрического шкалирования. Хорошо видно, что выборки разных лет из тоцкой популяции наиболее близки. Величина внутрипопуляционных хронографических изменений за 12 лет оказалась относительно небольшой по сравнению с межпопуляционными и может в данном случае служить относительной мерой для оценки их масштаба и размаха. Максимальные различия наблюдаются между контрольной и кинзельской популяциями, тогда как тоцкая занимает промежуточное положение между ними. Так как в географическом отношении все три популяции удалены приблизительно на равное расстояние, то следует отметить, что уровень фенетических различий между кинзельской и контрольной популяциями непропорционально велик по сравнению с их географической удаленностью. Это прямо указывает на то, что кинзельская популяция проявляет большее фенетическое своеобразие, чем тоцкая, по отношению к контрольной.

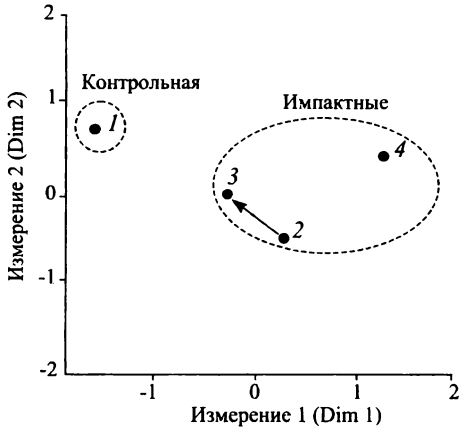


Рис. 9.14. Многомерная ординация межпопуляционных фенетических различий рыжей полевки в районе радиоактивного следа, образовавшегося при испытании ядерного оружия на Тоцком полигоне в Оренбургской области в 1954 г.
Популяция: 1 – контрольная; 2, 3 – тоцкая (1994 г. и 1982 г.); 4 – кинзельская (импактная)

Вполне вероятно, что воздействие радиоактивного загрязнения на геном зверьков в этой популяции в первые годы после взрыва привело к возникновению серьезного генетического уклонения в процессе индивидуального развития. Эти изменения и маркируют частоты аберрантных фенов. Интересно, что хронографическое смещение в тоцкой популяции от 1982 г. к 1994 г. направлено в сторону приближения к контрольной выборке, т.е., по-видимому, постепенно происходит восстановление исходных свойств популяции, и фенетические различия между популяциями, возникшие, вероятно, в первые годы после взрыва, постепенно нивелируются.

Таким образом, полученные данные доказывают наличие феногенетического сдвига в импактной популяции (окрестности с. Кинзелька) по сравнению с контрольной (окрестности д. Нижнекристалка). На этом основании можно сделать вывод о том, что последствия ядерного взрыва при отсутствии последующего сильного радиоактивного загрязнения местности в меньшей степени сказываются на процессах индивидуального развития последующих поколений млекопитающих, чем при хроническом воздействии облучения в малых дозах.

Проведенные нами исследования фенетического разнообразия модельных популяций мелких млекопитающих в зонах с повышенным радиоактивным загрязнением территории на Среднем и Южном Урале показали высокую чувствительность фенетических методов популяционного анализа при

проведении биомониторинга. Выявлены хорошие индикационные свойства встречаемости фенов неметрических пороговых признаков, позволяющие уловить в морфогенезе животных, по-видимому, даже отдаленные последствия хронического облучения в малых дозах. Фенетический и морфологический анализ выявил многочисленные крупные и мелкие эффекты нарушения нормального хода индивидуального развития в популяциях индикаторных видов в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) на Среднем Урале, а также вдоль радиоактивного следа, образовавшегося при испытании ядерного оружия на Тоцком полигоне в Оренбургской области.

Резкие эпигенетические сдвиги, сопряженные с длительным обитанием на загрязненной радионуклидами территории, у некоторых индикаторных видов, в частности землероек, сопровождаются существенным возрастанием флуктуирующей асимметрии дискретных вариаций признаков скелета. Это можно считать серьезным показателем пессимальности среды обитания в загрязненных радионуклидами районах, так как флуктуирующая асимметрия билатеральных структур интегрально характеризует уровень геномного и средового стресса индивидуального развития животных (Захаров, 1985, 1987; Parsons, 1990, 1992).

Таким образом, фенетический мониторинг популяций индикаторных видов-радиофоров оказывается весьма перспективным направлением среди уже апробированных методов биомониторинга, которые позволяют проводить биотестирование состояния популяций и экосистем в целом (Захаров, Кларк, 1993). Очень важно подчеркнуть, что фенетический метод допускает косвенную генетическую интерпретацию обнаруживаемых нарушений морфогенеза, что дает возможность получения экспресс-оценки эпигенетических и генетических нарушений в импактных популяциях по сравнению с контрольными.

9.5. Фенетический анализ рисунка переднеспинки клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus L.*) при разной степени урбанизации

В предыдущей главе мы уже рассматривали влияние интегрального фактора урбанизации среды на дифференциацию поселений полевой мыши в мегаполисах: Нижнем Новгороде и Варшаве. Другим примером может служить фенетический анализ клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.), проведенный И.В. Батлуцкой (1993, 2003) в популяциях, населяющих стации с разной степенью урбанизации среды. Она детально изучила дискретные вариации неметрических признаков рисунка переднеспинки и надкрылий в популяциях этого вида, обитающих в Белгородской, Липецкой и Саратовской областях. После фенетического скрининга все животные возвращались в природные стации (Батлуцкая, 1993). И.В. Батлуцкой было показано, что элементы мела-

низированного рисунка надкрылий и переднеспинки клопа-солдатика варьируют почти непрерывно, а их локализация на переднеспинке тесно связана с местами прикрепления мышечных пучков.

По материалам исследований И.В. Батлуцкой мы провели многомерную ординацию выборок, используя факторный анализ частот встречаемости фенов рисунка переднеспинки клопа-солдатика (Васильев, Батлуцкая, 1997). Цель исследования состояла в использовании факторного анализа встречаемости фенов рисунка переднеспинки и надкрылий клопа-солдатика в популяциях, обитающих в градиенте урбанизации, для поиска эффективного набора индикаторных фенов при биомониторинге.

Расчеты проводили по частотам встречаемости девяти доминирующих фенов неметрических признаков рисунка переднеспинки (из 10) по выборкам из 18 локальных популяций (5169 экз.), приведенных в работе И.В. Батлуцкой (1993). Использованные нами вариации меланизированного рисунка переднеспинки схематично показаны на рисунке (рис. 9.15).

Все выборки предварительно ранжировали по степени выраженности урбанизации среды, в которой они обитали, разбив на три условные качественные градации (группы): 1 — слабая, 2 — умеренная и 3 — сильная. К первой группе выборок отнесли животных, отловленных в лесных массивах далеко за пределами городской черты, включая территорию заповедников. Вторая группа объединяла локалитеты, расположенные в черте города и связанные со скверами, парками и другими зелеными ремизами. Третья группа выборок была представлена животными, отловленными в условиях сильного антропогенного влияния в черте города, включая, например, территорию цементного завода и обочины крупных автомагистралей. Выборочные частости фенов (в %) центрировали и нормировали.

Результаты факторного анализа приведены в табл. 9.16. В итоге расчетов выявлены четыре фактора с дисперсией больше единицы, объясняющих 83,7% общей изменчивости. Первый фактор, на долю которого приходится 44,1% дисперсии, может быть интерпретирован как различия, связанные с антропогенной нагрузкой, так как значимо коррелирует с переменной, характеризующей степень «урбанизации» ($r = 0,85$). Второй фактор объясняет 15,2% межгрупповой дисперсии частот встречаемости фенов и коррелирует с переменной «численность выборок» (можно полагать, что эта переменная в целом пропорциональна общей численности локальных группировок). Факторная нагрузка переменной «численность выборок» на второй фактор составила +0,67. Поэтому можно заключить, что межгрупповые различия по частотам встречаемости фенов вдоль первого фактора связаны с градиентом урбанизации, а вдоль второго — с относительной численностью локальных популяционных группировок клопа-солдатика (рис. 9.15).

Таблица 9.16. Факторный анализ изменчивости частот встречаемости фенов (П1–П9) меланизированного рисунка переднеспинки у клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.) в 18 популяциях, населяющих стации с разной степенью (классом) урбанизации среды (в расчет включены переменные, характеризующие класс «урбанизации» и «численность»)

Переменная	Фактор			
	I	II	III	IV
П1	0,839	0,202	0,112	-0,337
П2	0,221	-0,338	-0,689	0,454
П3	-0,193	0,832	-0,240	0,283
П4	-0,939	-0,175	0,141	-0,106
П5	0,882	-0,293	0,120	0,148
П6	0,330	0,001	0,669	0,566
П7	-0,848	0,060	0,091	-0,234
П8	0,499	-0,148	-0,330	-0,605
П9	-0,585	0,423	-0,351	0,128
"Численность"	0,501	0,671	0,254	-0,221
"Урбанизация"	-0,852	-0,229	0,320	-0,128
Собственные числа	4,848	1,671	1,435	1,256
Доля объясненной дисперсии, %	44,1	15,2	13,0	11,4

Хорошо известно, что косинус угла между векторами факторных нагрузок переменных соответствует величине коэффициента корреляция Пирсона между ними: острый угол между векторами переменных указывает на положительную корреляцию, а тупой — на отрицательную. Наконец, прямой угол между векторами факторных нагрузок сидетельствует об отсутствии корреляции между переменными. Поэтому, принимая во внимание величины углов между векторами факторных нагрузок на графике, можно заключить, что между переменной «урбанизация» и переменной, характеризующей частоту встречаемости фена П4 (см. рис. 9.15) наблюдается сильная положительная связь, а с феном П1 — сильная отрицательная. Это означает, что в наиболее урбанизированной среде значительно чаще встречаются фены П4, но очень редко или совсем не встречается фен П1. Видно также, что между векторами переменных «урбанизация» и «численность выборки» наблюдается отрицательная корреляция (они образуют тупой угол), поэтому имеются основания полагать, что в выборках, наиболее подверженных антропогенному воздействию урбанизации, численность в целом ниже, чем в заповедных. Можно также заключить, что с переменной «урбанизация» положительно коррелирует вектор переменной фена П7 и отрицательно связан вектор фена П5. Таким образом, выделились 4 фена-маркера рисунка переднеспинки, вносящих наибольший вклад в изменчивость, обусловленную первым фактором, т.е. связанных с градиентом урбанизации: П1, П4, П5 и П7.

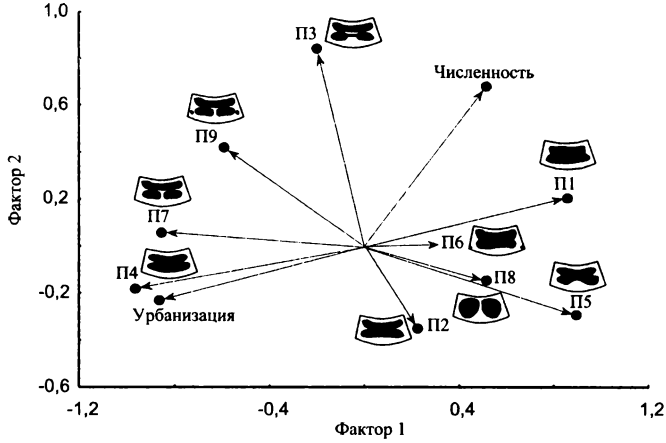


Рис. 9.15. Факторный анализ изменчивости частот встречаемости фенов меланизированного рисунка переднеспинки у клопа-солдатика (Pyrrhocoris apterus L.) в популяциях, населяющих стации с разной степенью урбанизации среды. Стрелками показаны векторы факторных нагрузок переменных, характеризующих изменчивость частот фенов (П1–П9), а также переменных «урбанизация» и «численность» выборок в пространстве первых двух факторов. Изображения соответствующих фенов (по Батлуцкая, 1993) размещены рядом со своими факторными нагрузками

Наиболее четкими маркерами степени урбанизированности среды и антропогенного воздействия являются фены П1 и П4. Отношение частоты встречаемости фена П4 к частоте встречаемости фена П1 может служить своеобразным индексом степени урбанизированности территории (U). Оказалось, что значение коэффициента корреляции Спирмена при оценке связи между индексом U и переменной, кодирующей ранг степени урбанизированности, достаточно высоко и составляет $r_s = 0{,}86$ ($p < 0{,}001$), а с первым фактором — $r_s = 0{,}89$ ($p < 0{,}001$). Корреляция между величиной индекса U и численностью выборки оказалась отрицательной и значимой ($r_s = -0{,}57$; $p = 0{,}014$). Таким образом, при высокой степени урбанизации снижается общая численность локальных популяций клопа-солдатика и возрастает индекс урбанизированности U.

Интересно, что все обитатели наиболее урбанизированных участков имеют наименьшие отрицательные значения первого фактора и расположены на графике слева (рис. 9.16), а выборки из наиболее удаленных от города участков и населяющие наименее загрязненные заповедные территории — справа. Мы провели усреднение значений фактора для каждого класса: 1) –1,39 ±

0,11; 2) –0,28 ± 0,25; 3) 0,88 ± 0,12. При множественном сравнении средние значения первого фактора между классами «урбанизации» достоверно различаются: (H = 13,44; p = 0,0012) и при этом соблюдается равенство внутригрупповых дисперсий (критерий Бокса M = 2,886; p = 0,274). Таким образом, действительно, многомерная ординация выборок по частотам девяти фенов переднеспинки приводит к тому, что выборки четко располагаются по отношению друг к другу в соответствии с градиентом урбанизации среды обитания. Ординация выборок позволила также обнаружить, что одна из них, которую отнесли ко второму классу (на рисунке она указана стрелкой) на самом деле, по-видимому, относится к третьему классу урбанизации (см. рис. 9.16).

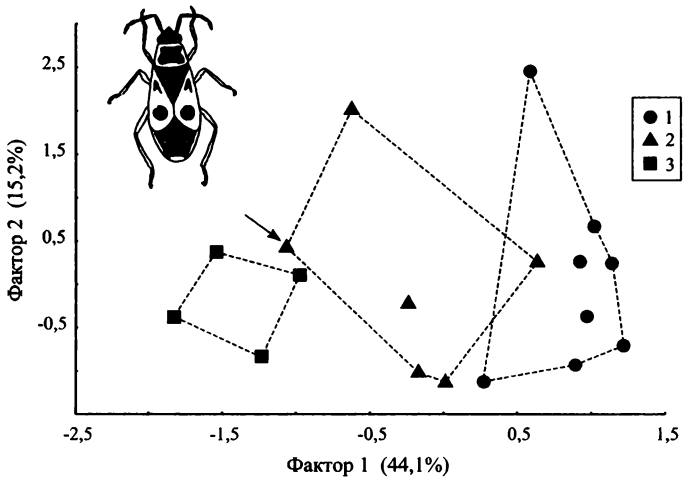


Рис. 9.16. Многомерная ординация выборочных центроидов, проведенная на основе факторного анализа встречаемости частот фенов рисунка переднеспинки и надкрылий клопа-солдатика в природных популяциях (Белгородская, Липецкая и Саратовская области).

Ранги по степени урбанизации среды: 1 – низкая, 2 – средняя, 3 – высокая (по Васильев, Батлуцкая, 1997; Батлуцкая, 2003). Стрелкой указана выборка второго класса, которая должна быть, вероятно, отнесена к третьему классу

В итоге мы видим, что факторный анализ позволил выявить особую констелляцию фенов-индикаторов клопа-солдатика, наилучшим образом маркирующих популяции по их положению в градиенте урбанизации среды, что может быть использовано на первых этапах экспресс-биомониторинга. Ис-

пользуя в выборках соотношение частот фенов П4 и П1 и вычисляя индекс U, можно достаточно быстро оценить класс урбанизации. При величинах индекса U больших, чем 60–70 условных единиц, можно полагать, что уровень интегрального антропогенного воздействия на данную локальную популяцию соответствует наибольшему классу урбанизации среды.

Установлено также, что фенетическое разнообразие, оцененное по формуле информационного разнообразия Шеннона, значимо возрастает в сравниваемых классах выборок при увеличении общей антропогенной нагрузки: 1) 1,624 ± 0,080; 2) 1,856 ± 0,083; 3) 1,919 ± 0, 066 (H = 6,20; p = 0,045). При этом наблюдается значимая положительная корреляция показателя разнообразия Шеннона и ранга урбанизации: r_s = 0,57 (p = 0,014).

Таким образом, анализ встречаемости фенов меланизированного рисунка надкрылий в популяциях клопа-солдатика в градиенте усиления степени урбанизации среды показал, что на фоне снижения численности изменяется соотношение фенов и возрастает их разнообразие. Это косвенно свидетельствует о том, что при ухудшении среды в градиенте урбанизации, вызывающей снижение численности выборок, происходит резкое направленное (возможно, селективное) изменение реализованного эпигенетического ландшафта у разных локальных группировок и возрастает доля аберрантных морфозов (фенов), по соотношению которых в выборке можно оценить степень антропогенного воздействия.

Рассмотренный в данной главе материал позволяет заключить, что по дискретным нарушениям морфогенеза и проявлениям эпигенетической и реализационной изменчивости фенов неметрических признаков фенетические методы позволяют достаточно эффективно оценивать состояние импактных популяций модельных видов, а по ключевым фоновым видам — и ценотическое состояние. Получение для решения задач биомониторинга групповых оценок флуктуирующей асимметрии крайне важно, однако исследование будет в целом менее информативным в отрыве от таких феногенетических показателей, как, например, частоты встречаемости фенов и их динамика в разные годы и в разных локалитетах, меры разнообразия фенов, расчет индекса средней аберрантности, оценка соотношения теоретических и эмпирических частот групповых внутрииндивидуальных композиций фенов, многомерная ординация индивидуальных фенетических композиций, а также индивидуальные оценки асимметричности (FAnm, TA, FA, DA). Анализ проявлений реализационной изменчивости (например, флуктуирующей асимметрии) — это лишь первый шаг в проведении биомониторинга, поскольку важно оценить еще и различные аспекты эпигенетической изменчивости: устойчивость эпигенетических порогов (частот встречаемости фенов) и эпигенетических ландшафтов (многомерная ординация индивидуальных фенетических композиций),

степень реализации теоретически возможных композиций фенов при разных условиях среды, сочетанность индивидуальной реализации фенов-антимеров на разных сторонах тела, а также групповые закономерности внутрииндивидуальной изменчивости и многие другие.

Изучение обеих взаимосвязанных форм феногенетической изменчивости: эпигенетической и реализационной — при биомониторинге морфогенеза у особей разных внутрипопуляционных группировок и популяций в «определенных» контрастно различающихся условиях среды позволяет оценить эволюционный потенциал их эпигенетических систем и выявить латентные (скрытые) пути развития. В качестве таких естественных хронографических «нагрузок» на морфогенез могут служить обитание и развитие в контрастных биотопах, локальная техногенная нагрузка в виде различного рода поллютантов, экспериментальное взаимное перенесение представителей одной популяции в другую (реципрокный пространственный перенос), параллельное выращивание представителей разных популяций в одних и тех же условиях (оценка взаимодействия — «эпигенетическая система» х «среда»).

Исследование морфогенетической реакции на разные условия развития, которые проявляются в размахе, структуре и направлениях феногенетической изменчивости при изучении фенов-антимеров и их односторонних и билатеральных композиций, позволяет выявить эпигенетическую дифференциацию и дивергенцию внутривидовых форм с разной степенью исторического обособления.

Таким образом, биомониторинг представляет собой один из достаточно эффективных инструментов экспериментального тестирования развитийных систем у сравниваемых форм. В то же время биомониторинг, основанный на оценке групповых проявлений феногенетической изменчивости, позволяет обнаруживать дестабилизацию развития, скрытый морфогенетический резерв в виде инадаптивных морфозов и выявлять границы адаптивной нормы развития (в понимании И.И. Шмальгаузена). Последнее обстоятельство весьма важно как при решении теоретических проблем эволюционной и популяционной биологии, так и при поиске естественных критериев экологического нормирования.

Глава 10

НА ПУТИ К ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ

10.1. История возникновения мерономии

Мерономия — научная дисциплина, основанная на гомологизации частей целого организма, центральным объектом которой является понятие «мерон» — класс частей организма и которая нацелена на сравнительное изучение многообразия строения организмов и их частей (Мейен, 1978, 1988; Раутиан, 1988; Чайковский, 1990; Любарский, 1996). Создателем мерономии считается Сергей Викторович Мейен. Идея выделения частей организма и изучения их разнообразия для целей таксономии была особенно близка и понятна ему как палеонтологу, повседневно имеющему дела с сохранившимися ископаемыми фрагментами и частями организмов. Безусловно, не только это обстоятельство стало для него побудительным мотивом для создания представлений о мероне и мерономии. На мировоззрение С.В. Мейена повлияли взгляды номогенетиков Л.С. Берга и А.А. Любищева и критика дарвинизма Н.Я. Данилевского, для которых роль закономерных преобразований в эволюции организмов была самоочевидной. Вероятно, особое видение и понимание необходимости создания мерономии пришло к С.В. Мейену после его знакомства с представлениями В.Н. Беклемишева, блестяще изложенными в его книге «Методология систематики» (1994). Эта книга была написана Беклемишевым еще в 1928 г., но издавать ее в свое время было сначала сложно, а потом, в 30-е годы XX в., и небезопасно. Эта книга была своеобразным словарем и ключом, необходимым для глубокого проникновения в смысловую подоплеку другой его книги — учебника «Сравни-

тельная анатомия беспозвоночных», впервые изданного в 1944 г. (Беклемишев, 1944, 1964 а, б). Рукопись долгое время хранилась в семье, а когда в 70-е годы появилась надежда ее издать, машинописная копия была передана сначала П.Г. Светлову, а затем С.В. Мейену, у которого она, по-видимому, осталась в архивах. Лишь в 1994 г. после длительной и кропотливой работы над сохранившейся машинописной копией книги при участии очень многих заинтересованных коллег (Любарский, 1994, предисловие, комментарий) этот выдающийся труд В.Н. Беклемишева наконец был издан.

Заряд методологической новизны и мощи интеллекта этого великого российского ученого, содержащийся в книге, с первых страниц буквально завораживает и потрясает читателя. В полемическом увлечении он писал: «Для тех, кто еще не понимает, что предмет систематики — только морфопроцесс, об этом нужно не говорить, а кричать. А главное, это необходимо проводить в каждом специальном исследовании, в каждой сводке и учебнике» (Беклемишев, 1994, с. 37). Согласно В.Н. Беклемишеву, все морфопроцессы как ручейки сливаются в единый морфопроцесс, характеризующий живую систему планеты — «Геомериду», представляющую собой единое и саморегулирующееся целое «существо». Сам В.Н. Беклемишев изначально это существо называл так же, как и его друг и коллега В.И. Вернадский, — «Биосфера». Термин «Геомерида» он почерпнул от А.А. Любищева, который в свою очередь услышал его от К.Д. Старынкевича в 1919 г. во время его доклада в бывшем Таврическом университете (Любарский, 1994; комментарий в книге В.Н. Беклемишева, 1994). Идея «Геи» Лавлока и Маргулиса (Lovelock, Margulis, 1973; Lovelock, 1979) о том, что глобальная экосистема нашей планеты функционирует как единая полностью гомеостатическая система, возникла на полвека позднее, но оказалась опубликованной на 20 лет раньше, чем книга Беклемишева.

Интересно было проследить, как возникла мысль о *морфопроцессе* у самого В.Н. Беклемишева. В многотомной «Общей естественной истории» («Histoire naturella gйnйrale des rignes organiques», 1854–1860) Этьен Жоффруа Сент-Илер сформулировал идею, отчасти предвосхитившую представления В.Н. Беклемишева о «морфопроцессе», следующим образом: «Если жить, ... значит одновременно изменяться и продолжать оставаться тем же» (Geoffroy St.-Hilaire, 1859; цит. по Канаев, 1966, с. 12). Однако, рассуждая о том, что «организм есть морфопроцесс», В.Н. Беклемишев опирался вовсе не на взгляды Жоффруа Сент-Илера, а на представления Ж. Кювье (Cuvier, 1817; цит. по Беклемишев, 1994). Он цитирует следующие слова Кювье: «Сущность жизни состоит в способности некоторых телесных систем существовать в течение времени в определенной форме, постоянно привлекая в свой состав вещества из окружающей среды и отдавая стихиям часть своего собственного вещества. Итак, жизнь есть вихрь, более или менее быстрый, более или менее сложный, направление которого

постоянно и который увлекает молекулы определенного сорта, но отдельные молекулы входят в него и выходят, так что форма живого тела более постоянна, чем его материал» (Там же, с. 35). Из этих цитат становится понятно, что Жоффруа Сент-Илер и Кювье имели сходные представления о живом. Возможно, мысль о живом существе как форме, длящейся в потоке обмена веществ, или морфопроцессе, как впоследствии определил это явление В.Н. Беклемишев (1994), могла возникнуть у этих великих предшественников одновременно.

В этой связи следует напомнить одно важное обстоятельство. В возрасте 21 года Жоффруа Сент-Илер становится заведующим кафедрой естественной истории позвоночных животных вновь созданного в Париже по постановлению революционного Конвента в 1793 г. Национального музея естественной истории. Последний имел несколько кафедр и был не только музеем и исследовательским учреждением, но и занимался научно-педагогической деятельностью (Амлинский, 1955). Увидев публикацию по организации моллюсков, написанную Ж. Кювье, который тогда работал в Нормандии домашним учителем у графа Гериси, Жоффруа Сент-Илер был ею восхищен и написал Кювье восторженное письмо с приглашением приехать: «Приезжайте поскорее в Париж, чтобы играть среди нас роль второго Линнея...»(Geoffroy, 1847; цит. по Амлинский, 1955, с. 58). С тех пор Жорж Кювье приступил к работе в Национальном музее естественной истории, а его учителем, коллегой, а иногда и соавтором фактически был Жоффруа Сент-Илер. Поэтому неудивительно, что и талантливый ученик Кювье, и молодой учитель Жоффруа Сент-Илер, которые много сотрудничали и общались друг с другом, высказывали иногда сходные мысли. Сегодня уже сложно понять, кто из них эти идеи предложил первым, хотя и сейчас они звучат вполне современно.

Следующий шаг в определении сущности живого был сделан нашим соотечественником Эрвином Бауэром (1935), который определил жизнь как устойчивое неравновесное состояние. Уточнение Кювье о жизни как вихре также обращает на себя внимание, так как отсюда уже недалеко до представлений неравновесной нелинейной термодинамики и взглядов Ильи Романовича Пригожина о диссипативных структурах (Николис, Пригожин, 1979; Пригожин, 1980, 1991). Необходимо отметить, что биологические существа — это активные системы, которые являются сложными многоуровневыми диссипативными структурами, возникающими и существующими в устойчивом неравновесном состоянии, активно самоорганизуясь и буквально «зависая» на потоке обмена веществ.

В 1830 г. состоялась, известная дискуссия между Жоффруа и Кювье, итогом которой, как казалось современникам, было формальное поражение Жоффруа. Гете, внимательно следивший за всеми перипетиями этой дискуссии, написал полемическую статью, в которой попытался показать, что спора на самом деле не было, так как оба его участника говорили о разных вещах и

на разных языках (Канаев, 1970, 2000). К сожалению, эту статью он сам уже не смог прочитать в опубликованном виде.

Если рассматривать этот спор с современных позиций, то можно заключить, что Жоффруа выступал как морфолог, говоривший о морфологическом методе на языке зарождающейся морфологии, причем основанной на принципах гомологии (это было созвучно представлениям Гете как морфолога), а Кювье выступал как сравнительный анатом, рассуждавший, однако, с экологических и биомеханических позиций. Каждый из этих величайших ученых принес большую пользу биологической науке, а их спор разбирают все новые и новые поколения биологов.

Жоффруа Сент-Илер был гораздо ближе к идеям трансформизма Гете, чем Кювье, поэтому есть некоторые основания именно ему, а не Кювье, отдать приоритет в создании истоков мировоззрения В.Н. Беклемишева о морфопроцессе. Таковы, по-видимому, исторические предпосылки возникновения мерономии С.В. Мейена, которые прослеживаются от создателя учения о гомологии — Жоффруа Сент-Илера и выдающегося сравнительного анатома Ж. Кювье, описавшего законы корреляции частей организма.

В.Н. Беклемишев (1994) в своей книге неоднократно подчеркивает сочетание целостности и подразделенности живых систем: «...большинство организмов построены так, что в целом организме мы можем выделить ряд частей, обладающих, в свою очередь, значительной степенью индивидуальности. Организм всегда в большей части своей построен из других, подчиненных организмов (всякое живое существо состоит из других живых существ, все живое — всегда коллективно)», и далее уточняет и акцентирует эту мысль: «Обычно мы имеем дело со сложным целым, каждая часть которого в свою очередь слагается из частей и т.д., и части, или конструктивные единицы каждого порядка, обладают известной долей индивидуальности» (с. 55). По его представлениям, со стороны целого на отдельные части оказывается регулятивное воздействие: «Целый организм влияет на части в том смысле, что форма и расположение каждой из них претерпевает регулятивные изменения, ведущие к сохранению специфической формы (т.е. типичных отношений) целого» (Там же, с. 55). Все это создавало хорошую основу для формирования в дальнейшем мерономических представлений, основную роль в которых играет тектология.

Тектология А.А. Богданова (Тахтаджян, 1972; Малиновский, 2000), задуманная как всеобщая организационная наука, была попыткой построения общей теории организации и структуры систем. Она основана на принципе «целое больше суммы своих частей» (Малиновский, 2000). Однако сам термин «тектология» (от греч. τέχτων — строитель, творец и λόγος — учение) исходно принадлежит Э. Геккелю, который под ним понимал науку, которая описывает принципы строения живых организмов (Канаев, 1966). Следует

заметить, что Геккелю принадлежат и термины «морфогения» — наука о становящейся форме организмов и составляющие ее «онтогения» и «филогения» (Канаев, 1966). Геккель полагал, что только «объяснение органических форм» дает основания считать морфологию самостоятельной наукой. В связи с обсуждаемой нами тектологией и мерономией Мейена примечательно следующее высказывание Геккеля: «Лишь когда знание форм поднимается до познания их, лишь когда рассмотрение форм (Gestalten) поднимается до объяснения их, лишь когда из пестрого хаоса форм выявятся законы их образования, лишь тогда низкое искусство морфографии сможет превратиться в возвышенную науку морфологию» (Haeckel, 1866, Bd I., S.3; цит. по Канаев, 1966, с. 71).

Значительно позднее В.Н. Беклемишев (1944) использует тектологию наряду с архитектоникой как основу морфологического исследования и строго их определяет: «Описание строения каждого животного слагается из установления образующих его частей, описания каждой из них в отдельности и описания их взаимной связи и расположения. Разделение целого на части и описание частей составляет предмет тектологии; синтез целого, обратное его построение из частей, составляет предмет архитектоники» (с. 13). Из этих определений видно, что и тектология Беклемишева, и тектология Богданова во многом являются основой мерономии Мейена, и, как мы уже отмечали ранее, тектология и архитектоника представляют собой две фазы фенетического исследования при описании изменчивости и биоразнообразия (см. раздел 3.9).

При создании мерономии на взгляды С.В. Мейена заметно повлияли и представления Ю.А. Урманцева (1972 а, б), развивавшего общую теорию систем, которая исходно сближается с идеями А.А. Малиновского (1968, 1970) в области построения теории систем. Напомним некоторые аспекты теории Урманцева.

Неоднократно С.В. Мейен обращался к тому, что согласно теории Ю.А. Урманцева (1974 а), *природа* может создавать свои объекты 7 способами. Преобразуются (изменяются): 1 — число первичных элементов, 2 — отношения между ними, 3 — число и отношения между первичными элементами, 4 — сами первичные элементы, 5 — число и первичные элементы, 6 — отношения и первичные элементы, 7 — число, отношения и первичные элементы. Все объекты, возникающие из ряда объектов благодаря отношениям единства, как считает Урманцев, — это композиции. Объекты, участвующие в образовании композиций, — первичные элементы. Для построения композиций необходимо множество первичных элементов, а законы их единения — это законы композиции. По Урманцеву (1972 а), «система S — это i-е множество композиций M_i, построенное по отношениям R_i, закону композиции Z_i из первичных элементов множества M_i^o, выделенных по основанию A_i^o из множества M^n» (с. 135). Согласно этому определению, для образования системы «необходимо: 1) отобрать некое основание A_i^o и по нему множество первичных элементов

M_i^o; 2) наложить на них отношения единства множества $\{R_i\}$; 3) подчинить эти отношения и связанные с ними операции законам композиции множества $\{Z_i\}$; 4) получить систему S_i» (Там же, с. 135). Живые объекты имеют системную природу, которая требует, чтобы в них реализовались основные законы системности, которые выявил Урманцев: «1) закон полисистемности (принадлежность каждого объекта к *n*-системам); 2) закон полиморфизации (принадлежность каждого объекта к *n*-множествам полиморфных модификаций; этот закон следует хотя бы из факта существования объектов, ибо *существование — уже изменчивость* (курсив мой. — А.В.); 3) закон соответствия или параллелизма (между любыми двумя произвольно взятыми системами *S*1 и *S*2 должна быть некоторая эквивалентность); 4) закон симметрии (между теми же любыми системами должна быть некоторая симметричность)» (Мейен, 1975, с. 75). Закон полиморфизации, позволяющий считать, что само существование объекта это уже его изменчивость, замечательно обосновывает системную природу «морфопроцессов» Беклемишева, а если вернуться к идее Жоффруа Сент-Илера о том, что «если жить, то одновременно изменяться и продолжать оставаться тем же», то этот же системный закон определяет, что полиморфизация — атрибут жизни.

Создавая мерономию, С.В. Мейен предполагал ее особую роль в таксономических построениях и поиске естественной системы таксонов (Любарский, 1996). В основе итеративного взаимодействия мерономии и таксономии на пути к построению естественной системы лежит принцип мероно-таксономического несоответствия, сформулированный Ю.А. Урманцевым (Мейен, 1984), согласно которому нельзя поставить во взаимно однозначное соответствие таксоны и мероны: у разных представителей одного таксона мерономический состав может быть неодинаковым, один и тот же мерон может быть не только у данного таксона, но и у других, поэтому границы взятых по отдельности таксонов и меронов, несовместимы. Стремление с помощью итеративного сравнения в той или иной степени преодолевать мероно-таксономическое несоответствие позволяет в итоге приблизиться к построению естественной таксономической системы.

Как палеонтолог, С.В. Мейен, оперирующий видами и надвидовыми таксонами, по-видимому, почти не рассматривал возможность внутривидового и популяционного анализа мерона. С появлением понятия «мерон» и осознанием возможностей мерономии как новой научной методологии возникает множество реальных путей их приложения к сравнению и классификации сообществ и пониманию модусов их преобразований (Любарский, 1996), а также к изучению внутривидовых форм и популяций как в отдельности, так и в их ценотическом межвидовом взаимодействии. Все эти возможности при изучении «морфопроцессов» в самом общем виде определил В.Н. Беклемишев

(1994). Далее я попытаюсь коротко изложить содержание важнейших понятий мерономии: архетипа и мерона и показать их популяционную и эпигенетическую природу. Поскольку до создания новой науки — популяционной мерономии еще далеко, так как для этого необходимо не только теоретическое исследование и некоторое количество собранных фактов, а и целенаправленное фундаментальное итеративное изучение мероно-таксономического несоответствия и гомологизация множества морфологических структур в масштабе, как минимум, нескольких подсемейств, то попытаемся пока лишь наметить общие пути к ее созданию.

10.2. Архетип и мерон

Понятие «архетип» исходно было предложено Филоном Александрийским, жившим на рубеже нашей эры. Он понимал и трактовал его как прообраз, или идею (Любарский, 1996 а). В биологию термин «архетип» был введен Ричардом Оуэном (R. Owen) в 1848 году для обозначения некоего общего (основного) плана строения организмов (прототипа), по которому построена естественная группа животных (Канаев, 1963; Бляхер, 1976; Беклемишев, 1994). Ричард Оуэн, будучи еще совсем молодым сотрудником музея Королевской коллегии хирургов в Лондоне, познакомился в 1831 г. с Ж. Кювье, который пригласил его на стажировку в Национальный музей естественной истории (Канаев, 1963). В Париже он слушал лекции Кювье и Жоффруа Сент-Илера, встречался со многими европейскими зоологами и палеонтологами и приобщился к новым представлениям в области сравнительной анатомии и морфологии. Вернувшись в Лондон, он сделал ряд крупных палеонтологических открытий. В своих исследованиях Оуэн постоянно стремился найти выход из противоречий, которые проявились во взглядах Жоффруа Сент-Илера и Кювье (которых он высоко ценил и уважал) в их знаменитом споре 1830 г., и пытался примирить их теоретические представления (Канаев, 1963).

Хорошо известно, что Р. Оуэн ввел в научный лексикон термин «гомология» в 1855 г., хотя под термином «аналогия» это понятие уже было предложено ранее Жоффруа Сент-Илером, и по праву именно он, а не Оуэн, считается основателем представлений о гомологии. Оуэн использовал этот термин из области геометрии. Он также предложил разделять понятия «аналогии» и «гомологии». Аналогичными признаками он считал, как известно, части или органы, которые у одного животного выполняют ту же функцию, что и другая часть или орган у другого отличающегося животного. Гомологичными, по его словам, считались те же самые органы у разных животных при различных вариациях их формы и функции. Он использовал и введенные еще Жоффруа Сент-Илером представления о «коннексиях» — связях и отношениях между частя-

ми и органами, характеризующих взаимное расположение гомологичных частей независимо от того, как они развиваются. В отличие от него Жоффруа считал, что гомологичные (он писал аналогичные) органы развиваются одинаково (Канаев, 1963).

Известно также, что Оуэн выделил три типа гомологий: специальная — гомология конкретных частей; общая — отнесение части к общему типу (рассмотрение в качестве элемента архетипа); сериальная — гомологическое сходство частей в пределах организма (Канаев, 1963). Фактически он впервые попытался объединить три отдельных критерия гомологии, сформулированных в работах трех выдающихся ученых XIX в. Вероятно, именно великий Гете впервые сформулировал критерий гомологизации, который позднее был назван критерием специального качества. Этот критерий позволяет при использовании всех собственных признаков и особенностей собственной структуры одних и тех же частей установить отношения сходства между объектами. Второй важнейший критерий — критерий положения — предложил Лоренц Окен, согласно которому части целого, занимающие одинаковое положение по отношению к другим частям, являются сходными (гомологичными), однако справедливо будет отметить, что идея «коннексий» — связей между разными частями организма, широко обсуждалась Жоффруа Сент-Илером и принадлежит ему. Третий критерий — критерий непрерывности ряда (серии непрерывных форм) — был предложен Этьеном Жоффруа Сент-Илером. В соответствии с этим критерием гомологичными можно считать объекты, между которыми можно построить непрерывный ряд переходных форм.

В середине XX в. Ремане (Remane, 1955) обобщил эти представления и добавил еще три вспомогательных критерия. Рассматривая эти критерии, Ю.В. Мамкаев (2001) формулирует их следующим образом. Первый из них — критерий сходства простых структур у близких видов: они гомологичны, если встречаются у большого числа близких видов. Второй критерий сводится к тому, что «вероятность гомологии простых структур возрастает при наличии также других сходств, имеющих то же самое расположение у близких видов» (Там же, с. 46). Третий вспомогательный критерий имеет в своей основе противоположное утверждение: «вероятность гомологии признаков уменьшается по мере того, как они все более обнаруживаются даже у неродственных видов» (Там же, с. 46). Таким образом, если первые три основных критерия Оуэна способствуют классическому стремлению по гомологии структур устанавливать родство организмов, то последние три, напротив, устанавливают гомологию на основании заведомого родства форм (Мамкаев, 2001). Роль исследования гомологии для таксономии и филогенетических построений была очевидна для Ремане, который считал, что «не филогения судит о гомологии, а гомология о филогении» (Remane, 1955, S. 171–172; цит по Канаев, 1966, с. 79).

Оуэн предложил использовать термин «гомологичный» по отношению к частям разных организмов, а «гомотипичный» — к частям одного организма. Он разработал схему общего типа скелета позвоночных животных, отличая его от других костных элементов, и назвал «архетипом», используя как первичную схему, отклонением от которой являются скелеты разных классов позвоночных животных. Он считал, что архетип представляет собой серию гомотипичных элементов или частей, которые вслед за Океном назвал «позвонками» (Канаев, 1963), и предложил позвоночную теорию черепа, сведя его к четырем позвонкам, но эта теория позднее была отвергнута. Как полагает И.И. Канаев (1963), Оуэн считал, что архетип представляет собой «идею» Платона, и рассматривал ее как силу, формирующую материю, которая может только поляризоваться и повторяться. Важно подчеркнуть, что архетип по Оуэну — это нечто реально существующее, а «идея» или «форма» представляет собой некую реальную «силу», которая признается вечной «формой». Последнее весьма примечательно, поскольку существование «общего плана строения» и его воспроизведение у самых разных форм неизбежно требуют объяснения.

По меткому выражению Л.В. Белоусова (Белоусов, 1993 а, с. 287): «Если бы в эволюции не было ... стойкой консервативной или, лучше сказать, инвариантной компоненты, т.е. тенденции к сохранению в пределах обширных систематических групп некоторого единого «плана строения» (при допущении множества индивидуальных вариантов в пределах этого плана), то многообразие форм организмов представляло бы собой сплошной хаос, и никакая систематика не была бы возможна». Природа такой консервативности и инвариантности «плана строения» до сих пор неясна и традиционными представлениями о связях «ген — признак» не объясняется.

В последние годы многие используют факты гомологии структуры и функции Hox-генов, вызывающих сходные процессы в морфогенезе для того, чтобы объяснить с детерминистских молекулярно-генетических позиций существование общего «плана строения». С точки зрения первооткрывателя гомеобокса В. Геринга (Gerhing, 1985) генетическая программа гомеобоксных генов контролирует и развитие, и эволюцию, а гомеобокс демонстрирует, как много программ развития записано в генах. Однако, как уже отмечалось выше, умеренная позиция в этом отношении, по мнению Роберта (Robert, 2001), принадлежит Гилберту, который считает, что ДНК предназначена для того, чтобы передаваться в поколениях, запускает процесс развития и регулирует генную и белковую активность в течение развития. Отсюда гомеобокс вовсе не «хозяин генов», как это часто пишут, а лишь переключатель или селектор и так же ответственен за «общий план строения», как и все другие гены и эпигенетические факторы.

Эрнст Геккель в соответствии со своими эволюционными взглядами и увлеченностью дарвинизмом смотрел на проблему гомологии и существова-

ние общего плана строения и оуэновского «архетипа» как на доказательство общего монофилетического происхождения организмов. Неудивительно, что как эволюционист он сразу же попытался увидеть в «архетипе» предковые черты строения. Он даже попытался построить буквальную упрощенную схему строения «гастрею» — прообраз древнего исходного многоклеточного организма, понимая его как исходный архетип.

Уточнение гомологии, как сходства, обусловленного общностью происхождения, широко внедрилось в биологию при становлении дарвинизма и, особенно, синтетической теории эволюции (Huxley, 1942; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1977). Известны разные степени выраженности гомологии, учитывающие историческое объяснение общности строения происхождением от общих предковых форм: от максимальной или полной гомологии, которую Рей Ланкестер в 1870 г. назвал «гомогения», до полной или чистой аналогии. Подробно этот ряд проанализировал Ю.В. Мамкаев (2001). По его мнению, вслед за гомогенией (полной гомологией) идет неполная гомология, рассмотренная Гегенбауром в 1899 г., которая подразделяется на аугментативную (при этом добавляются новые части) и дефективную (когда части утрачиваются). Далее особое место занимает «трансформированная» гомология, при которой одна из сравниваемых структур или обе преобразовались вследствие изменения механизма их функционирования. Следующей в ряду помещена «гомойология», предложенная Платэ в 1922 г., которая соответствует гомологической аналогии Майварта, сформулированной им в 1870 г., и представляет собой сходство (подобие) структур, возникших в гомологичных органах независимо. К таким структурам, например, относятся киль на грудной кости птиц и кротов или теменной гребень у гиены и гориллы. Затем следует «гомоплазия», предложенная Ланкестером в 1870 г., означающая подобие в строении, возникшее независимо и параллельно, но на общей морфологической основе, например жабры и трахеи, развившиеся независимо из эпидермиса. Явление гомоплазии означает в широком смысле параллелизм. Феномен гомоплазии обязательно учитывается и оценивается при проведении кладистических исследований. Замыкает этот ряд, как уже отмечалось, «чистая аналогия», т.е. подобие, при котором сходные морфологические структуры сформировались совершенно независимо, соответствуя друг другу лишь в самых общих чертах (Мамкаев, 2001).

Поскольку фены неметрических признаков часто представляют собой дискретные состояния билатеральных структур, они являются гомологичными антимерными структурами и должны быть отнесены к категориям общей гомологии Гегенбаура. Общая гомология по Гегенбауру существует, если отдельный орган рассматривается как представитель определенной категории органов (структур. — А.В.), т.е. всегда относится к тем же самым органам в

пределах того же самого организма, и может быть подразделена на три категории: *гомотипия*, или подобие (сходство) антимеров — тождественных билатеральных частей на левой и правой сторонах тела, *гомодинамия*, или подобие между органами, расположенными вдоль передне-задней оси тела, в частности, метамеров, и, наконец, *гомономия*, или подобие между органами, расположенными вдоль вторичной оси тела или занимающими только небольшую часть первичной оси тела, типа лучей плавников или пальцев.

Специальная гомология, т.е. гомология в узком смысле слова, рассматривает подобие между двумя органами общего происхождения, которые возникли из одного зачатка. Традиционно считается, что именно специальная гомология связывает филогению и онтогению, поскольку выводит на передний план онтогенетический критерий для выявления (распознавания) и одновременно объяснения сходства (Лаубихлер, Майеншайн, 2004). Однако в свете эпигенетических представлений о природе формирования гомологичных признаков и их фенов можно полагать, что все три категории общей гомологии: гомотипия, гомодинамия и гомономия — связывают филогению и онтогению на тех же основаниях, что и специальная гомология. Все они, особенно гомотипия и гомодинамия, отражают морфологическое тождество структур, проявление которых обусловлено и параметризуется единой эпигенетической системой (эпигенотипом) организма. Эти системные подобия реализуются как отражение свойств эпигенетически «запрограммированного» морфогенеза и в полной мере проявляются, например, в закономерностях феногенетической изменчивости гомологичных структур листьев растений (Кренке, 1933–1935).

Как мы уже неоднократно подчеркивали и демонстрировали на практике, именно на групповом (популяционном) уровне рассмотрения внутрииндивидуальной изменчивости, т.е. при сравнении закономерностей допустимой реализиции гомотипных, гомодинамных и гомономных структур, возникает возможность обнаружить морфогенетическую специфику сравниваемых объектов на разных уровнях биологической организации: от организмов (например, сравнение метамерной изменчивости у разных особей растений) до сравнения близких надвидовых таксонов (закономерности внутрииндивидуальной изменчивости антимеров). В таком понимании принципиальная разделительная грань между специальной и общей гомологией в специфике их использования при оценке родства организмов формально стирается, поскольку параллельные закономерные ряды феногенетической изменчивости, тестируемые на уровне группового (популяционного) сравнения, не менее, если не более строго позволяют оценивать инвариантное сходство развитийных систем у разных таксонов.

Оценка сходства организации и последовательности процессов морфогенеза по многим гомологичным структурам и их элементарным состояниям — фенам обеспечивает возможность сравнения гомологии морфогенетичес-

ких процессов у близких таксонов. Здесь не идет речь о тавтологии или порочном круге (*circulus vitiosus*), поскольку не исходное знание гомологии структур, устанавливаемое их общим происхождением, как это иногда бывает при использовании критериев специальной гомологии, указывает затем на общность происхождения сравниваемых групп организмов, а факт гомологии, например фенов-антимеров, выявляется естественной «работой» самой развитийной системы в виде допустимой феногенетической изменчивости в пределах особи. Определенные состояния антимерных структур — фены, реализуемые в развитии особи на разных ее сторонах, безусловно, являются гомологами, имеют общее происхождение, а их зеркальное подобие основано на генетическом родстве. Неодинаковые варианты строения, проявившиеся на разных сторонах, ценны тем, что указывают на непрерывность структурных трансформаций данного признака и связывают разные его устойчивые состояния — фены — в единый гомологический ряд.

Эпигенетической системой задается весь спектр допустимых структурных трансформаций в онтогенезе (внутрииндивидуальная феногенетическая изменчивость) данной группы организмов. Поэтому, изучив закономерности групповой внутрииндивидуальной изменчивости фенотипического проявления гомотипичных, гомодинамных и, возможно, гомономных структур, можно установить их собственную гомологию и степень родства сравниваемых с их помощью таксонов. Используя весь веер допустимых в развитии представителей данной группы особей (популяции, подвида, вида и т.д.) дискретных структурных трансформаций — фенов разных признаков, можно приблизиться к описанию ее «архетипа». Зная законы инвариантных трансформаций структур в морфогенезе данного таксона, мы получаем реальную возможность сопоставления архетипических свойств у разных таксонов.

В настоящее время существует много версий и аспектов толкования «архетипа». Оуэновская версия, рассматривающая его как основной, или исходный, план строения: то общее, что объединяет разные существующие группы живых организмов, сегодня уже не доминирует, но иногда вновь в сочетании с идеями Э. Геккеля и представлениями молекулярной биологии появляется в некоторых работах, связанных с Hox-генами (см. обзор Robert, 2001, а также Шаталкин, 2002).

Существенное изменение в представления об архетипе внесли исследования С.В. Мейена, создавшего мерономию. Рассматривая «мерон» единицей тектологии (см. Тахтаджян, 1972; Беклемишев, 1994; Малиновский, 2000) и считая, что он представляет собой отдельную гомологизированную часть целого организма, Мейен (1988) полагал, что «выделение меронов, т.е. гомологизированных частей, включает операцию гомологизации» (с. 93). К сожалению, С.В. Мейен не очень строго определил содержание «мерона», поэтому

сегодня существует множество его определений (см. Чайковский, 1990; Любарский, 1996). Например, что мерон — это «обобщенный класс однородных в каком-либо отношении признаков» (Чайковский, 1986, с. 51). По Г.Ю. Любарскому (1996, с. 57): «Естественно выделенный признак (часть, аспект) архетипа и называется мероном», и далее: «...Т.е. мероном мы называем совокупность свойств и/или структур, выделимую в архетипе при мысленном расчленении его на части в соответствии с собственным строением архетипа» (с. 57). Мероны являются архетипами для меронов более низкого уровня (Любарский, 1996). Согласно представлениям А.И. Шаталкина (2002), учитывающим существование онтогенетических модулей — автономно развивающихся блоков и частей организма (Raff, 1996, см. также Hall, 2003), мерон — это и есть такой естественный онтогенетический модуль.

Следует отметить, что Г.Ю. Любарский (1996) блестяще сформулировал философские истоки мерономии, обосновал представление о таксономическом и мерономическом универсуме, связав их с типологическим универсумом Фомы Аквинского, линнеевскими и гетевскими взглядами. Поэтому предлагаю коллегам, заинтересованным этой философской подоплекой связи типологии и мерономии, обратиться к указанной работе Г.Ю. Любарского.

По словам Мейена, объекты тектологических исследований — мероны — формируют целостный организм — архетип, а их коннексии и взаимодействия (корреляции) при этом должна изучать архитектоника: «Гомологизированные, т.е. расклассифицированные и ставшие меронами части организма данного таксона в сумме составляют архетип таксона» (Мейен, 1978). В свою очередь тектология и архитектоника (Беклемишев, 1994; Малиновский, 2000) должны рассматриваться «не как самостоятельные морфологические дисциплины, а, скорее, как аспекты единого морфологического — мерономического (Мейен, 1977, 1978) — исследования» (Мейен, 1988, с. 92).

Г.Ю. Любарский (1996) дает несколько определений архетипа, которые имеет смысл напомнить: 1) архетип — совокупность существенных признаков исходя из линнеевских представлений; 2) архетип является интенсионалом понятия о таксоне; 3) архетип, состоящий из меронов, является инвариантом таксона, или интенсионалом; 4) архетип является иерархической системой меронов; 5) архетип представляет собой мерономическую систему, «мерономический универсум», для описания которого основными понятиями служат «иерархия меронов», «мерон» и «стерезис» (стерезис — это по Чебанову (1984) «лишенность конкретной формы одной из архетипических частей»); 6) архетип есть целостная система меронов.

Важен также онтогенетический или временной аспект рассмотрения архетипа. В этой связи А.И. Шаталкин, исходя из представлений о существовании онтогенетических модулей — динамических частей, имеющих собствен-

ное развитие (Gilbert et al., 1996; Raff, 1996), дает другое определение: архетип — это «представление об организме, рассматриваемом с точки зрения составляющих его эволюционно автономных частей» (Шаталкин, 2002, с. 281). В другом уточненном виде с учетом модульности развития его определение мало изменилось: архетип — это «описание организма с точки зрения его онтогенетически автономных частей (модулей)» (Шаталкин, 2002, с. 283). Необходимо отметить, что несколько раньше модульная природа мерона была описана в работах В.В. Короны — одного из учеников и последователей С.В. Мейена (Корона, 1987; Корона, Васильев, 2000).

Учитывая сказанное выше, попытаемся теперь рассмотреть архетип и мерон с позиции эпигенетических представлений, т.е. опираясь на взгляды К.Х. Уоддингтона (1964, 1970), положения эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина и модель эпигенетического ландшафта популяции, формирующего и ограничивающего эпигенетическую изменчивость (Васильев, 1988, 1990, 1996), о которых нами говорилось ранее.

10.3. Эпигенетические основы мерономии

В первую очередь важно подчеркнуть, что именно эпигенетическая система задает все многообразие путей развития, или системы креодов и субкреодов, на основе которых возможна реализация множества состояний признаков (модальностей) и способов их преобразования (модусов). Эпигенотип каждой особи в популяции содержит потенциальную информацию о реализации практически всего допустимого спектра возможных основных путей развития, и эта информация передается из поколения в поколение. Однако реализоваться в фенотипе конкретной особи может не весь спектр, а только один или часть альтернативных путей развития, приводящих к определенным состояниям. Судить обо всех возможных путях развития можно только при изучении достаточно большой выборки особей из данной популяции, что позволяет обнаружить и крайне редкие морфозы — аберрантные пути развития и аномальные состояния отдельных признаков.

Попытаемся определить понятия архетип и мерон. В первую очередь мне представляется, что, с одной стороны, мерон характеризует возможности воплощения структурной части фенотипа (морфотипа) как некий закон трансформации данной структуры, а с другой — как реальное множество ее фенотипических проявлений во всем многообразии допустимых состояний и их внутрииндивидуальных композиций.

Мерон — признак (часть, фрагмент организма, структура), который в данном случае понимается как полиморфное множество своих возможных состояний. Напомним, что С.В. Мейен ввел в мерономию два важных поня-

тия: «сохранение состояния» и «процессуальное сохранение». Если наследование какого-либо свойства можно рассматривать как «сохранение состояния», то, согласно его представлениям, наследование всей «нормы реакции» соответствует «процессуальному сохранению». Если теперь вновь вернуться к эпигенетической трактовке этих мерономических понятий, то можно заключить, что инерционность эпигенетической системы и ее наследование в чреде поколений одновременно приводят не только к «сохранению состояния», но и к «процессуальному сохранению». Поэтому полиморфизм в конкретной популяции и у всего вида в целом сохраняется во времени и может рассматриваться как «транзитивный полиморфизм» (термин ввел С.В. Мейен). В основе явления транзитивного полиморфизма, т.е. длящегося из поколения в поколение воспроизведения многообразия состояний, лежит наследование эпигенетической системы популяции (вида) в чреде поколений.

Поэтому в каждом таксоне существуют некое множество «состояний признака», или модальностей мерона, и «процессуальное состояние», т.е. морфогенетический закон трансформации мерона, на который накладываются конструкционные ограничения (или «запреты» по Мейену). Эти ограничения могут быть обусловлены, также, и законами формирования живых диссипативных структур (Белоусов, 1987, 1990). Если сравнить разные таксоны, то их мерономическое разнообразие может быть почти тождественным по «пенетрантности» модальностей — разнообразию состояний признаков, но не тождественным по «экспрессивности» — частотной представленности модальностей. У каждого таксона имеется ядро — преобладающие по частоте варианты и периферия данного мерона — более редкие состояния (Чайковский, 1990; Корона, Васильев, 2000). У разных таксонов полиморфные множества состояний мерона (модальности) могут существенно трансгрессировать (накладываться, перекрываться) и сериально повторяться. Этот феномен был назван С.В. Мейеном *рефреном*. При этом каждый таксон будет иметь свое пространство (морфопространство) реализации, набор состояний (модальностей) и модусов (способов трансформации) данного признака, а также их частотную представленность (вероятность проявления). Если вспомнить все, что говорилось нами об эпигенетическом ландшафте популяции, то становится вполне очевидной связь этой модели с идеей мерона С.В. Мейена. Нельзя не согласиться с высказыванием его ученика — В.В. Короны — в том, что «... мейенская концепция мерона изоморфна концепции эпигенетического ландшафта Уоддингтона...» (Корона, Васильев, 2000, с. 43).

Таким образом, я полагаю, что мерон с феноменологической точки зрения представляет собой реализацию полиморфного множества вероятных дефинитивных состояний морфологических структур, т.е. является осуществленным множеством состояний признака (части) организма. Однако одновре-

менно мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество. Как уже отмечалось, С.В. Мейен (1975) подчеркивал необходимость различения двух феноменов: «сохранение состояния» — воспроизведение определенных конечных состояний, обусловленных эквифинальностью морфогенеза (морфогенетической программы. — А.В.), и «процессуальное сохранение», т.е. сохранение пути развития, или уоддингтоновского креода. Таким образом, одновременно вводя два дополняющих определения мерона (бинарное определение мерона), включающие как экстенсиональный, так и интенсиональный аспекты (Любарский, 1996), я подчеркиваю оба эти аспекта его рассмотрения: мерон как закон трансформации (процессуальное сохранение, или интенсионал) и его воплощение — реализацию в виде полиморфного множества (сохранение состояний, или экстенсионал). Эти определения полностью согласуются с системными законами, предложенными Ю.А. Урманцевым (1972 а, б, 1974), включая закон полиморфизации систем.

Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный (параметризуемый) ими эпигенетический ландшафт (основа воспроизведения архетипа как совокупности меронов) и является тем законом-клише, который задает все многообразие состояний признака и их частотное (вероятностное) проявление у таксона, популяции или особи (если рассматривается внутрииндивидуальная — феногенетическая — изменчивость), обеспечивая их наследование и повторение с заданной частотой в чреде дальнейших поколений. Пока неясно, чем обусловлены закономерности функционарования создающихся живых диссипативных структур — морфопроцессов (см. главу 4), но эти явления, связанные с порождением биологического порядка из хаоса (Пригожин, 1980, 1985), вероятно, чрезвычайно важны при осуществлении морфогенеза, являются его системной основой (Белоусов, 1990).

Хорошим примером реализации мерона может служить феногенетическая изменчивость структуры перемычек овального и круглого отверстий (см. рис. 5.2) в популяции прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin). Здесь отчетливо выделяется ядро мерона — наиболее частые композиции перемычек и столбиков алисфеноида (1+2+3 и 1+2+3+4) и связанные с ними внутрииндивидуальными отношениями композиции, относящиеся к периферии мерона, т.е. сочетания фенов, встречающиеся относительно редко. Как уже отмечалось в разделе 5.1, при описании внутрииндивидуальной изменчивости этих структур, существуют такие композиции фенов, которые являются крайне редкими или «запрещенными»: «2», «2+4», «4». В разных популяциях прометеевой полевки: на Крестовом перевале Большого Кавказского хребта и в районе Бахмаро на Малом Кавказе — частоты встречаемости

фенов и их композиций значительно различались (Большаков и др., 1987), а соответственно и «визуализированные» мероны строения овального и круглого отверстий у этих популяций отличались друг от друга.

Мерономические различия между резко дифференцированными внутривидовыми формами проявляются еще более отчетливо. Рассмотрим в этой связи частотное проявление гомологичных фенов строения подъязычного отверстия (*foramen hypoglossi*) в области выхода подъязычного нерва (*n. hypoglossus*) у разных, заведомо сильно дифференцированных подвидов большеухой полевки: забайкальского (*Alticola macrotis macrotis*) и алтайского (*A. m. vinogradovi*), которые некоторое время даже считались разными видами (Разоренова, 1933). Эти неопубликованные материалы были мне любезно предоставлены И.А. Васильевой. Подъязычный нерв выходит из черепа через вентральную часть затылочной кости *os occipitale*, формируя от одного до четырех отверстий (рис.10.1), т.е. разветвляясь либо до своего выхода из черепа, либо после него.

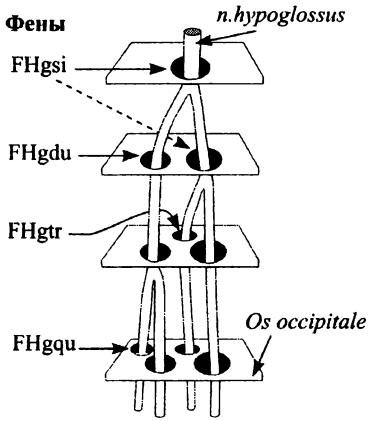


Рис. 10.1. Модель феногенетического ряда последовательного усложнения структуры ветвления подъязычного нерва (n. hypoglossus), отраженного в строении подъязычного отверстия (f. hypoglossi) на затылочной кости (os occipitale) большеухой полевки (Alticola macrotis).

Фены строения подъязычного отверстия: FHgsi – одиночное; FHgdu – удвоенное; FHgtr – утроенное; FHgqu – учетверенное (по И.А. Васильевой)

Таким образом, структуру нерва можно представить в виде некоего подобия вилки с иерархически ветвящимися зубцами. На рисунке приведена модель формирования фенов на разных этапах прохождения ветвящейся час-

ти нерва через слой затылочной кости. Фенами являются все новые отверстия, возникающие при прохождении ответвившихся частей нерва. Если нерв разветвляется ниже уровня кости, то формируется одно отверстие, соответствующее фену foramen hypoglossi simplex (FHgsi). В свою очередь удвоенное подъязычное отверстие соответствует фену FHgdu, утроенное — FHgtr, учетверенное — FHgqu. У разных подвидов большеухой полевки частота встречаемости фенов существенно различается. Если у номинативного забайкальского подвида большеухой полевки (*A.m. macrotis*) по частоте встречаемости доминирует фен FHgdu, составляя 78,4%, а FHgsi встречается редко — 3,7%, что указывает на более частое ветвление нерва до прохождения затылочной кости, то у алтайской формы фен FHgsi, напротив, встречается наиболее часто — 54,3%, а FHgdu несколько уступает ему — 42,5%, т.е. более чем в половине случаев подъязычный нерв ветвится только после выхода из черепа. Соответственно если у забайкальского подвида фен FHgtr встречается с частотой 13, 4%, а FHgqu не очень редок — 4,5%, то у алтайского подвида фен FHgtr едва достигает 2,8%, а FHgqu почти не встречается — 0,4%, что тоже хорошо согласуется с предыдущим выводом и приведенной моделью. Следовательно, мерономическая структура рассмотренных морфологических структур у сравниваемых подвидов, совпадая в качественном отношении (у них встречен один и тот же набор фенов подъязычного отверстия), резко различается по частотной представленности фенов, а следовательно, различия затрагивают и структуру их эпигенетических ландшафтов. Резкие различия в фенетической конфигурации меронов сравниваемых подвидов свидетельствуют также о проявлении у них морфогенетических различий и эпигенетической дивергенции внутривидовых форм.

Антимерные билатеральные композиции элементов, допустимые в ходе морфогенеза, позволяют построить естественную систему трансформаций структуры, т.е. визуализировать как мерономическое разнообразие, так и законы трансформации мерона при групповом (популяционном) анализе внутрииндивидуальной изменчивости. Полагаю, что эта сравнительно несложная методология позволит использовать мерон как эффективный инструмент для описания эпигенетического ландшафта популяции и выявления системы ее креодов и субкреодов, т.е. особенностей «сохранения состояний» и «процессуального сохранения» в данной популяции по сравнению с другой.

Анализ метамеров позволяет строить *индивидуальные мероны* для особей и проводить косвенное сравнение «эпигенетического ландшафта» у разных особей, используя ту же самую «популяционную» методологию. В свою очередь, сравнительный анализ индивидуальных меронов позволяет, осознанно и целенаправленно находить в популяции и различать друг от друга сходные в феногенетическом отношении типы особей — фенотипы — по особенностям

их «процессуального сохранения» или, что звучит привычнее, по «широте нормы реакции» (точнее, по «структуре нормы реакции»). Это означает, что мы можем сортировать фенотипы по особенностям работы их эпигенетических программ при создании определенных признаков, а также «нагружать» эти программы, применяя метод «провокационного фона» Н.В. Глотова (1983), т.е. изменять условия развития и экспериментально исследовать полноту проявления субкреодов, «расположенных» в периферической зоне мерона. Это позволит выявить структурогенетические, размерогенетические и формогенетические эффекты *наведенной* (определенной экзогенной) изменчивости. На контрольном «нормальном фоне» в этом случае можно будет проанализировать черты *собственной* (определенной эндогенной) изменчивости: то, как может реализовываться признак у данной особи вне стресса. Другими словами, можно будет приблизиться к тому, чтобы через программу развития косвенно «визуализировать» эпигенотип особи (эпигенетическую систему популяции) в множестве порожденных им модальностей мерона — частот встречаемости фенов.

О необходимости визуализации эпигенетического ландшафта недавно писал А.П. Расницын (2002). Реализованный выше способ «визуализации» эпигенетического ландшафта на основе фенетического анализа внутрииндивидуальной (феногенетической) изменчивости композиций фенов антимерных структур черепа прометеевой полевки и двух подвидов большеухой полевки представляется достаточно перспективным и практически осуществимым. Другой, более эффективный, способ косвенной «визуализации» эпигенетического ландшафта популяции на основе многомерной ординации индивидуальных фенетических композиций рассмотрим несколько позже. Фактически все эти подходы позволяют с помощью группового (популяционного) анализа внутрииндивидуальной изменчивости реально «визуализировать» популяционный архетип с учетом всех возможных трансформаций (модусов).

В этой связи уместно напомнить слова Жоффруа Сент-Илера о «типе», который он понимал приблизительно так же, как мы трактуем архетип: «...если организованное существо, хотя и целиком обновленное в своей субстанции и полностью трансформированное, все же остается тем же самым индивидуумом, то необходимо должно быть нечто, стоящее выше всех этих сочетаний, поочередно образующих его, выше всех тех обликов (apparences), под которыми он является нашим взорам. Действительно, все это внешние, мгновенные, акцидентальные проявления его индивидуальности, образы его проявления, не «тип» его»(Geoffroy St.-Hilaire, 1859, p.87–88; цит. по Канаев, 1966, с. 12). Далее он поясняет, что такое тип (архетип. — А.В.): «Этот тип есть *модель* (курсив мой. — А.В.), присущая всякому живому существу, согласно которой оно развертывается, по которой проявляется во время его существования активность, свойственная организованному существу. Тип этот оно стремится реализовать с

первого мгновения своего существования, оно осуществляет его, если ничто преждевременно не прервет или не заставит уклониться течение жизненных явлений» (Там же, р. 88; цит по Канаев, 1966, с. 12). Рассуждая о «типе» (архетипе. — А.В.) вида, он писал, что это «тот самый тип, по которому в свою очередь моделируется каждый индивид» (Там же, р. 91; цит по Канаев, 1966, с. 13). Таким образом, Жоффруа Сент-Илер существенно опередил свое время в морфологическом осознании архетипа и, вероятно, именно по этой причине не был понят современниками и даже своим ближайшим соратником Ж. Кювье. Если при этом у читателя возникнет опасение в том, что я отстаиваю так называемое «идеалистическое» понимание и его с негодованием нужно отвергнуть, то, пожалуйста, не спешите с выводами и дочитайте главу до конца. Дальше я вновь вернусь к обсуждению этого важного аспекта «типологического видения» типа как нормального атрибута морфологического исследования.

С.В. Мейен (1988) использовал в своих мерономических построениях представление о «креоде» К. Уоддингтона, рассматривая креод как проявление ограничений морфогенеза. Это, на наш взгляд, сближает мейеновскую мерономию и уоддингтоновскую эпигенетику. Поскольку Мейена интересовали в первую очередь мероны как множества состояний и архетип как инвариант для всех особей группы или таксона, то «креод» в его понимании неизбежно должен быть представлен как основной путь развития — главный креод и разветвляющиеся от него субкреоды, и только в этом случае могут появиться ядро и периферия мерона, а также частотная наполненность отдельных классов (состояний). Он ввел несколько дополнительных вариантов рассмотрения креода (Мейен, 1975). Все варианты ограничения разнообразия или пределов неодинаковой реализации сериальных гомодинамных и гомотипных структур, например метамеров и антимеров, он назвал «*интракреодом*». Я полагаю также, что сериальные гомономные структуры наряду с гомотипными и гомодинамными также могут характеризовать ограничения разнообразия, описывающие свойства интракреода.

В нашем случае «интракреод» можно оценить как допустимый размах проявления разных фенов одних и тех же неметрических признаков на разных сторонах тела (например, черепа позвоночного животного или листа растения) при флуктуирующей асимметрии. Очевидно, что у растений это могут быть допустимые пределы эндогенной метамерной и антимерной изменчивости (Кренке, 1933–1935; Мамаев, 1972; Корона, Васильев, 2000). В рассмотренном в разделе 5.2 примере эпигенетической изменчивости структуры рисунка надкрылий жука — усача изменчивого отчетливо проявляется давление интракреода, которое приводит к тому, что различия в структуре рисунка на левом и правом надкрыльях во всех композициях не превышают двух элементов. Образуется некоторый «коридор» значений по числу элементов на над-

крыльях разных сторон тела — от малого их числа до большого, причем ширина коридора соответствует не более чем двум элементам (см. рис. 5.10). Такое же явление мы увидели при изучении изменчивости числа шовных выростов предчелюстной кости в лобную у рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*C. rutilus*) лесных полевок, где разница в числе элементов, параллельно проявляющихся у конкретных особей слева и справа, также была ограничена 2–3 при общем размахе значений на каждой из сторон от 3 до 8. По нашему совету В.А. Костенко (1997) в своей диссертации провел такой же анализ данных по изменчивости морфотипов зубов у ряда видов грызунов (*Apodemus peninsulae*, *A. speciosus*; *Microtus sachalinensis*, *M. oeconomus*, *M. hyperboreus*, *M. fortis*, *M. maximowiczi*) и тоже получил нечто наподобие узкого «коридора» значений для антимерных морфотипов зубов M^3, а также M_1 по числу входящих и выступающих углов. Мы можем привести еще десятки примеров существования подобных корреляционных коридоров для позвоночных и беспозвоночных животных, а также листьев некоторых покрытосеменных растений. Все это указывает на то, что «интракреод» вполне операционален и может быть использован в фенетических и мерономических исследованиях.

Для характеристики ограниченности полиморфизма между гомологичными частями (меронами) разных особей Мейен ввел понятие «экстракреод». Очевидно, что одни и те же фены для одних и тех же неметрических признаков у представителей разных популяций внутри вида являются строго гомологичными. Экстракреод — очень важное понятие, так как в нашем случае оно характеризует проявления эпигенетической изменчивости в популяции (Васильев, 1988) и ее ограниченность, обусловленную эпигенетическими порогами. Фактически введенная нами модель эпигенетического ландшафта популяции соответствует представлению об экстракреоде, но последний термин значительно более глубок и абстрактен и может быть широко использован в межгрупповых сравнениях. В разных популяциях вида экстракреоды могут существенно различаться. Примечательно, что экстракреод не суммативен, т.е. не складывается как суммативное разнообразие из независимых проявлений разных фенов у разных особей, а инвариантен, т.е. характеризует общие для всех особей популяции, типичные эпигенетические ограничения их структурогенеза. Каждая особь в данной популяции способна реализовать практически почти весь спектр состояний признаков — фенов, но с определенными заданными для популяции вероятностями: некоторые фены имеют такую низкую вероятность, что их проявление в фенотипе может быть проблематичным (запрещенным). В дальнейшем мы вновь вернемся к обсуждению экстракреодов и их практическому обнаружению в популяции.

Необходимо обсудить еще одно важное обстоятельство. Поскольку большинство неметрических признаков билатеральны, то их фены, проявляющие-

ся на разных сторонах тела как антимерные, т.е. гомотипичные структуры, характеризуют элементы разнообразия индивидуальных «интракреодов». Поэтому «интракреод» любой особи характеризуется лишь двумя индивидуальными гомотипными антимерными (односторонними) композициями фенов или гомотипными антимерными вариантами строения в серии гомодинамных частей — метамеров. Однако, как уже говорилось, есть основания полагать, что и гомономные структуры также могут быть причислены к элементам упорядоченного морфогенетического разнообразия внутри особи — интракреода, но эти случаи пока не были нами изучены.

В качестве возможных объектов для исследований проявления интракреода одновременно в гомотипных, гомодинамных и гомономных структурах могут быть использованы представители иглокожих. Например, у таких иглокожих, как морские звезды, совмещаются свойства гомономных структур — передних и задних радиальных лучей (секторов с радиусами-амбулакрами), гомодинамных метамеров — пар амбулакральных ножек в параллельных радиусах луча (например, в руках морских звезд) и гомотипных структур — проявления амбулакральных ножек-антимеров или иных антимерных структур (например, рядов паксилл). Однако в этих случаях требуется заранее знать порядок превращения (метаморфоза или прямого развития) исходной билатерально-симметричной личиночной фазы — диплеуролы, бипиннарии и брахиолярии, в имагинальную фазу, имеющую радиальную симметрию, чтобы правильно оценить и соотнести гомономию и/или гомодинамию лучей. Аналогичным образом на примере перепончатокрылых, в частности некоторых видов ос, можно также выполнить подобное сравнение для элементов пигментного рисунка гомономных элементов: тергитов и стернитов на гомодинамных метамерах — сегментах брюшка с учетом гомотипичных антимерных проявлений изменчивости каждого тергита или стернита.

Как уже отмечалось, *интракреод* должен интерпретироваться в основном как проявление эпигенетических ограничений, так как генотип особи и условия ее развития для обеих сторон практически совпадают. Когда мы вслед за Б.Л. Астауровым (1974) в качестве единичного объекта наблюдения в случае билатеральных признаков выбираем не особь, а сторону особи, то рассматриваем две относительно независимые реализации эпигенетической программы на разных сторонах тела. Внутрииндивидуальная изменчивость на уровне популяции (группы) обобщается как экстракреод, сформированный на основе интракреодов особей. Поэтому групповая (популяционная) внутрииндивидуальная изменчивость позволяет выявить инвариантные для всех особей популяции альтернативные пути развития и наполнить их частотными характеристиками. Подсчитывая частоты фенов и/или ординируя и классифицируя их индивидуальные композиции многомерными методами статистики в конкретной выборке из дан-

ной популяции, мы тем самым косвенно характеризуем особенности ее эпигенетического ландшафта, т.е. частоты характеризуют специфику расположения эпигенетических порогов при развитии пороговых неметрических признаков и их дискретных устойчивых состояний — фенов в данной популяции. Разнообразие разброса ординат при многомерном анализе индивидуальных фенетических композиций характеризует пространство возможных (допустимых и реализующихся в данной популяции) альтернативных путей или траекторий развития (субкреодов), или эпигенетический ландшафт.

В качестве примера расхождения эпигенетических ландшафтов при такой многомерной ординации рассмотрим результаты дискриминантного анализа главных компонент индивидуальных фенетических композиций трех разных линий мышей (C57BL/6J, CBA/Lac и PT) при сравнении выборок трехмесячных (взрослых) самцов (рис. 10.2), полученные нами совместно с И.А. Васильевой (Васильев, Васильева, 2005).

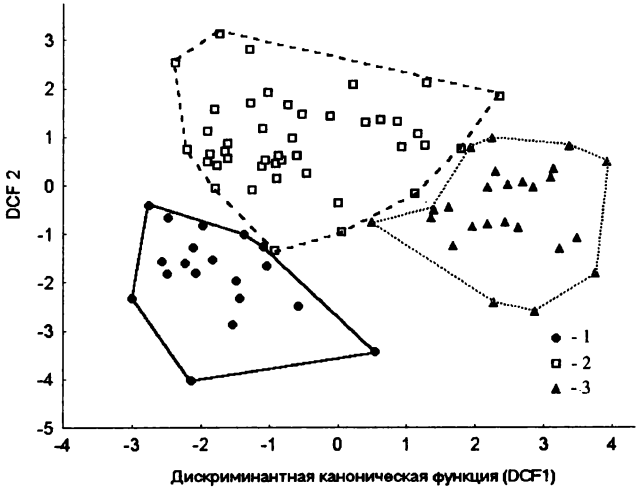


Рис. 10.2. Дискриминантный анализ главных компонент индивидуальных композиций 15 фенов неметрических признаков черепа и нижней челюсти трех линий мышей (C57BL/6J, CBA/Lac и PT) из вивария ИЦиГ СО РАН (материал для исследований любезно предоставил д.б.н. А.В. Осадчук)

Видно, что полигоны изменчивости ординат антимерных, т.е. односторонних, индивидуальных композиций 15 гомологичных фенов неметрических признаков черепа и нижней челюсти у разных линий мышей в плоскости дис-

криминантных канонических функций практически не перекрываются. Другими словами, эпигечетическая изменчивость каждой линии ограничена своим мерономическим пространством. Это позволяет осуществить многомерную «визуализацию» эпигенетических ландшафтов сравниваемых групп даже по 15 фенам неметрических признаков. Устновлено, что уровень расхождения эпигенетических ландшафтов сравниваемых линий мышей весьма высок. Зная, что алгоритм дискриминантного анализа нацелен на поиск сочетаний признаков, которые мало варьируют внутри группы, но сильно различают разные группы, можно заключить, что наиболее устойчивые черты — инвариантные для каждой линии закономерности проявления архетипа — оказываются нетождественными у разных линий. Отсюда также следует, что за 10 лет изолированного разведения и содержания линий в неволе произошла существенная перестройка их эпигенетических систем, которая привела к феногенетической дивергенции сравниваемых линий. Причем хорошо известны существенные генетические различия, проявляющиеся между заведомо разными линиями мышей, и многократно подтверждены в иммунных тестах по приживлению трансплантатов кожи и иными методами и не требуют специальных доказательств.

Сравнение разных популяций по частотам встречаемости фенов и разнообразию индивидуальных фенетических композиций позволяет оценить степень различий их эпигенетических ландшафтов по проявлениям эпигенетической изменчивости. Мера различий характеризует степень эпигенетической дифференциации популяций и дивергенции таксонов разного ранга. При сравнении частот встречаемости в качестве меры различий мы используем оценку фенетических *MMD*-дистанций, а при многомерной дискриминации — обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2). Поскольку единицами наблюдения являются сторона особи и антимерная индивидуальная фенетическая композиция, то разрешающая способность таких сравнений возрастает по сравнению с использованием «целых особей», причем они уже характеризуют не индивидуальную изменчивость, а генерализованные для популяции (или таксона) эпигенетические различия интракреода, который при этом становится фактически экстракреодом. Этого нельзя достичь при проведении сравнений на «уровне особей».

Мейен предложил ввести также понятия «онтокреод» и «филокреод», чтобы подчеркнуть ограниченность формообразования в индивидуальном и историческом процессах развития. При этом уоддингтоновский термин «креод» содержательно полностью совпадает с мейеновским термином «онтокреод». Мейен разъяснил, что различия между «онто-» и «филокреодом» заключаются не в том, что «онтокреод» идет по реальному креоду, а «филокреод» не идет, а в том, что онтокреоды более тесно связаны с явлением «эквифинальности» развития (термин Г. Дриша). Напомню, что эквифинальность по

Дришу (1915) — это регулирование процесса развития, приводящее формообразование к одному и тому же финалу — конечному состоянию. Собственно, сам термин креод был введен Уоддингтоном для того, чтобы конкретизировать явление эквифинальности (Мейен, 1975), подчеркнуть направленность и зарегулированность онтогенеза. Поэтому рассмотрение креода как наличия ветвящихся главного и второстепенных субкреодов не противоречит представлениям о зарегулированности развития и формообразования и явлению эквивинальности. Однако проблема эквифинальности до сих пор не решена, крайне актуальна и важна для понимания морфогенетического процесса.

Филокреод, как мне представляется, отражает преемственность в чреде поколений исторически возникших ограничений развития, обусловленных эпигенетической системой. Эрнст Майр еще в середине 60-х годов XX в., т.е. задолго до появления термина «филокреод», высказал во многом сходную мысль: «Так называемая ортогенетическая направленность обусловлена тем, что эволюционные изменения фенотипа, возникающие под действием естественного отбора, ограничены возможной полнотой ответа эпигенотипа » (Майр, 1968, с. 486). Необходимо подчеркнуть, что филокреод обладает свойствами экстракреода: представлен длящимся во времени, т.е. передающимся из поколения в поколение эпигенетическим ландшафтом, на основе которого каждая особь в пределах данного таксона потенциально может реализовать определенный спектр альтернативных путей развития: креодов и субкреодов. Фактически *филокреод* и *есть экстракреод, длящийся во времени и обеспечивающий проявление транзитивного полиморфизма*. Доказательством существования филокреода являются феноменология и широкая распространенность параллельных рядов гомологических структур у близких таксонов в соответствии с законом Н.И. Вавилова, а также проявление правила Н.П. Кренке, известного как закон родственных отклонений, когда редкие и/или считающиеся тератами варианты строения у одного таксона могут быть нормой у другого родственного или даже удаленного таксона.

Так, например, у желтого суслика *Spermophylus fulvus* фен «замкнутая вырезка надглазничного отростка» имеет среднюю частоту встречаемости (30–50%) и подвержен флуктуирующей асимметрии (Большаков и др., 1985), но у горного суслика (*S. musicus*) — это видовой признак и всегда проявляется симметрично на обеих сторонах черепа. Данный пример иллюстрирует отчетливое проявление правила Кренке в строении надглазничного отростка сусликов и таких примеров, иллюстрирующих правило «родственных отклонений» Н.П. Кренке (1933–1935), для фенов неметрических признаков скелета млекопитающих можно привести достаточно много.

Поскольку каждая особь содержит общую, инвариантную для популяции эпигенетическую информационную систему, то в таком смысле принци-

пиальных различий между интракреодом и экстракреодом не существует. Если бы одна и та же особь могла прожить множество жизней в разных условиях, то она реализовала бы значительный спектр изменчивости (субкреодов), характерный для всей популяции, от которой она берет свое начало. Ее интракреод при максимальном проявлении всех потенциальных возможностей развития приблизился бы к экстракреоду — реализации фиксированного разнообразия общих для всех особей популяции субкреодов. Другими словами, экстракреод выражается в генерализации разнообразия интракреодов, представляя их инвариантные черты.

Приведем один из известных примеров сближения интра- и экстракреодов, указывающий на высокую индивидуальную информационную «емкость» эпигенотипа. Эксперименты, проведенные в виварии ИЭРиЖ УФАН СССР (ныне УрО РАН), по разведению в лабораторных условиях полевок-экономок, привезенных с юга и севера Урала, показали, что в колониях, полученных от малого числа пар, вопреки «принципу основателя» Э. Майра (1968), многие признаки (в частности, окраска шкурок, оцененная методом колориметрирования) полностью воспроизвели весь диапазон изменчивости, характерный для исходных аборигенных популяций (Шварц и др., 1966). В других вариантах сравнения размаха изменчивости разных признаков особей аборигенных природных популяций и полученных от них либораторных колоний в большинстве случаев сохраняются отчетливые черты исходных природных форм (Покровский, Большаков, 1979; Васильев и др., 2000).

Поэтому можно предположить, что и филокреод таксона, обладая свойствами экстракреода, будет сохранять характерные черты эпигенетического ландшафта интракреода особи. Соответственно *интракреод, или внутрииндивидуальная изменчивость, оцененная на популяционном (групповом уровне), всегда будет характеризовать основной (инвариантный) спектр всех характерных потенциальных траекторий развития (эпигенетический ландшафт) таксона, или его архетип.*

Итак, с одной стороны, мерон — это закон (интенсионал), порождающий все многообразие (множество) его индивидуальных реализаций, а с другой, мерон, собственно, и есть данное реализованное множество (экстенсионал). В основе существования мерона и как закона развития, и как потенциально реализованного на его основе множества индивидуальных вариантов структуры, формы и размеров лежит эпигенетическая система (эпигенотип), которая исторически сбалансирована таким образом, что параметризует (Белоусов, 1987, 1990) все возможные витальные и субвитальные морфогенетические траектории (Уоддингтон, 1964, 1970). Исторически у каждого таксона вырабатывается спектр таких траекторий развития, осуществление которых в морфогенезе принципиально возможно (допустимо). Другими словами, мо-

жет быть практически реализовано в виде той или иной «диссипативной структуры», которую принято называть «фенотипом». Все, что может быть осуществлено в процессе морфогенеза особей данной популяции, потенциально содержится в возможностях ее эпигенетической системы — популяционного эпигенотипа. Однако это рекурсивные программы, т.е. фактически ситуативные. Если возникнет данная констелляция условий, то сработает определенный порог развития, и оно пойдет по определенной траектории, а если нет, то сработает другая подпрограмма, которая в свою очередь при некоторых случайно возникших обстоятельствах во внутренней или внешней совокупности условий развития может и не осуществиться. Это не строго линейная и последовательная программа-таймер, а саморегулирующяся программа с широким «люфтом» выбора продолжения, причем способная к адаптивному эпигенетическому «самоперепрограммированию», хотя и в узких пределах.

Различные морфогенетические траектории могут осуществляться либо в нормальных, либо только в экстремальных условиях развития. Эти траектории часто дискретны и приводят к дискретным морфогенетическим структурным реализациям, т.е. неким морфогенетическим единицам (Hall, 2003) — модулям, морфам, фенам. Явления модульности, а также дискретности морфогенетических траекторий указывают на то, что далеко не все пути (траектории) развития могут осуществиться, поскольку иначе был бы непрерывный ряд реализаций. Множество теоретически и комбинативно возможных состояний на практике не могут осуществиться, образуя разрывы (дискретности) в потенциальном морфогенетическом пространстве. Дискретности, являясь устойчивыми состояниями живых диссипативных систем, обусловлены соответствующими бифуркациями (Белоусов, 1990, 1993 б). Множество таких дискретных устойчивых состояний фенов и есть отражение имманентных свойств нелинейных самоорганизующихся живых систем в виде соответствующих каскадов потенциальных бифуркаций. Те из них, которые допустимы (потенциально реализуемы, т.е. устойчиво параметризуемые эпигенетической системой), защищены эпигенетическими пороговыми ограничениями, прошли многократную историческую апробацию, формируются как норма или проявляются как частые «аберрации». Другие, иногда это субвитальные пути развития, приводят к резко уклонившимся от нормы, но еще способным реализоваться композициям фенотипа, которые обычно называют уродствами (тератами). Последние редки и проявляются чаще только в экстремальных условиях, которые делают более частой возможность преодоления регуляторных пороговых эпигенетических ограничений при усилении уровня хаотических флуктуаций. Поэтому те пути развития, которые исторически сохранены и приводят к определенным органам и специфическим структурам (модулям, фенам), формируют далеко не случайное «прокрустово ложе» морфогенеза, т.е. осуществляются регулярно.

Регулярность можно рассматривать как закономерность (аспект номотетики), в связи с чем регулярное проявление даже редких, но определенных субвитальных уродств с устойчивой, но крайне низкой частотой встречаемости можно назвать закономерным. Многолетний опыт изучения таких дискретных структурных вариаций — фенов — позволяет утверждать, что в выборках из естественных природных популяций, когда тотальный сбор материала ограничен во времени, приурочен к одному сезону, проводится локально и ежегодно, частоты встречаемости фенов разных неметрических признаков оказываются в высшей степени устойчивыми (Васильев и др., 2000). С одной стороны, потенциальные пути развития реализуются с заданной для конкретной однородной совокупности особей частотой, но с разной для различных признаков. С другой стороны, очевидно, что с «заданной» вероятностью реализуется тот или иной фен, поэтому «законом» служат именно эпигенетические пороговые ограничения морфогенеза, а стохастика развития (реализационная изменчивость — флуктуирующая асимметрия) приводит к их случайным преодолениям.

Поэтому, опираясь на закономерности групповой внутрииндивидуальной изменчивости, можно прогнозировать не только спектр эпигенетической изменчивости данной популяции, что уже было нами показано выше, но и давать прогноз потенциальных путей дальнейшей эволюционной перестройки эпигенетической системы таксонов видового и надвидового ранга. Другими словами, по имеющимся ограничениям групповой внутрииндивидуальной изменчивости (интракреоду) можно оценить разнообразие и специфические черты эпигенетической изменчивости популяции (экстракреода), а также ретроспективно выявить родственные отношения между близкими таксонами по спектру и частотной представленности гомологичных структурных элементов — фенов (филокреоду). Безусловно, это сложная задача, но вполне осуществимая на практике, поскольку потребует от исследователя проведения параллельного фенетического анализа большого числа таксонов путем повторных итеративных классификаций выборок до момента обнаружения максимально большого числа гомологичных фенов. Трудность при этом составляет то, что при добавлении нового таксона потребуется каждый раз вновь проводить для него процедуру поиска всех уже ранее известных и новых специфичных фенов, а затем осуществлять процедуру их гомологизации.

Успешную попытку такого анализа недавно предприняла И.А. Васильева с соавторами (Васильева и др., 2005), которая по 53 фенам неметрических признаков черепа провела многомерное сравнение видов-двойников обыкновенной полевки *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*, а также близкого к ним вида *M. ilaeus*, в результате которого удалось с высокой степенью надежности (96,7–100%) дискриминировать особей всех трех видов по индивидуальным фенети-

ческим композициям и оценить уровень их взаимной эпигенетической дивергенции. Поэтому можно получить общую естественную картину эпигенетической дивергенции родственных таксонов и выявить их филокреоды, опираясь на многомерный анализ гомологичных фенов неметрических признаков. Следующий шаг — построение естественной филогении, основанной на степени и направлении эпигенетической дивергенции таксонов.

Поскольку имеются достаточные основания полагать, что в онтогенезе организма действительно формируются естественные и в значительной степени автономные морфогенетические модули (Raff, 1996; Гилберт и др., 1997; Hall. 2003), а, в соответствии с представлениями В.Н. Беклемишева, части организма обладают высокой долей индивидуальности, то мерон может быть приравнен к такому модулю (Шаталкин, 2002) и не будет рассматриваться как совершенно произвольно выбранная часть организма. При этом, однако, теряется известная абстрактность мерона и происходит его превращение в автономную операциональную структуру, которая является уже частью в строгом смысле слова. Так как мерон совмещается со структурой и становится неким целым, то формально к нему самому уже может быть отнесено понятие архетип. По Г.Ю. Любарскому (1996), существует иерархия меронов, при которой мерон, стоящий на более высокой ступени, может выполнять роль архетипа по отношению к меронам, стоящим на более низкой ступени. Поэтому закономерную компоненту формирования мерона я предлагаю рассматривать как архетипическую компоненту, или «архетип» мерона (*операциональный архетип*). В то же время можно говорить и об общем, или *генеральном,* архетипе, который характеризует весь фенотип и складывается из архетипических компонент меронов-модулей.

С моей точки зрения имеет смысл разделить архетипы популяции, вида и надвидового таксона. *Архетип популяции — это все потенциальное многообразие реализаций всех структур фенотипа, способных проявиться в данной единой по происхождению группе особей на основе общего эпигенетического ландшафта популяции.* Полную информацию об архетипе содержит эпигенетическая система популяции (экстракреод), которая с той или иной степенью полноты представлена в эпигенотипах, образующих ее особей. Однако информационное тождество эпигенетической системы популяции ее архетипу — потенциальному разнообразию фенотипов, не является абсолютным. Благодаря комбинативной изменчивости при скрещиваниях происходит новое интегрирование эпигенотипа, порождающее его молекулярно-генетическую уникальность. Иногда спонтанные процессы функционирующего эпигенотипа могут приводить при одном и том же исходном генотипе к перестройке эпигенетической системы и эпигенетическому наследованию иного фенотипа, который в норме соответствует другому генотипу. Например, при

экстремальном воздействии тяжелого теплового шока на ранних и поздних стадиях развития дрозофил проявляется «мутация» radius incompletus (Васильева и др., 1987 а, б, 1995 а, б). В таких случаях, как уже отмечалось, происходит перестройка генома за счет эпигенетических процессов, приводящих к перемещению мобильно диспергированных элементов генома (транспозонов, ретропозонов и других МДГЭ), сопровождающаяся направленным изменением фенотипа. Л.А. Васильевой с соавторами было установлено, что эти «благоприобретенные» фенотипические черты жилкования крыла дрозофил могут наследоваться до тех пор, пока при повторном воздействии в иной чувствительный момент не произойдет обратный процесс, в результате которого у части особей появятся прежние черты фенотипа и расстановка мобильных элементов генома изменится на исходную. Тем не менее, поскольку эпигенетическая система в значительной степени устойчива к изменениям внешней и внутренней среды, эти мелкие индивидуальные особенности обычно будут регулироваться и не проявляться в фенотипе. Однако при резком изменении условий внешней и/или внутренней среды возможна ситуация, при которой эпигенетическая регуляция окажется ослабленной, и те или иные аберрантные траектории развития (субкреоды) проявятся в фенотипах.

Фенотип каждой отдельной особи представляет собой своеобразное «окно», в котором проявляется та или иная часть *популяционного архетипа* (экстракреода). В связи с тем, что каждая особь в популяции обладает единым эпигенетическим ландшафтом, т.е. способна реализовать любой из характерных для популяции путей развития, экстракреод, или эпигенетический ландшафт популяции, информационно почти изоморфен популяционному архетипу, а сам популяционный архетип инвариантен по отношению ко всем особям данной популяции. *Видовой архетип* — это тот инвариантный спектр траекторий развития, который содержит эпигенетический ландшафт вида. У каждой особи вида есть общие, инвариантные для всех представителей этого таксона свойства и черты строения фенотипа на всех этапах ее морфогенеза и в любых трансформациях, по которым почти всегда можно провести их безошибочную видовую диагностику. В этом случае, видимо, можно говорить об общевидовой программе развития.

Вновь в этой связи напомним слова великого Жоффруа Сент-Илера, который осознал свойства архетипа вида задолго до того, как были написаны эти строки. Говоря о типе (архетипе. — А.В.) вида, он пишет: «Тип вида никогда не показывается нашим глазам: он является только нашему духу (его можно мысленно воссоздать по проявлениям отдельных состояний. — А.В.). Действительно, тип это не какое-то единство, материально реализованное в таких-то индивидуумах, хотя эти индивидуумы и могут быть для нас его представителями. Это модель, по которой все они образованы и к которой они

приближаются, одни больше, другие меньше: это их «абстрактный и общий образ» (Geoffroy St.-Hilaire, 1859, p. 303; цит. по Канаев, 1966, с. 13). Последние слова в цитате принадлежат Гете, как установил И.И. Канаев (1966), т.е. Жоффруа цитировал Гете. Таковы, по-видимому, истоки представлений об архетипе, мероне, а теперь и о параметризующем их популяционном эпигенетическом ландшафте.

Инвариантные свойства архетипа вида проявляются в любой популяции, но, чтобы их выявить и дифференцировать, требуется сравнить эпигенетическую изменчивость у разных популяций, в том числе у внутривидовых форм ранга подвидов. При этом необходим как качественный, так и количественный анализ проявления гомологичных фенов. Поиск инвариантных для вида черт архетипа по индивидуальным композициям может быть осуществлен с помощью корреляционного анализа или метода главных компонент. В то же время при выявлении этого инвариантного паттерна фенов следует сравнивать выборки данного вида с выборками другого, применяя, например, дискриминантный анализ. Тем же путем можно уточнить надвидовой архетип как инвариантный паттерн гомологичных фенов, например для представителей подрода, но дискриминантный анализ в этом случае следует проводить уже между представителями разных родов или триб и т.д. В тех случаях, когда анализируются экстракреоды подвидов, вида и надвидового таксона, речь идет уже об экстракреодах, в которых отображены филокреоды.

Предположим, что в отдельно взятой популяции одного конкретного вида паттерны фенов и их композиций, характеризующие архетипы групп особей разного таксономического уровня, будут соотноситься следующим образом. Доминировать должна доля архетипической изменчивости популяции. Доля архетипической изменчивости, обусловленной таксоном надвидового ранга, будет при этом самой небольшой, а доля видового архетипа — промежуточной по величине. Другими словами, черты популяционного архетипа на уровне популяции должны доминировать по размаху над проявлением инвариантных архетипических характеристик вида и надвидовых таксонов.

Однако если сравнивать популяции и таксоны разного уровня иерархии, например с помощью дискриминантного анализа, то легко можно будет убедиться в том, что вдоль первых дискриминантных осей проявятся межгрупповые различия наиболее дивергировавших друг от друга таксонов самых высоких рангов таксономической иерархии, а вдоль последних значимых дискриминантных осей — внутривидовые и межпопуляционные. Напомним, что дискриминантный анализ максимизирует отношение межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, т.е. осуществляет «поиск» самых устойчивых и наименее варьирующих внутри групп признаков и их сочетаний, но наиболее эффективно различающих эти группы. Значит, в первую очередь отбираются свойства,

обладающие наибольшим таксономическим весом и имеющие черты почти инвариантных композиций, облегчающих диагностику форм на индивидуальном уровне. Поэтому если в первом случае, например при использовании метода главных компонент, разнообразие архетипа данной популяции будет обеспечивать наибольшую дисперсию и окажется наибольшим, то для архетипа надвидового таксона, который наиболее устойчив, а следовательно, и менее разнообразен, дисперсия окажется наименьшей.

Таким образом, разнообразие архетипов разного уровня таксономической иерархии — от подвидов до таксонов надвидового ранга — в конкретных популяциях будет уменьшаться в направлении таксонов самого высокого уровня, но одновременно будет возрастать устойчивость архетипов высших таксонов. Наиболее сложной при этом станет процедура правильной гомологизации фенов сильно дивергировавших таксонов, представляющих разные семейства и подотряды. Поскольку любой таксономист работает с выборками из конкретных популяций, эти очевидные особенности проявления иерархически разных архетипических черт в популяции априори следует обязательно осознавать и учитывать.

С.В. Мейен предложил образную модель-аналогию соотношения таксонов и признакового пространства в виде панели и вспыхивающих на ней лампочек. Он так описывает эту модель: «Можно представить признаковое пространство как многомерную панель, несущую лампочки-признаки, зажигающиеся при проявлении признака у индивидов данного таксона. Дискретные таксоны ... будут представлены пятном постоянно горящих лампочек, а тераты (уродства) — лампочками, редко вспыхивающими вдали от основного пятна. Таксоны, детально изученные на огромных выборках, ... обнаруживают изменчивость чуть ли не по всем признакам. Соответственно такие таксоны будут представлены более крупным пятном горящих лампочек... Переход от таксона к таксону (с учетом рефренов и правила Кренке) будет происходить за счет вспыхивания новых лампочек и за счет перераспределения частот вспыхиваний (или яркости свечения) в одном и том же множестве лампочек» (Мейен, 1988, с.164–165). Развивая эту модель, дальше Мейен пишет: «Таксономическая эволюция организмов будет выглядеть как перемещение пятен и как разрастание самой панели» (Там же, с. 165), а «...Задачу свертки разнообразия в этой модели можно представить ... как умение описать и саму панель и разнообразие световых пятен таксонов на ней наиболее экономным способом. Пока мы не умеем делать ни того, ни другого...» (Там же, с. 166).

Можно полагать, что использование многомерных методов ординации индивидуальных фенетических композиций, включая метод главных компонент и дискриминантный анализ, помогут преодолеть технические трудности мерономии, которые существовали в «докомпьютерную эпоху» в 1987 г. и были

описаны в приведенных выше цитатах. В качестве примера такой многомерной ординации, напоминающей проекцию *n*-мерной панели с горящими лампочками, расположенными в виде пятен, соответствующих разным таксонам, можно привести результаты дискриминантного анализа главных компонент индивидуальных композиций 107 гомологичных фенов неметрических признаков черепа трех видов хомяков из разных родов подсемейства Cricetinae: *Cricetus cricetus*, *Cricetulus migratorius* и *Mesocricetus auratus*. Эти, пока неопубликованные материалы, любезно предоставлены мне И.А. Васильевой, которая провела предварительную гомологизацию фенов, представила данные по их встречаемости в виде цифр «1» и «0», а затем ординировала объекты методом главных компонент и по полученным значениям ординат выполнила дискриминантный анализ. Детали и обоснование этой методики анализа были описаны нами на примере популяций малой лесной мыши (Васильев и др., 2003), а также при сравнении видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* с близким видом *M. ilaeus* (Васильева и др., 2005). Результаты дискриминантного анализа главных компонент индивидуальных фенетических композиций трех видов хомяков, представленные на рисунке (рис. 10.3), показывают что, ординаты особей разных видов практически не перекрываются (эллипсоиды характеризуют 95% изменчивости выборок). Каждая точка представляет собой индивидуальный «фенетический портрет» в виде антимерной (односторонней) композиции фенов. Как отмечалось ранее, неодинаковое проявление фенов на разных сторонах тела обусловлено сбоями и ошибками развития, т.е. эпигенетическими причинами, поскольку генотип и условия развития для левой и правой сторон практически можно считать идентичными, поэтому облака рассеивания характеризуют диапазон эпигенетической изменчивости популяций сравниваемых таксонов.

В одной из своих работ А.П. Расницын (2002), характеризуя эпигенетическую теорию М.А. Шишкина, подчеркивал, что ему неизвестен способ визуализации «эпигенетического ландшафта» и эта задача требует специального решения. На рис. 10.3 приведен пример такой практической визуализации «эпигенетического ландшафта популяций»: каждая точка на графике представляет собой проекцию векторов, вычисленных для каждой особи по главным компонентам 107 гомологичных фенов неметрических признаков. Видно, что многомерные паттерны проявления фенов у разных видов различны и устойчивы и действительно напоминают изолированные пятна точек в приведенной модели «вспыхивающих лампочек» Мейена.

В итоге дискриминантного анализа корректность диагностики особей сравниваемых видов во всех случаях составила 100%. Обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2) между центроидами выборок в данном случае может рассматриваться в качестве интегральной меры эпигенетической дивергенции. По

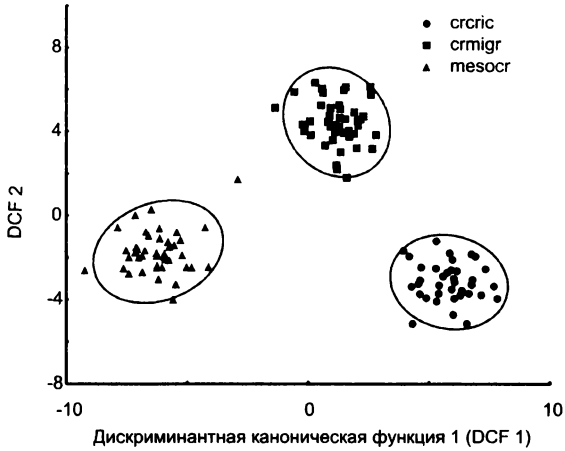


Рис. 10.3. Дискриминантный анализ главных компонент индивидуальных композиций гомологичных фенов у трех видов хомяков (по данным И.А. Васильевой): crcric – обыкновенный хомяк (Cricetus cricetus); crmigr – серый хомячок (Cricetulus migratorius); mesocr – сирийский хомяк (Mesocricetus auratus)

этому показателю сирийский хомяк *Mesocricetus auratus* эпигенетически удален от двух других видов: серого хомячка *Cricetulus migratorius* и обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* — в большей степени, чем они друг от друга. Это согласуется с кладограммами, построенными по данным PCR-анализа для этих видов, которые приведены В.С. Лебедевым с соавт. (Лебедев и др., 2003). Таким образом, полученные И.А. Васильевой результаты свидетельствуют о высокой эффективности мерономической диагностики особей трех видов хомяков на основе многомерного анализа фенетических паттернов сравниваемых форм и косвенной оценки уровня и направления их эпигенетической дивергенции.

Следует особо подчеркнуть, что в пределах одной особи архетип полностью реализоваться не может, поскольку он представляет собой все потенциальное разнообразие путей трансформации структуры множества мероновмодулей. В случае рассмотрения внутрииндивидуальных билатеральных структур это отчасти возможно, так как антимерные «конструкции» могут существенно различаться (асимметрично проявляться) и показывать в пределах одной особи разные архетипически возможные состояния структуры (трансформации структуры). Это и позволяет выявить на практике интракреоды. Наиболее эффективно выявляются интракреоды при изучении метамеров растений, например листьев (Корона, Васильев, 2000).

Архетип может быть значительно разнообразнее, чем даже вся наблюдаемая в данный момент индивидуальная изменчивость в исторически единой группе особей (популяции) вида. В известном смысле архетип можно рассматривать как креод и все его субкреоды одновременно (однако одна особь или сторона особи реализует лишь один вариант — путь развития). Все варианты, заложенные эпигенотипом таксона в архетипе мерона, невозможно одновременно осуществить в одной особи. Это возможно лишь в случае метамерной изменчивости, когда одна и та же структура у одной и той же особи как модуль возникает многократно и в разных условиях развития. Идеальной моделью являются листья в кроне дерева. Здесь и условия различаются, и лист многократно повторяется как определенная структура, и эпигенотип в значительной степени одинаков для всех повторов. Для животных более подходит сравнение антимеров билатеральных признаков, гомодинамных структур метамеров, гомономных структур, а также любых гомологичных структур однояйцевых или клонированных близнецов.

Если взять массовые выборки в контрастные по условиям обитания годы или подвергнуть группу развивающихся особей экспериментальным воздействиям внешних и внутренних факторов среды, то можно приблизиться к тому, что у разных особей в виде фрагментов будет обнаружена значительная часть структурных воплощений архетипа, но не вся. Вероятно, архетип действительно не может быть полностью визуализирован, поскольку лишь в будущих поколениях данной группы могут настолько измениться условия внешней среды и сама внутренняя генетическая среда организмов, что «спонтанно» проявятся свойства фенотипа (скрытые черты архетипа), которые ранее не проявлялись. Однако эти скрытые (молчащие) свойства всегда присутствовали у представителей этой группы, и лишь в новой, необычной констелляции условий они смогли реализоваться. Фактически эти скрытые и потенциально возможные состояния определяются как потенциальный каскад бифуркаций при дальнейшем изменении соответствующего управляющего параметра, что и является основой возникновения новизны в онтогенезе и его эволюции (Белоусов, 1990). Существует представление о «преадаптации» (Георгиевский, 1974), которое в значительной мере соответствует, с моей точки зрения, модели скрытых черт архетипа. В этой связи можно говорить о «*реализованной*» и «*латентной*» частях архетипа.

Латентные свойства могут, например, проявляться при закономерных сезонных перестройках функционирования эпигенотипа или резких изменениях среды, или фенологии. Наш коллега Г.В. Оленев обнаружил, что после сильнейшей засухи, наблюдавшейся в 1975 г. на Южном Урале, все сеголетки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) не созрели в год рождения, перезимовали в состоянии, близком к ювенильному, и только весной следующего года ускорили развитие и приступили к размножению (Оленев, 1989, 2002,

2004). В то же время в нормальные по климатическим условиям годы у этого вида часть особей не созревает в год рождения, а часть, напротив, ускоряет свое развитие, достигает половой зрелости и размножается, т.е. наблюдается механизм переключения морфогенеза. Такие различия в онтогенетических стратегиях проявляются даже у животных из одного помета и выражены в особенностях проявления ряда фенов неметрических признаков черепа полевок (Васильев и др., 2000).

В свою очередь *латентный архетип* может быть представлен как набором потенциально осуществимых структурных возможностей, которые время от времени могут проявляться в фенотипах особей данной группы организмов с низкой частотой, представляя собой «*факультативно латентный архетип*», так и композициями фенов, которые запрещены или блокированы самой организацией развития (зарегулированы так, что не могут или не успевают проявиться), которые можно назвать «*облигатно латентным архетипом*» (рис. 10.4.).

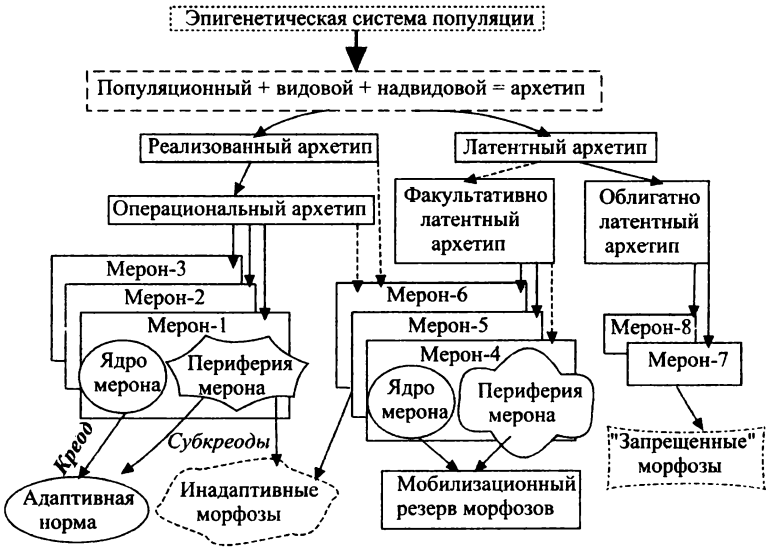


Рис. 10.4. Теоретическая структура архетипа и его соотношения с меронами и их адаптивными нормами, инадаптивными морфозами, мобилизационным резервом морфозов и запрещенными морфозами. Пояснения см. в тексте

Операциональный архетип мерономически реализуется в нормальных условиях в виде «адаптивной нормы» (в понимании И.И. Шмальгаузена), которую контролируют главные креоды и осуществляют в областях ядра меронов. При невозможности регулирования «адаптивной нормы» могут возникать инадаптивные морфозы, отражающие реализацию субкреодов и соответственно формирующие периферию меронов. При дестабилизации «адаптивной нормы» наряду с периферическим набором типичных морфозов одновременно начинают проявляться обычно скрытые латентные морфозы, как типичные (в этих случаях субкреоды реализуют ядро нетипичного мерона, например касты многих видов перепончатокрылых), так и нетипичные инадаптивные морфозы (мутации в их традиционном понимании). Другими словами, в особях начинает реализовываться часть факультативно латентного архетипа.

Факультативно латентный архетип может существовать как в операционально реализуемой форме, так и в потенциально возможных структурных трансформациях, которые представляют собой *мобилизационный резерв морфозов*, способных проявиться лишь при очень больших изменениях условий развития (см. рис. 10.4). Часть сезонных изменений фенотипов, или эпигенетических переключений развития, связанных с динамикой численности или эффектом группы (например, две формы (биотипа) саранчи), а также резкие дискретные проявления биотопической изменчивости, высвобождают скрытую в обычных (нормальных) условиях область архетипа.

Облигатно латентный архетип содержит нереализуемый спектр путей развития, которые С.В. Мейен называл «запретами». Эти запрещенные, т.е. неосуществимые, морфозы, если и осуществляются частично, то всегда являются летальными. При дальнейших эволюционных перестройках эпигенетической системы таксона, а следовательно, ее эволюционной «деформации» могут измениться условия параметризации «запрещенных морфозов» или они сами, что позволит им перейти в разряд факультативно латентного или операционального (постоянно реализуемого аберрантного набора путей развития) проявления архетипа.

С позиций нелинейной неравновесной термодинамики и картины самоорганизующегося мира (Белоусов, 1987) такие запрещенные морфозы могут представлять собой непараметризуемые или крайне неустойчивые (метастабильные) области бифуркационной диаграммы. При эволюции системы и появлении возможности параметрической регуляции каскада бифуркаций, расположенных в данной области диаграммы, реализация этих потенциально устойчивых состояний системы может стать осуществимой. Поэтому в случае дальнейшей эволюции таксона облигатно латентный архетип может быть потенциально активирован и использован при необходимости как операциональный. Эти представления, в частности, соответствуют модели занятия потен-

циальной адаптивной зоны таксона, предложенной А.В. Марковым (Марков, Наймарк, 1994; Марков, 1996). В то же время важно еще раз подчеркнуть, что в одной особи никогда не могут проявиться все черты *реализованного архетипа*, поскольку полностью он реализуется лишь на уровне группы (популяции), а не отдельной особи.

Сравнивая проявления внутрииндивидуальной антимерной (метамерной или антимерно-метамерной) изменчивости на групповом уровне (в популяции), можно приблизиться к умозрительному «видению» значительной части архетипа, т.е. его возможных (допустимых при развитии) структурных реализаций. То, что выглядит трансформацией структуры, на самом деле является структурой самого архетипа, невидимого в пределах любой отдельно взятой особи, но проступающего в группе особей и их внутрииндивидуальных (антимерных, метамерных и антимерно-метамерных) композициях. Одна и та же особь не может иметь в фенотипе, т.е. объединить и реализовать, все множество состояний данного мерона и всех меронов организма. Как уже отмечалось, архетип невозможно осуществить в одной и той же особи, так же как нельзя одновременно и иметь, и не иметь данный элемент структуры, а также все его промежуточные состояния. Поэтому неслучайно, что архетип может рассматриваться как «идеальное» понятие, характеризующее идеальные свойства (воображаемые черты), но одновременно он должен рассматриваться и как потенциальное материальное воплощение состояний структуры, видимых во множестве особей, как трансформации этой структуры от простой к сложной (или сложным, если есть полиморфизм — несколько дискретных путей трансформации).

Утрирование идеальных свойств архетипа привело типологов к тому, что гераклитовская линия на изменчивость «всего и вся» вошла в противоречие с платоновской «идеей» как проявлением дискретной устойчивости, целостности объектов, существованием «идеального типа». Этот элемент рассуждений о воображаемом «идеальном» типе всегда вызывал почти одинаковую реакцию у биологов, которые относили их к «идеалистическому» толкованию понятия «тип» (Любарский, 1996; Шаталкин, 2005).

Возможность «увидеть несуществующее в одном лице», т.е. архетип, была, по-видимому, впервые обнаружена Гете, который тяжело переживал невозможность объяснить словами своему коллеге поэту Шиллеру то, что можно было бы объяснить лишь морфологически, т.е. показывая серии коллекционных объектов и поясняя, куда следует смотреть. Шиллер не понял его, и Гете был очень раздосадован невозможностью доказать ему, что идея прарастения вытекает из опыта исследователя, а не является чистой идеей или полной фантазией (Канаев, 1970).

После серии таких «морфологических итераций» (например, просмотра серии гербарных образцов) неожиданно возникает образ трансформаций

структуры, который мы не видим, рассматривая лишь отдельный образец. При этом сам образец наполняется новым смыслом и проявляется элементом в общей системе. Это напоминает неожиданное «прозрение» и возможность увидеть скрытую картинку в так называемых 3D-изображениях со стерео-эффектами. Нужно долго вглядываться в эти изображения, то приближая, то удаляя их от себя, и вдруг в какой-то миг возникает возможность увидеть изображение и дальше уже удерживать его осознанно. Те, у кого не хватает терпения или по каким-либо причинам они не способны к восприятию стереоэффекта, никогда не увидят этого «скрытого» 3D-изображения на плоской картинке и будут обвинять других, более терпеливых и наблюдательных, в том, что это неправда, и никаких стереоэффектов в этой картинке нет, поскольку она плоская, и будут считать тех, кто там что-то невидимое и объемное видит, «идеалистами». Примерно так, на мой взгляд, обстоит дело и при морфологическом исследовании архетипа.

Интересно, что еще Этьен Жоффруа Сент-Илер, будучи блестящим морфологом, работавшим с массовыми музейными коллекциями, и наблюдая множество самых разных гомологичных структур у разных таксонов, одним из первых пытался активно объяснить свои ощущения морфолога и привести их в качестве доказательств единства плана строения животных и метода поиска гомологичных структур. В конечном счете это выразилось в нашумевшем споре Жоффруа Сент-Илера и Кювье. В 1830 г. в одной из научных заметок он писал: «В итоге аристотелевская доктрина содержит в сжатых пределах принцип философского сходства существ лишь настолько, насколько этот принцип обнаруживается телесными очами, теория же аналогов (на самом деле речь идет о гомологах. — А.В.) может беспредельно расширять поле сравниваемых объектов, простирая исследования за пределы зримых проявлений сходства и используя духовные очи для преследования и захвата того, что дается настойчивыми сравнениями» (Geoffroy St.-Hilaire, 1830; цит. по Канаев, 1963). Лишь Гёте, по-видимому, хорошо понимал как трудно объяснить неспециалисту морфологические закономерности (трансформации). В своей последней статье он тщательно рассмотрел и объяснил коллегам смысл этого спора, где все были правы: и Кювье, и Жоффруа, но не поняли друг друга и говорили о разных вещах. Однако коллеги и многие последующие поколения вряд ли обратили внимание на эту последнюю работу Гёте, которую он сам уже не успел увидеть опубликованной.

Должен заметить по поводу этих итеративных морфологических процедур исследования, что однажды мне пришлось более часа перекладывать и рассматривать гербарные листы с сериями листьев под руководством морфолога-ботаника В.В. Короны, который непрерывно пояснял мне особенности трансформации структуры жилкования и формы листьев, пока, наконец, я не

увидел то, что он хотел мне сказать и показать. Ощущение было такое, как будто с глаз упала пелена, когда я увидел колоссальный морфогенетический разрыв между простыми листьями и более сложными, которого на первый взгляд внешне нельзя было обнаружить. Объяснить словами это поразительное явление невероятно сложно — это нужно видеть «телесными очами» и осознать «духовными очами», как заметил Жоффруа Сент-Илер в приведенной выше цитате.

Приведу в этой связи также слова крупнейшего морфолога-ботаника прошлого века Вильгельма Тролля по поводу применения им морфологического типологического метода: «И так бывает всегда, когда применяется морфологический метод. Формы (Gestalten) просветляются, становятся как бы прозрачными «(Troll, 1948, S.126; цит. по Канаев, 1966, с. 136). Тролль ввел понятие «гештальт» (Gestalt — облик, нем.), которое он определял как «нечто непосредственно данное, и это нечто, такое, как оно есть, не поддается каузальному понятию с помощью понятий » (Troll, Wolf, 1940, S.20; цит. по Канаев, 1966, с. 137). По мнению Тролля, «гештальт» не видим непосредственно, а видим лишь через проявления частных конкретных форм, причем он всегда больше, чем каждая из них при их проявлении, т.е. проявляется лишь в многообразии разных форм при их сопоставлении друг с другом. При этом в нем содержится и некоторый общий прообраз. В таком понимании «гештальт» Тролля изоморфен нашему видению «архетипа». Приведу еще одну цитату из работ Тролля, которую мне удалось найти в прекрасной работе Г.Ю Любарского, традиционно отнесшего это толкование Тролля к идеализму. Тролль и Вольф писали, что «Тип ... не видим так, как смотрятся предметы внешнего мира. Он как бы видим сквозь частные конкретные формы; он как бы мерещится в них и, однако, содержится в потенции больше, чем каждая реальная форма» (Troll, Wolf, 1940, S. 25; цит. по Любарский, 1996, с. 84). Возможно, что также думал и представлял себе «идеальный» тип и Нэф (Naef, 1931), хотя в последнем случае я не могу об этом говорить так же уверенно. Нэф писал, что «...Тип — это та воображаемая природная форма внутри систематической категории, в связи с которой можно мыслить все известные формы этой категории связанными простейшим, соответствующим ее природе метаморфозом» (Naef, 1931, p. 96; цит. по Любарский, 1996, с. 84).

Должен сказать, что во время работы с коллекциями и длительном изучении определенных структур и их изменений у исследователя-морфолога постепенно возникает образ, напоминающий слайд-фильм, или, скорее, в памяти «накатывается» мультфильм, который фактически и отражает все возможные (допустимые) состояния структуры и, следовательно, пути ее трансформации, т.е. архетип данного таксона или группы таксонов. Поэтому единственный способ доказать и пояснить что-то коллеге-морфологу и таксономи-

сту в одном лице — это демонстрация реальных частных образцов в виде соответствующей коллекционной серии, что затрудняет спор между разными специалистами о сущности архетипа. Чаще всего таксономисты — «неморфологи» предпочитают использовать архетип не как морфологический, а как абстрактный логический инструмент познания. Мне представляется, что в этом случае существо проблемы ускользает в некоторую излишне умозрительную область, оторванную от предмета рассмотрения. Недостаточно только определить архетип через понятия логики, поскольку требуется находить его реальный след, пытаться визуализировать и применять для практических таксономических решений. Идеалом мерономических исследований, по С.В. Мейену, является возможность с их помощью «вывести разнообразие потомков из многообразия предков, учитывая при этом как постепенность, так и скачкообразность преобразований признаков и частоту их встречаемости по ходу эволюции» (Мейен, 1988, с.123).

В итоге следует еще раз подчеркнуть, что, с одной стороны, архетип — это некий идеальный образ, который позволяет устанавливать отношения гомологии структур и описывать весь диапазон ее возможных состояний и путей трансформации, а с другой, архетип достаточно материален и выражается в том, что в виде отдельных фрагментов (как мозаика) в значительной степени проявляется в фенотипах отдельных особей, а на уровне группы (популяции) уже может быть осознан и визуализирован в большей своей части. Латентная часть архетипа обычно скрыта и лишь при использовании своеобразных «*морфологических флексий*» за счет экспериментального изменения внутренней и внешней среды становится возможным увидеть ранее скрытые и зарегулированные элементы архетипа. Метод флексий (от латинского flexio — сгибание) распространен в филологической практике. В простейшем случае для проверки правописания безударной гласной буквы нужно изменить («согнуть») слово так, чтобы ударение было на эту букву. По аналогии нужно изменить условия развития (например, создать «провокационный фон», см. Глотов, 1983), чтобы ранее невидимая, скрытая изменчивость проявилась в фенотипе. Естественные, а не наведенные флексии представляет нам внутривидовая изменчивость. В ее пределах можно соотносить географическую и биотопическую формы изменчивости, что позволяет увидеть соотношение исторических (географических) и модификационных (биотопических) флексий, способствующих выявлению во всей своей полноте архетипического многообразия. Наконец, анализируя групповую (популяционную, внутривидовую) изменчивость, можно обнаружить особый род изменчивости, которая представляет собой внутрииндивидуальные различия в проявлении признаков. Такие внутрииндивидуальные морфологические флексии (*морфофлексии*) в выраженности рядов антимерных (билатеральных) структур, которые назовем — «*флексио-*

мерами», возможно анализировать либо изолированно, либо композиционно (см. рис. 5.2, 5.10, 5.13.Б, 5.20).

В качестве меронов могут рассматриваться неметрические пороговые признаки, а модальности меронов соотносятся с фенами этих признаков. Дискретность проявления фенов и относительная автономность их морфогенеза позволяют их соотносить с модулями, формирующими конкретные структуры в качестве их элементов. Ранее в разделе 5.4 мы уже рассматривали особенности изменчивости модулей растений на примере проявления на листовой пластинке краевых зубчиков и связанных с ними жилок, т.е. денто-венальных элементов, или сокращенно двелов (Корона, Васильев, 2000). Двеллярная изменчивость является упорядоченной и обнаруживает как индивидуальные особенности (интракреоды), так и общие для ценопопуляций черты при сравнении разных особей (экстракреоды). В пределах листовой пластинки в качестве отдельных меронов можно, например рассматривать разные листочки или жилки второго порядка, отходящие от осевой главной жилки первого порядка.

При первом инвентаризационном сравнении мы можем установить все качественное разнообразие односторонних состояний структур-антимеров. Например, можно убедиться, что в данной популяции вида представлены на разных сторонах особей признаки-мероны A, B, C. Пусть каждый признак имеет несколько устойчивых состояний — фенов (минимум два). В частности, в самом простом случае у отдельной особи это действительно могут быть два состояния (1, 2): отсутствие и/или наличие фена (для одной особи возможно проявление обоих состояний слева и справа). При этом у одной и той же особи, но на разных ее сторонах мы можем обнаружить состояния признака A: a1 и a2, сочетающиеся для признака B с его состояниями b1 и b2, а для признака C — с состояниями c1 и c1. У другой особи будет иная билатеральная композиция признаков: a2/a1, b1/b1, c2/c1. В последнем случае в приведенной условной нотации примем, что в «числителе» стоит левый фен, а в «знаменателе» — правый. Третья особь, например, будет выглядеть как сочетание a2/a1, b1/b2, c1/c2.

Теперь для левых (S) и правых (D) сторон по этим особям получим односторонние композиции признаков A, B и C: s1[a1,b1,c1], d1[a2,b2,c1], s2[a2,b1,c2], d2[a1,b1,c1], s3[a2,b1,c1], d3[a1,b2,c2]. Упростим запись, соединив билатеральные композиции для каждой особи: 111–221, 212–211, 211–111. На этом этапе становится ясно, что у разных особей имеются сходные антимерные композиции фенов: 111 и 211, встретившиеся не один раз. Поскольку проявление одного и того же фена на левой и правой сторонах представляет собой допустимое в морфогенезе данной особи сочетание, а для левой и для правой сторон одной и той же особи условия развития и ее геном являются одинаковыми, то неодинаковость проявления фенов на разных сто-

ронах тела представляет собой случайные сбои, ошибки развития. Ясно, что если генотип (эпигеном) и среда для разных сторон особи одни и те же, то наблюдаемые антимерные различия обусловлены регуляторными факторами развития — эпигенетическими причинами. Более того, если композиции у разных особей повторяются, а не хаотично перемешиваются, то это означает, что, во-первых, эпигенетическая регуляция есть, хотя и нежесткая, а, во-вторых, что имеются разные вероятности для выбора (регулирования появления в фенотипе) того или иного варианта.

Мы уже неоднократно отмечали, что Б.Л. Астауров еще в 20-х годах XX в. обнаружил отсутствие корреляции в проявлении признака на левой и правой сторонах тела в линиях дрозофил с «мутацией» (он предпочитал, как и многие четвериковцы называть ее «геновариация») tr (*tetraptera*). Он показал, что билатеральные дискретные структуры — крупные галтеры (жужжальца), напоминающие вторую пару крыльев, проявляются независимо на правой и левой сторонах тела, причем с равной вероятностью. Опираясь на правило Астаурова о независимости варьирования дискретных состояний (вариаций) билатеральных признаков на разных сторонах тела и необходимость в свете этого в качестве единицы наблюдения считать не особь, а ее сторону, соединим сходные композиции разных особей, предположив, что каждая сторона тела регулируется в развитии независимо. Напомню, что для большинства изученных мной фенов билатеральных неметрических признаков скелета млекопитающих, пигментного рисунка надкрылий жуков, фенов жилок на крыльях дрозофил, структуры жилкования листьев растений и других объектов это утверждение близко к реальности, так как в большинстве числе случаев коэффициенты корреляции между ними близки к нулю (Sjøvold, 1977; Hartman, 1980; Васильев, 1996; Васильев и др., 2000; Васильев и др., 2004). При отсутствии корреляции антимерных фенов билатеральных признаков обычно считается, что они проявляют максимальную степень флуктуирующей асимметрии. Подобных примеров для так называемых качественных и меристических признаков в современной литературе, посвященной изучению флуктуирующей асимметрии, очень много (Захаров, Яблоков, 1985; Захаров, 1987; Clarke, 1992; Parsons, 1992; Захаров, Кларк, 1993; Markowski, 1993; Mitton, 1993; Hartl et al., 1995; Markow, 1995; Klingenberg, 2003; и др.). Поэтому можно полагать, что независимость реализации дискретных структур на разных сторонах тела в большинстве случаев наблюдается в соответствии с правилом «независимой реализации билатеральных структур» Астаурова (1929; цит. по Астауров, 1974).

Итак, для данной группы из трех особей возникает цепочка антимерных композиций, которые могут встретиться одновременно, но на разных сторонах тела: 221–111–211–212. Это «естественные переходы», допустимые в развитии трех модельных особей, т.е. проявления эпигенетической регуляции и,

следовательно, эпигенетической по своей природе морфологической изменчивости. Теперь оценим частоту встречаемости каждого фена по каждому признаку. Первый фен первого признака встречен с частотой 2/6 = 0,33, а второй с частотой 4/6 = 0,67. Первый фен второго признака имеет частоту встречаемости 5/6 = 0,83, а второй — 0,17. Таковы же относительные частоты и для фенов третьего признака. При случайном наложении вероятностей они, как известно, перемножаются. Отсюда вероятность получить композицию 111 будет равна: 0,33x0,83x0,83 = 0,227. Реальная, т.е. эмпирическая, вероятность этого события составляет 0,333. Вероятность случайной (независимой) композиции 212 = 0,67x0,83x0,17 = 0,095. Эмпирическая вероятность этого сочетания равна 0,167. Если композиция 111 встречается почти с той же частотой, что и случайное ее сочетание, то композиция 212 на практике встретилась почти в два раза чаще, чем это было бы при ее случайной реализации. В случае достаточного числа наблюдений (в данном теоретическом примере их недостаточно) можно оценить значимость такого превышения, используя критерий хи-квадрат (χ^2) или джи-критерий (G).

Сравнивая встречаемость всех реально обнаруженных композиций фенов с вероятностями их случайного проявления, можно оценить, какие из них являются «аттрактивными», т.е. встречаются чаще, а какие, наоборот, «депрессивными», т.е. встречаются реже, чем это следовало бы при их случайной реализации и, наконец, «супрессивными», т.е. запрещенными. О «запрещенных» структурных преобразованиях писал С.В. Мейен, а об «ограничениях» (constraints) С.Дж. Гулд. Видимо, идею «запретов», т.е. ограничений в развитии определенных структурных состояний мерона и на этой основе их дальнейшей эволюции, Мейен (1975, 1978) высказал параллельно и, возможно, независимо от Гулда и Элдреджа (Eldredge, Gould, 1972; Gould, 1977; Gould, Eldredge, 1977), которые пришли на основе наличия системы морфогенетических ограничений (constraints) к идее эволюции как «прерывистого равновесия» (punctuated equilibria). Дальнейшее развитие этих представлений было осуществлено, как известно, П. Олберчем (Alberch, 1980) в концепции эпигенетических ограничений, приводящих к «доменам-аттракторам» изменчивости, и М.А. Шишкиным (1981, 1984, 1988) в его эпигенетической теории эволюции.

Большинство изученных нами ситуаций чаще всего приближались к варианту случайной реализации фенов, т.е. наблюдалась тенденция к соблюдению равенства эмпирических и теоретических вероятностей. Полученная таким путем информация существенно дополняет представления о популяционном архетипе и экстракреоде, выявляя особенности протекания морфогенеза тех или иных композиций фенов, а также помогает обнаружить специфику эпигенетической изменчивости одной группы (популяции) по сравнению с другой. Это дает возможность использовать данную информацию для решения приклад-

ных задач. Например, при сравнении разных таксонов можно будет на этой основе выявить полный спектр возможных композиций фенов (структур) и оценить вероятность их обнаружения, а также представить по сравнительно небольшой выборке специфические особенности развития той или иной композиции при действии провокационного фона, т.е. оценить степень дестабилизации морфогенеза по уровню отклонения от нормального стохастического развития структур. Эти аспекты могут быть полезны при палеонтологических реконструкциях и таксономических сравнениях, а также при селекционной работе, оценке качества условий развития и экологическом мониторинге.

10.4. Фенетика, популяционная мерономия и таксономия

Сравнивая понятия «таксономия» и «систематика», Э. Майр заметил, что если до некоторого времени это были синонимы, то теперь «целесообразно ограничить термин *таксономия* его принятым смыслом, а *систематику* определить более широко как изучение органического разнообразия» (Майр, 1971, с. 10). Однако стремление разделить эти понятия просто отражает назревшую необходимость создания новой дисциплины, которая должна быть наукой «о разнообразии организмов». Нет необходимости искусственно отрывать понятие «систематика» от ее синонимического понятия «таксономия» (термин предложен А. Декандолем (de Candolle) в 1813 г.), придавая ей несвойственные черты, поскольку мерономия С.В. Мейена уже прочно заняла нишу науки, изучающей многообразие строения организмов и их частей.

Создавая мерономические представления, С.В. Мейен предполагал их теоретическое и прикладное использование для решения задач номотетизации систематики. Он видел потенциальную возможность превращения систематики из категории традиционно описательной в номотетическую дисциплину (Мейен, 1975, 1978, 1988, 1990). Работы С.В. Мейена, посвященные новым представлениям о мероне и рефренах видоизменили представление об архетипе, сделав его одним из ключевых понятий мерономии, и вновь привлекли внимание исследователей к классическим проблемам типологии и классификации. От прикладной нацеленности на изучение соотношения и соответствия признаков у разных объектов, т.е. решения задач гомологизации, мерономия постепенно стала рассматриваться как научная основа для таксономического анализа (Л. Васильева, 1997). По словам С.В. Мейена и Ю.А. Шрейдера (1976, с. 74), «каждому архетипу (в мерономии) соответствует свой таксон (в таксономии)». К сожалению, дальнейшее творческое развитие мерономии привело к большим разночтениям, противоречиям и разногласиям (Чебанов, 1977, 1984; Гоманьков, 1990, 2001; Чайковский, 1990; Любарский, 1996; Фридман, 1996; Л. Васильева, 1997).

Острая и во многом справедливая критика этих представлений была осуществлена сравнительно недавно Л.Н. Васильевой (1997) по отношению к использованию мерономии для целей таксономии. Она полагает, что кроме общей декларации, принципы построения архетипов не были разработаны, и это привело к произвольности их выделения разными исследователями. Второе важное замечание касается того, что частично сам С.В. Мейен, а также многие его последователи на практике не выходят в «своей мерономии» за пределы «организменной типологии», «где на первом плане находится представление типа таксона в виде организма: жизнеспособного или идеального» (Л. Васильева, 1997).

Известно, что Э. Майр в книге «Принципы зоологической систематики», стремясь в выгодном свете подать «биологическую концепцию», подвергает «типологическую концепцию вида» остракизму, рассматривая ее как отсталое идеалистическое направление: «Согласно этой концепции, наблюдаемое во Вселенной разнообразие отражает существование ограниченного числа основных «универсалий» или типов (eidos Платона). Особи не находятся друг с другом в каких-либо особых отношениях, будучи просто выражениями одного и того же типа. Изменчивость представляет собой результат несовершенных проявлений идеи, заложенной в каждом виде. Такой концепции вида, восходящей к философии Платона и Аристотеля, придерживались Линней и его последователи ...», и далее: «Поскольку соответствующее философское направление иногда именуют эссенциализмом, типологическое определение также иногда называется эссенциалистским определением вида» (Майр, 1971, с. 38). Завершая «критический» разбор типологической концепции, который разместился всего на одной странице его книги, изложенной на 454 стр., он уверенно заключает: «В настоящее время типологическую концепцию вида еще защищают несколько авторов, подверженных томистской философии» (Там же, с. 39). Я не планирую критиковать эту позицию Э. Майра по отношению к типологии, так как ее в цитированной работе просто не существует. Однако для интересующихся серьезным анализом проблем типологии применительно к таксономии советую обратиться к замечательной работе Г.Ю. Любарского (1996), который подробно рассматривает и взгляды схоласта Фомы Аквинского (от его имени и происходит, как известно, томизм) о «типологическом универсуме» и трояком понимании «сущности» (от этого слова происходит «эссенциализм») и их влиянии на Карла Линнея и его систему, а также связь этих типологических представлений с мерономией. Необходимо, однако, подчеркнуть, что Э. Майр «тип» рассматривал как конкретный экземпляр или таксон: «От типологической концепции вида отказываются ее собственные приверженцы всякий раз, когда они обнаруживают, что выделили в самостоятельный вид всего лишь конспецифичный фенон» (Там же, с. 39). Это

следует также из того, что в качестве главных аргументов против типологической концепции Майр приводит примеры внутривидового полиморфизма и видов-двойников как «совершенно неразрешимых» для типолога-таксономиста задач. Фактически такое совпадение типа и самого объекта, как совершенно верно подчеркивает Л.Н. Васильева (1997), совпадает с представлениями Аристотеля, отождествлявшего сущность и объект, а майровское толкование типа уводит его в область «организменного эссенциализма» (Л. Васильева, 2003), с которым Э. Майр, собственно, и «боролся».

Должен, однако, заметить, что Аристотель недаром ввел в свою философскую систему понятие «энтелехия», которое буквально переводится с греческого языка как осуществление и завершение (в известном смысле, одновременно процесс реализации и финальная реализация объектов). Если бы Аристотель смог познакомиться с современными системными представлениями и идеями нелинейной неравновесной термодинамики, он, несомненно, немедленно заменил бы энтелехию представлениями об устойчивой неравновесной системе. То же самое проделал бы и Г. Дриш, который не смог предложить своему механико-детерминистическому веку системный взгляд, еще не существовавший и только зарождавшийся в то время, и обозначил силы самоорганизации процесса индивидуального развития условно — как энтелехию Аристотеля, поскольку не знал способа объяснить, что целое больше, чем сумма его частей, и как это целое, развертываясь эпигенетически (в понимании К.Ф. Вольфа), приводит к эквифинальности развития. Системный «взгляд» на «энтелехию» указывает на две ее стороны: «осуществление», т.е. как направленный, закономерный процесс реализации объектов, и «завершение», т.е. получившееся в ходе такой реализации множество объектов. На практике это совсем близко к двум аспектам мерономии: мерон — как закон формирования некоего множества объектов (интенсиональный аспект) и мерон — как самореализованное по этому закону множество объектов (экстенсиональный аспект), о котором я упоминал выше. Поэтому не будем пока вслед за Майром (1971) и другими «борцами с идеалистической типологией» (Hull, 1965; Симпсон, 1948; 1983; Kitcher, 1987) спешить с окончательным отбрасыванием типологических представлений великого Аристотеля, а также его гениального учителя Платона как полностью устаревших и бесполезных.

Л.Н. Васильева (1997) предлагает отказаться от организменного представления о типе и ввести в практику таксономии и для осуществления дальнейшей номотетизации мерономии (к которой всегда стремился С.В. Мейен) иерархический классификационный тип. При этом она подчеркивает, что если в организменной типологии «... со времен Аристотеля сущностью «вещи» (объекта, организма) могла рассматриваться сама вещь, то в классификационной типологии может иметь место понятие, разработанное гораздо раньше

Платоном, где сущность, или «идею», представляют ее отличия от других, т.е. совокупность уникальных свойств, присущих только данной вещи и никакой другой» (Л. Васильева, 1997, с. 83). По ее мнению, построение системы организмов напоминает восстановление целого по существующим фрагментам, осуществление поиска скрытых связей и правильной оценки их уровней. В этой связи Л.Н. Васильева уточняет: «В систематике нас интересует не «тип организма», а место организма среди других, т.е. его (различающиеся по уровню) связи со всеми другими, или типы таксонов, к которым последовательно принадлежит данный организм» (1997, с. 83).

Типология, как ее определяет энциклопедический словарь, — научный метод, основа которого — расчленение систем объектов и их группировка с помощью обобщенной модели или типа. Тип при этом может рассматриваться трояко. Тип можно представить либо как типовой образец, либо как обобщенную модель — виртуальный или идеальный образец, включающий все свойства, которые характерны — «типичны» для данного таксона. Наконец, по Л.Н. Васильевой, можно рассматривать классификационный тип, т.е. те свойства или состояния признаков, которые отличают все образцы данного таксона на одном уровне таксономической иерархии и позволяют определить его принадлежность к таксонам других уровней иерархии. В последнем варианте тип — это «единство разнообразия отдельных состояний признаков, а не «норма», а мероны в этом смысле должны рассматриваться не как «части одного объекта, а как единство многообразия нескольких объектов» (Л. Васильева, 1997).

Можно полагать, что рассмотрение мерона как единства разнообразия состояний признаков, т.е. анализ множества объектов на уровне состояний признаков, позволяет увеличить разрешающую способность классификации, отрывая объекты от неких типовых образцов или «нормы», и очерчивая мерономические границы данного элементарного таксона в его свойствах на всех уровнях таксономической иерархии. Действуя таким образом, мы не должны пытаться отличать один таксономический образец организмов от другого по другим его признакам, следуя логике организменной типологии. Напротив, используя одинаковый для всех набор признаков и их состояний, мы сможем увидеть общие для конкретных одноуровневых таксонов состояния, которые будут выглядеть как особенные по отношению к другим таким же таксонам. При этом в многомерном пространстве состояний признаков будет отражаться история их формирования у таксона, что позволит определить границы его естественной таксономической иерархии.

Интересен описанный в работе Ю.А. Шрейдера (1981) «парадокс типичности». Он заключается в том, что тип одновременно выступает и как общее, и как особенное для совокупности объектов данного таксона, т.е. типичное совмещает общее и особенное. Л.Н. Васильева приходит к выводу, что

этот парадокс существует только для организменной типологии. Для классификационной типологии соотношение категорий общего и особенного в типе не является парадоксом. Она делает следующее заключение: «Во-первых, на каждом уровне *иерархии* (курсив мой. — А.В.) тип состоит из признаков во всей совокупности их состояний, и только эти состояния (а не другие признаки, как в организме) представляют особенное, будучи конкретным воплощением общего. Во-вторых, являясь общими для какой-то группы объектов, признаки в то же время составляют особенное именно этой группы, ее индивидуальное» (Л. Васильева, 1997, с. 85).

В таком смысле сущность мерономической классификационной типологии Л.Н. Васильевой почти полностью соответствует выдвинутой нами ранее концепции популяционного онтогенеза и эпигенетического ландшафта популяции (Васильев, 1988, 1996). Единство многообразия особей в популяции обусловлено наличием у каждой особи общей эпигенетической системы, которая формирует единый для всех особей потенциальный эпигенетический ландшафт популяции. Этот ландшафт порождает эпигенетическую изменчивость, упорядоченность и закономерность которой обусловлены сходной для данной популяции расстановкой эпигенетических порогов и морфогенетических путей развития структур. Эпигенетическая система популяции исторически длительно и непрерывно формируется при творческом участии отбора как компромиссная деформация эпигенетической системы вида для локальных условий существования данной популяции.

Во всех популяциях вида характерный для него эпигенетический ландшафт будет инвариантной частью популяционных эпигенетических ландшафтов. В этом смысле каждая популяция иерархически соотносится с видом так же, как отдельные особи с популяцией, к которой они принадлежат. В каждой из популяций вида ее собственный эпигенетический ландшафт будет инвариантен для входящих в нее особей, но окажется особенным по отношению к эпигенетическим ландшафтам других популяций. Поэтому в масштабе всего вида эпигенетический ландшафт конкретной популяции оказывается в целом уникальным, а из-за своих исторически сложившихся в данном регионе особенностей — единичным.

В этом иерархическом ряду отношений отчетливо проступают диалектические отношения категорий общего, единичного и обусловливающей их взаимодействие категории особенного. На иерархическом уровне единичных особей доминируют черты эпигенетического ландшафта (экстракреода как инвариантного множества субкреодов) данной популяции, т.е. «особенного», а черты видового ландшафта, т.е. «общего», стабильны и вложены в популяционный как инвариантная система преобразований, характерная для всего вида. Для иерархического уровня популяций каждая из них будет обладать

особенными чертами, единичными для вида, но общими для всех ее особей. Для иерархического уровня видов каждый из них будет иметь черты особенного по отношению к другим близким видам, но по отношению к крупному надвидовому таксону, в который он входит (формально обозначенному как триба или подсемейство), будет единичным явлением, однако для всех входящих в него популяций и отдельных особей будет обладать чертами общего.

Подведем некоторые промежуточные итоги этих рассуждений. Если теперь осознать, что мы всегда работаем с выборками из конкретных популяций, являющихся «формой существования вида» (Шварц, 1969, 1980), а нижний таксономический уровень проходит на уровне внутривидовых форм — подвидов, то, принимая таксономические решения, мы реально сравниваем не подвиды, а лишь отдельные выборки из популяций этих внутривидовых форм. Всегда имея дело с выборками из популяций, мы не можем оторваться от группового анализа, т.е. от популяционного уровня исследования. В этом смысле мы всегда будем использовать методы «*популяционной мерономии*». Популяционно-мерономическими будут сравнения: метамеров-листьев в кроне одного дерева; выборки деревьев из ценопопуляции; географически удаленных выборок разных подвидов; выборок из локальных популяций близких видов; выборок из популяций видов близких родов и т.д.

Популяционный (групповой) уровень анализа позволяет при сравнении индивидуальных интракреодов, представленных индивидуальными фенетическими композициями, рассмотреть экстракреод, а следовательно, эпигенетический ландшафт популяции, инвариантный для особей популяции конкретного таксона. Поскольку эти инвариантные черты допустимых эпигенетических преобразований потенциально присущи всем особям популяции, что следует из тождественности экстракреоду популяции группового генерализованного интракреода, а также его устойчивости и воспроизводимости, то можно полагать, что экстракреод потенциально содержит информацию об архетипе популяции. Мы уже подчеркивали, что архетип популяции не может реализоваться в одной особи (даже при сравнении гомодинамных модульных структур — листьев дерева и их антимеров — гомотипных структур), как невозможно одновременно сочетать полный стерезис (непроявление в фенотипе всех потенциально возможных элементов структуры) и формирование дефинитивной структуры всех меронов. Теоретически возможно проявление индивидуального интракреода, у которого на одной стороне большая часть фенов не проявится, а на другой, напротив, реализуется. Тем не менее интракреод на практике всегда имеет ограничения, так как реализация разных антимерных структур допустима у одной особи в том случае, если это не является функционально вредным или опасным и допустимо в морфогенезе. Сложно, например, представить, что реализуется вариант фенотипа бабочки, у которой слева

вообще нет крыльев, а справа наряду с основными имеется дополнительное третье крыло. Поэтому архетип во всей его полноте можно только вообразить как некий модус преобразования (формирования) структуры: от самого простого до самого сложного состояния, опираясь на реальные когда-либо наблюденные случаи.

Архетип путем длительного сравнения объектов в выборке (выборках) можно осознать и представить («мысленным взором», как полагал еще Жоффруа Сент-Илер). Это сложная процедура, которая требует навыка и большого опыта. Необходимо заметить, что длительная практика в поиске фенов неметрических признаков и классификации особей в выборке по их встречаемости позволяет при сравнении сначала близких, а затем и отдаленных таксонов не только ускорять обнаружение новых признаков и их фенов, но и облегчает их гомологизацию. Если сразу сравнить представителей разных отрядов, то вряд ли такое сравнение будет проведено по действительно гомологичным фенам, а полнота обнаружения признаков будет крайне низкой. Поэтому популяционно-мерономическое исследование, если использовать мейеновскую модель-аналогию со вспыхивающими признаками-лампочками, расположенными на многомерной панели, будет сначала напоминать постепенное высвечивание одного небольшого светового пятна при изучении первого таксона, затем такого же небольшого второго и третьего пятен, отстоящих друг от друга. Далее, по мере появления (изучения) все большего числа пятен-таксонов, размер предыдущих пятен начнет увеличиваться, они приобретут особую направленность в пространстве. Если представить себе, что цвет горящих лампочек специфичен для каждого таксона, можно будет заметить, что некоторые лампочки чужого цвета вспыхивают периодически, хотя и редко в пределах не только близких, но и отдаленных таксонов. В последнем случае проявится эффект, описанный Н.П. Кренке как закон родственных отклонений (С.В. Мейен называл его правилом Кренке), т.е. признаки, являющиеся нормой для одних видов, могут изредка встречаться как тераты у других, даже отдаленных видов. Интересно, что чем дальше будет проходить эта итерационная процедура поиска новых фенов у новых таксонов, тем с большей полнотой начнет проявляться правило Кренке, характеризуя рефрены сходных состояний гомологичных признаков у близких и неблизких видов. Наконец, при большом числе разных таксонов одного большого надвидового таксона скорость и полнота вспыхивающих пятен возрастут, и панель засияет в виде чередующихся, частично накладывающихся в определенной проекции, но реально слабо трансгрессирующих в гиперобъеме разноцветных световых пятен. Родственные таксоны будут сиять как созвездия, а крупные надвидовые таксоны — как удаленные галактики.

При сравнении особенных черт экстракреодов двух произвольно взятых популяционных выборок, например предполагаемых подвидов, обычно

мерами», возможно анализировать либо изолированно, либо композиционно (см. рис. 5.2, 5.10, 5.13.Б, 5.20).

В качестве меронов могут рассматриваться неметрические пороговые признаки, а модальности меронов соотносятся с фенами этих признаков. Дискретность проявления фенов и относительная автономность их морфогенеза позволяют их соотносить с модулями, формирующими конкретные структуры в качестве их элементов. Ранее в разделе 5.4 мы уже рассматривали особенности изменчивости модулей растений на примере проявления на листовой пластинке краевых зубчиков и связанных с ними жилок, т.е. денто-венальных элементов, или сокращенно двелов (Корона, Васильев, 2000). Двеллярная изменчивость является упорядоченной и обнаруживает как индивидуальные особенности (интракреоды), так и общие для ценопопуляций черты при сравнении разных особей (экстракреоды). В пределах листовой пластинки в качестве отдельных меронов можно, например рассматривать разные листочки или жилки второго порядка, отходящие от осевой главной жилки первого порядка.

При первом инвентаризационном сравнении мы можем установить все качественное разнообразие односторонних состояний структур-антимеров. Например, можно убедиться, что в данной популяции вида представлены на разных сторонах особей признаки-мероны A, B, C. Пусть каждый признак имеет несколько устойчивых состояний — фенов (минимум два). В частности, в самом простом случае у отдельной особи это действительно могут быть два состояния (1, 2): отсутствие и/или наличие фена (для одной особи возможно проявление обоих состояний слева и справа). При этом у одной и той же особи, но на разных ее сторонах мы можем обнаружить состояния признака A: a1 и a2, сочетающиеся для признака B с его состояниями b1 и b2, а для признака C — с состояниями c1 и c1. У другой особи будет иная билатеральная композиция признаков: a2/a1, b1/b1, c2/c1. В последнем случае в приведенной условной нотации примем, что в «числителе» стоит левый фен, а в «знаменателе» — правый. Третья особь, например, будет выглядеть как сочетание a2/a1, b1/b2, c1/c2.

Теперь для левых (S) и правых (D) сторон по этим особям получим односторонние композиции признаков A, B и C: s1[a1,b1,c1], d1[a2,b2,c1], s2[a2,b1,c2], d2[a1,b1,c1], s3[a2,b1,c1], d3[a1,b2,c2]. Упростим запись, соединив билатеральные композиции для каждой особи: 111–221, 212–211, 211–111. На этом этапе становится ясно, что у разных особей имеются сходные антимерные композиции фенов: 111 и 211, встретившиеся не один раз. Поскольку проявление одного и того же фена на левой и правой сторонах представляет собой допустимое в морфогенезе данной особи сочетание, а для левой и для правой сторон одной и той же особи условия развития и ее геном являются одинаковыми, то неодинаковость проявления фенов на разных сто-

ронах тела представляет собой случайные сбои, ошибки развития. Ясно, что если генотип (эпигеном) и среда для разных сторон особи одни и те же, то наблюдаемые антимерные различия обусловлены регуляторными факторами развития — эпигенетическими причинами. Более того, если композиции у разных особей повторяются, а не хаотично перемешиваются, то это означает, что, во-первых, эпигенетическая регуляция есть, хотя и нежесткая, а, во-вторых, что имеются разные вероятности для выбора (регулирования появления в фенотипе) того или иного варианта.

Мы уже неоднократно отмечали, что Б.Л. Астауров еще в 20-х годах XX в. обнаружил отсутствие корреляции в проявлении признака на левой и правой сторонах тела в линиях дрозофил с «мутацией» (он предпочитал, как и многие четвериковцы называть ее «геновариация») tr (*tetraptera*). Он показал, что билатеральные дискретные структуры — крупные галтеры (жужжальца), напоминающие вторую пару крыльев, проявляются независимо на правой и левой сторонах тела, причем с равной вероятностью. Опираясь на правило Астаурова о независимости варьирования дискретных состояний (вариаций) билатеральных признаков на разных сторонах тела и необходимость в свете этого в качестве единицы наблюдения считать не особь, а ее сторону, соединим сходные композиции разных особей, предположив, что каждая сторона тела регулируется в развитии независимо. Напомню, что для большинства изученных мной фенов билатеральных неметрических признаков скелета млекопитающих, пигментного рисунка надкрылий жуков, фенов жилок на крыльях дрозофил, структуры жилкования листьев растений и других объектов это утверждение близко к реальности, так как в большинстве числе случаев коэффициенты корреляции между ними близки к нулю (Sjøvold, 1977; Hartman, 1980; Васильев, 1996; Васильев и др., 2000; Васильев и др., 2004). При отсутствии корреляции антимерных фенов билатеральных признаков обычно считается, что они проявляют максимальную степень флуктуирующей асимметрии. Подобных примеров для так называемых качественных и меристических признаков в современной литературе, посвященной изучению флуктуирующей асимметрии, очень много (Захаров, Яблоков, 1985; Захаров, 1987; Clarke, 1992; Parsons, 1992; Захаров, Кларк, 1993; Markowski, 1993; Mitton, 1993; Hartl et al., 1995; Markow, 1995; Klingenberg, 2003; и др.). Поэтому можно полагать, что независимость реализации дискретных структур на разных сторонах тела в большинстве случаев наблюдается в соответствии с правилом «независимой реализации билатеральных структур» Астаурова (1929; цит. по Астауров, 1974).

Итак, для данной группы из трех особей возникает цепочка антимерных композиций, которые могут встретиться одновременно, но на разных сторонах тела: 221–111–211–212. Это «естественные переходы», допустимые в развитии трех модельных особей, т.е. проявления эпигенетической регуляции и,

сонов как «индивидуумов» (Марков, 1996) можно представить следующим образом. Поскольку при предварительном поиске и изучении проявления гомологичных фенов у особей, принадлежащих разным видам, которые в свою очередь относятся к надвидовым таксонам разного уровня таксономической иерархии, описывается максимальное (зависящее от опыта и наблюдательности исследователя) разнообразие гомологичных структур и их состояний, то возникает возможность их многомерной ординации в едином признаковом пространстве на уровне особей. Рассматриваются только особи, а их видовая и родовая принадлежность, например не учитывается, но их принадлежность к той или иной трибе или подсемейству учитывается. Если паттерны проявления фенов в этом общем многомерном пространстве, образованном сочетанной изменчивостью признаков особей разных таксонов, будут случайны и суммативны, то пятен надвидовых таксонов, описанных в модели Мейена (см. выше), т.е. сгущений ординат индивидуальных фенетических композиций видов разных триб или подсемейств, наблюдаться не будет — они перемешаются. И наоборот, если системные свойства развития (эпигенетическая система) исторически наследуются и на практике будет наблюдаться сближение «таксономических пятен» близких видов, например в общее для рода «пятно» по сравнению с таковыми у другого рода, то можно будет полагать, что высший таксон представляет собой реальное историческое тело, или единый ветвящийся «морфопроцесс» по терминологии В.Н. Беклемишева (1994). В настоящее время имеются все основания считать, что это так и происходит, поскольку, как справедливо заметил Л.В. Белоусов (1993а), иначе бы не сохранялся инвариантный план строения у множества таксонов и их систематика была бы невозможна.

Таким образом, многомерный фенетический анализ, использующий индивидуальные композиции гомологичных фенов и основанный на принципах мерономии, теоретически позволяет осуществить популяционно-мерономический скрининг таксонов разного ранга. Некоторые приведенные выше примеры такого сравнения внутривидовых форм, в том числе линейных мышей, близких таксонов и представителей разных родов, показывают, что по мере возрастания таксономического ранга сравниваемых форм уровень эпигенетической дивергенции возрастает. Поэтому можно полагать, что фенетический метод, используемый после исследований Р. Берри исключительно для внутривидовых сравнений, вполне пригоден и для сравнения близких видов и надвидовых таксонов (Васильева и др., 2005) и в таком применении, когда особую роль начинает играть правильная гомологизация фенов, фенетический анализ переходит в область популяционой мерономии (Васильев, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных нами фенетических исследований подтверждают перспективность и конструктивность фенетики как специфического аналитического направления популяционных исследований (Тимофеев-Ресовский, Яблоков,1973; Яблоков, 1980, 1987) для изучения проявлений биоразнообразия (Васильев, 1996, 2004; Васильев и др., 2000). Фенетических исследования опираются на эпигенетические представления П. Олберча и М.А. Шишкина о становлении морфологической диверсификации, номогенетические идеи С.В. Мейена о природе мерона и сущности мерономии, а также взгляды Л.В. Белоусова на природу морфогенеза как синергетического самоорганизующегося процесса, порождающего устойчивые неравновесные биологические диссипативные структуры. Большое значение для разработки методологии фенетических исследований имеют представления В.М. Захарова (1985, 1987; Zakharov, 1992) о возможности популяционно-феногенетического анализа явлений флуктуирующей асимметрии билатеральных структур. Поэтому можно считать, что фенетика нацелена на популяционный (групповой) анализ процессов развития (эпигенеза), и является своеобразным «популяционным окном» в онтогенез и морфогенез, изучая процессы развития на популяционном уровне.

Изложенные в книге материалы позволяют заключить, что фенетика — область популяционных морфологических исследований, которая основана на дискретных групповых проявлениях внутрииндивидуальной эпигенетической изменчивости, приводящих к реализации в морфогенезе устойчивых состояний неметрических признаков — фенов и их композиций. Фены — устойчи-

вые состояния неметрических пороговых признаков, дискретное билатеральное проявление которых обусловлено переключениями развития, а частота их встречаемости маркирует разнообразие альтернативных путей развития, или эпигенетический ландшафт популяции. Фены представляют собой результат дискретного осуществления в ходе развития последовательных или альтернативных шагов рекурсивных онтогенетических программ, лежащих в основе структурогенеза. Специальный экспериментальный анализ частот встречаемости фенов, предварительно проведенный на линейных мышах и лабораторных колониях полевок разных видов, показал, что они позволяют надежно и устойчиво маркировать эпигенетическую специфику популяций и внутрипопуляционных групп. Это дает возможность использовать частоты фенов для характеристики биоразнообразия на популяционном уровне.

Пошаговая реализация фенов как дискретных элементарных структур позволяет рассматривать их в качестве отдельных модулей структурогенеза (Корона, Васильев, 2000), а также представлять в виде своеобразных морфогенетических квантов (Магомедмирзаев, 1990). Особенность этих структурных вариаций состоит в том, что их дискретность обусловлена наличием эпигенетических пороговых ограничений в морфогенезе. Они могут проявиться в фенотипе, преодолевая эпигенетические пороги, причем часто существует несколько структурных состояний — фенов одного и того же неметрического признака. Фены билатеральных признаков могут асимметрично проявляться на разных сторонах тела особи, формируя асимметричные билатеральные композиции. Данный феномен был в свое время описан Б.Л. Астауровым в качестве особой формы изменчивости, которая не зависит ни от генотипа, ни от внешней среды, а обусловлена исключительно внутренней механикой развития. В.А. Струнников и И.М. Вышинский (1991) удачно назвали эту форму изменчивости реализационной. Н.П. Кренке в 1933–1935 гг. описал феногенетическую изменчивость, которая, как оказалось, не ограничивается только растениями и характерна также для животных. В качестве примеров ее проявления можно рассматривать билатеральные композиции фенов антимерных и других гомотипных структур у животных. По нашим представлениям, феногенетическая изменчивость одновременно включает в себя две компоненты: эпигенетическую и реализационную.

Эпигенетическая изменчивость представляет собой ограниченную эпигенетическими порогами и поэтому закономерную дискретную изменчивость развития: вероятностное осуществление набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий, имеющегося в пределах нормы реакции популяции. Эпигенетическая изменчивость реализуется в фенах и обусловлена альтернативными путями развития, типичными для данной популяции.

Реализационная изменчивость — это случайная составляющая процесса развития, которая характеризует стохастическую компоненту мор-

фогенеза, дающую возможность спонтанного переключения имеющихся развитийных программ и выбора того или иного субкреода. Изучая эпигенетическую и реализационную компоненты феногенетической изменчивости по проявлению частот фенов-антимеров неметрических признаков и на основе многомерной ординации их индивидуальных композиций на популяционном (групповом) уровне, можно косвенно визуализировать эпигенетический ландшафт популяции (группы).

Поэтому фенетике можно дать следующее определение. *Фенетика — популяционная дисциплина, которая изучает на групповом уровне внутрииндивидуальную изменчивость (феногенетическую изменчивость) и нацелена на сравнение биоразнообразия (альтернативных путей развития) популяций, а также внутривидовых и более высоких таксономических категорий в пространстве и историческом времени, опираясь на соотношение частот встречаемости фенов неметрических признаков и многомерную ординацию их индивидуальных композиций, которые визуализируют эпигенетические ландшафты сравниваемых групп.*

Фенетическое исследование состоит из двух последовательных фаз: аналитической (редукционный этап: выделение, описание и подсчет элементарных характеристик фенотипа — признаков и их состояний) и синтетической (композиционный этап: многомерная реконструкция фенотипа, выделение классов сходных фенотипов — биотипов, визуализация эпигенетического ландшафта популяции). Аналитический этап относится к области тектологии, а синтетический лежит уже в русле архитектоники в понимании В.Н. Беклемишева (1994). Обычно фенетики как в России, так и за рубежом завершают исследование на первой аналитической стадии, однако сочетание тектологических и архитектонических аспектов фенетического исследования, рассматриваемых с позиций популяционной эпигенетики, дает более полную картину и является новым шагом в развитии методологии фенетики.

Первый этап — аналитический, или редукционный, — характеризуя варьирование отдельных признаков и их состояний, описывает *изменчивость* особей в популяции (различия между ними по отдельным свойствам), позволяя маркировать наличием того или иного состояния признака разные совокупности особей. Второй этап — синтетический, или композиционный, — реконструируя многомерное подобие целостного фенотипа в процессе многомерной ординации и классификации, изучая закономерности сочетанного проявления и частотную наполненность внутрииндивидуальных фенетических композиций, а также обнаруживая сходство одних классов фенотипов-индивидуумов и различие их от других таких же внутренне однородных групп, позволяет описать *биоразнообразие* как внутри популяции, так и на внутривидовом и более высоких уровнях таксономической иерархии.

В самом общем виде можно заключить, что *феногенетическая изменчивость — это реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков.* Нетрудно заметить, что это и есть наиболее общее определение понятия изменчивость, важнейшего для двух последних веков развития биологии. Действительно, *изменчивость — это реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков* (Васильев, 1996). Это следует уже из того, что структурные ряды феногенетической изменчивости Н.П. Кренке представляют собой стадии воплощения некой потенциальной морфогенетической программы, которая останавливается на том или ином этапе построения дефинитивной структуры. Допустимое в морфогенезе разнообразие возникающих в итоге композиций структуры, формы и размеров гомотипных объектов, собственно, и задает вариационное пространство — область проявления изменчивости отдельных признаков.

Поскольку само по себе существование живого объекта в известном смысле есть изменчивость и «полиморфизм» (Урманцев, 1972; Мейен, 1975), а форма, по словам В.Н. Беклемишева (1994), — это морфопроцесс, то случайное воплощение морфогенетической программы возможно лишь в виде конкретного состояния элементов структуры — фена или их композиции (морфотипа данной особи или метамера). Случайным является выбор пути развития, ведущего к данному варианту строения, но не сам вариант реализованной структуры, которая представляет собой формирование конкретного и регулярно воспроизводящегося в данной популяции состояния признака (модальности). Именно такие особи-копии общей популяционно-онтогенетической программы, или метамеры-копии индивидуальной онтогенетической программы, и являются элементами вариационного ряда, а следовательно, носителями той самой информации, по которой обычно судят об изменчивости. Исключения из этого правила, которые связаны с большей молекулярно-генетической детерминацией мерона, чем с его развитийно-эпигенетической обусловленностью, скорее, говорят в пользу нашего понимания изменчивости как реализации обусловленных развитием мерономических законов возможного преобразования признаков, а не противоречат ему. Используя традиционную терминологию, можно говорить о том, что *изменчивость — явление разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе.*

Поэтому главное отличие *биоразнообразия* от *изменчивости* заключается в том, что при характеристике биоразнообразия на популяционном уровне фенотип выступает как единое целое, или индивидуум (неделимый), а в случае фенетической реконструкции — как многомерное подобие фенотипа. Многомерность рассмотрения автоматически приводит к дискретности фенотипов и порождает неповторимое сочетание состояний признаков у каждого

индивидуума. Однако наряду с этой неодинаковостью индивидуумов в популяции проявляются естественные отчетливые классы сходных фенотипов, выполняющих сходные экологические функции, или «биотипов». Сходство внутри фенотипического класса между индивидуумами, как уже отмечалось, всегда выше, чем между разными классами, или биотипами. Формирование в популяции классов сходных фенотипов может быть обусловлено альтернативными путями развития, которые маркированы фенетическими особенностями — определенными композициями фенов неметрических признаков или определенными пропорциями формы, если анализируются метрические признаки. В качестве биотипов могут проявляться сезонные генерации, животные с выраженными r- и K-стратегиями морфогенеза, мигранты и оседлые, толерантные и восприимчивые к инвазии, подверженные и не подверженные избирательному отлову хищниками, обитатели контрастных биотопов, окрасочные морфы (адаптационный полиморфизм) и многие другие.

Анализ показал, что в эпигенетическом отношении не существует принципиальных различий между «количественными» и «качественными» признаками, так как и те и другие в своей основе имеют количественную природу варьирования, на которую накладываются пороговые эпигенетические ограничения. Этот вывод хорошо согласуется с моделью доменов-аттракторов П. Олберча (Alberch, 1980), ограничивающих непрерывную изменчивость, а также не противоречит дискретности проявления биологических диссипативных структур, возникающей как отражение каскада бифуркаций развитийных систем, по Л.В. Белоусову (1990). Таким образом, понимая изменчивость как реализацию законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков, можно определить биоразнообразие на популяционном уровне как многомерное отражение в фенотипах особей альтернативных путей развития (биотипов), присущих эпигенетическому ландшафту популяции.

Проблема становления и поддержания биоразнообразия на популяционно-видовом уровне, или процесса *диверсификации* форм, является узловой и связывает воедино популяционно-экологические, эволюционно-экологические, популяционно-мерономические, таксономические и филоценогенетические исследования. На уровне внутривидовой иерархии элементом биоразнообразия выступает сама популяция, целостность которой обусловлена ее эпигенетическим ландшафтом. Группы популяций, обладающие сходством развитийных систем, формируют подвиды, которые на этом таксономическом уровне образуют самостоятельные элементы биоразнообразия. Сравнение близких видов, которые близки и по организации процесса развития, предполагает рассматривать в качестве элемента биоразнообразия вид, а с позиций целостности высших таксонов (Черных, 1986) — их агрегации разного уровня иерархии. Верхним пределом применения фенетики для решения мероно-

таксономических задач является, по-видимому, лишь возможность точной гомологизации признаков и их фенов (Васильева и др., 2005).

Фенетический анализ биоразнообразия популяций, проведенный нами на основе эпигенетических и эволюционно-экологических представлений, показал, что устойчивость популяционной организации и популяционной структуры вида на сплошных участках ареала главным образом обусловлена высокой устойчивостью и «инерционностью» структуры «эпигенетического ландшафта популяций», т.е. стабильностью и воспроизводимостью набора основных альтернативных путей развития, характерных для конкретных популяций, так и действием целого ряда эколого-генетических и эволюционно-экологических популяционных механизмов. В итоге проведенных исследований нами была разработана общая методология фенетического изучения биоразнообразия на популяционном уровне, основанная на явлении эпигенетической изменчивости пороговых неметрических признаков.

Сказанное выше позволяет сформулировать общую эпигенетическую концепцию диверсификации популяций, характеризующую процессы становления, поддержания и преобразования биоразнообразия на популяционном уровне. В основе концепции лежит представление о «популяционном онтогенезе» — общей для всех особей конкретной популяции особенности протекания видовой программы развития, исторически вырабатывающейся для конкретных локальных условий обитания. Популяционный онтогенез накладывает отпечаток на развитие каждой особи в популяции, что при «многомерной реконструкции» фенотипа часто позволяет почти безошибочно определять их популяционную принадлежность даже при сильных колебаниях условий среды. Популяционный онтогенез включает в себя весь набор основных путей и альтернатив развития, присущих популяции, а его стабильность основана на эпигенетическом ландшафте популяции.

Единство многообразия особей в популяции обусловлено наличием у каждой особи общей эпигенетической системы, которая формирует единый для всех особей потенциальный эпигенетический ландшафт популяции. Этот ландшафт порождает эпигенетическую изменчивость, упорядоченность и закономерность которой обусловлены сходной для данной популяции расстановкой эпигенетических порогов и морфогенетических путей развития структур. Эпигенетическая система популяции исторически длительно и непрерывно формируется при творческом участии отбора как компромиссная деформация эпигенетической системы вида для локальных условий существования данной популяции.

Во всех популяциях вида характерный для него эпигенетический ландшафт будет инвариантной частью популяционных эпигенетических ландшафтов. В этом смысле каждая популяция иерархически соотносится с видом так же, как отдельные особи с популяцией, к которой они принадлежат. В каждой из популяций

вида ее собственный эпигенетический ландшафт будет инвариантен для входящих в нее особей, но окажется особенным по отношению к эпигенетическим ландшафтам других популяций. Поэтому в масштабе всего вида эпигенетический ландшафт конкретной популяции оказывается в целом уникальным, а из-за своих исторически сложившихся в данном регионе особенностей — единичным.

Эпигенетические основы фенетики позволяют существенно расширить ее методологические возможности, связать воедино комплекс популяционно-биологических дисциплин при изучении проявления механизмов устойчивого поддержания и путей эволюционного становления биологического разнообразия. Разработанная нами эпигенетическая концепция диверсификации популяций и аспектов ее изучения может быть представлена в виде специальной блок-схемы, на которой показана связь рассмотренных явлений и используемых теоретических понятий (рис. з.1).

В основе фенетики исходно лежит взаимодействие популяционно-биологических научных направлений — от популяционной генетики и популяционной биологии развития до недавно наметившихся популяционной мерономии и популяционной эпигенетики. Приведенные в книге фенетические методы позволяют косвенно оценить особенности эпигенетической системы популяции, выявить специфику организации морфогенеза у разных внутрипопуляционных групп и разных популяций и на основе многомерного изучения феногенетической изменчивости визуализировать особенности эпигенетического ландшафта популяции.

Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне позволяет проводить оценку внутрипопуляционного (биотипического) разнообразия при использовании явлений стохастики развития, или реализационной изменчивости (флуктуирующей асимметрии), и закономерной (номогенетической) компоненты развития, или эпигенетической изменчивости, а также биомониторинг отдельной популяции. На уровне популяции биоразнообразие носит хорошо выраженный функциональный характер, что определяется существованием структурно-функциональных групп фенотипически однородных особей — *биотипов*, являющихся, как уже отмечалось, отражением альтернативных путей развития (эпигенетического ландшафта популяции). Биотипы обеспечивают популяции возможность быстрого адаптивного «маневра» и структурной перестройки при изменении условий среды.

При межпопуляционных сравнениях особенности популяционного онтогенеза, маркируемые частотами фенов, позволяют проводить региональный экологический мониторинг, так как при техногенных воздействиях происходит резкое изменение эпигенетических систем и нарушается обнаруженная на сплошных участках ареала пропорциональность фенетических различий между популяциями и их географической удаленности. Значительный эмпирический

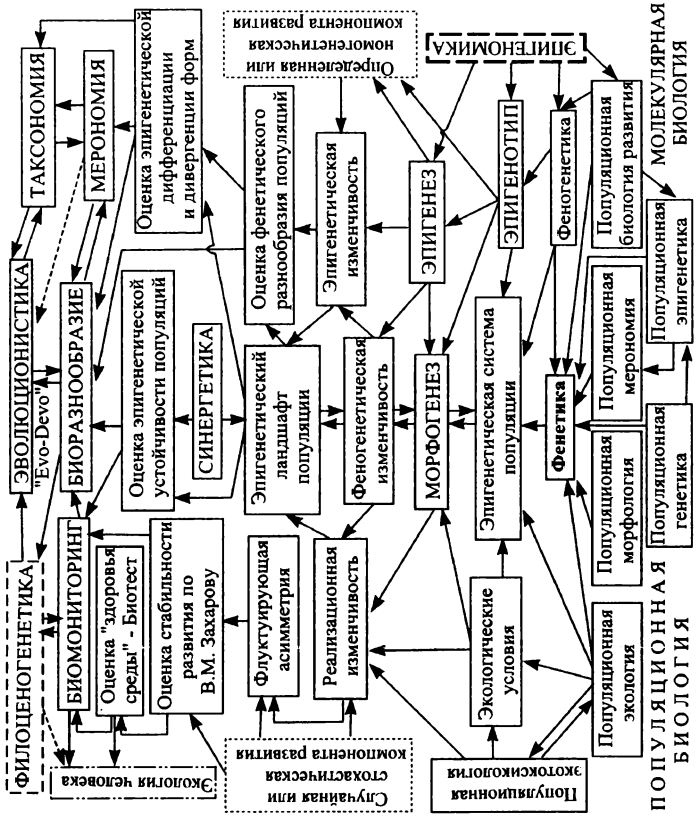


Рис. 3.1. Блок-схема, иллюстрирующая основные аспекты развиваемой автором эпигенетической концепции при оценке проявления, устойчивого сохранения и эволюционного становления биоразнообразия на популяционном и ценотическом уровнях. Стрелками показаны взаимоотношения фенетики с другими научными направлениями и ее важнейшими операциональными понятиями, которые в настоящее время только формируются

материал, накопленный нами по популяциям модельных видов грызунов за три десятилетия, позволил провести хроно-географический анализ в масштабе больших регионов (Южный Урал, Предуралье, Зауралье) и показал возможность использования фенетического анализа неметрических признаков для реконструкции популяционной структуры вида на уровне большого региона. На примере разных таксономических групп установлено, что влияние изоляции расстоянием на процесс экологической, морфологической и феногенетической диверсификации популяций на сплошном участке ареале по эффективности может быть сопоставимо с действием полной изоляции.

Длительные наблюдения (в течение 20–30 лет) позволили выявить относительную устойчивость частот фенов в популяции. Однако при очень сильных (экстремальных) воздействиях внешней среды могут наблюдаться быстрые преобразования эпигенетической системы популяции, переходящие затем в стазис. По аналогии с известным феноменом «прерывистого равновесия», характерным для макроэволюционного уровня, фаза быстрых изменений, завершающихся стазисом, типична и для внутривидового уровня и наблюдается при акклиматизации или интродукции видов (например, ондатры и желтого суслика). Установлено также, что на темпы эпигенетических преобразований развития влияют такие эколого-генетические факторы, как инсуляризация поселений, гибридизация и временный инбридинг («принцип основателя»), транспозиции мобильных элементов генома при шоковых экологических воздействиях, акклиматизация, урбанизация и техногенное загрязнение среды (например, радиоактивное хроническое облучение в малых дозах).

В экологическом ряду видов млекопитающих, ранжированных по степени миграционной способности и подвижности — от роющего вида грызунов (слепушонки) до крупного хищника (рыси) и человека, проанализированы уровни внутривидовой дифференцированности по частотам фенов неметрических пороговых признаков, которые маркируют онтогенетическую (эпигенетическую) дифференцированность популяций. Выявлена обратная корреляция уровня внутривидовой дифференциации с миграционной способностью видов в экологическом ряду форм, ранжированных по степени вагильности.

Ранее нам (Васильев, 1996) удалось показать, что *популяции специализированных видов грызунов (роющие, горные, аридные формы) онтогенетически менее дифференцированы, чем популяции широкораспространенных форм без признаков экологической специализации*. На первый взгляд это противоречит известным фактам высокой кариотипической и генетической дифференциации многих специализированных форм, включая изолированные горные (Nei, 1972, Nei et al.,1975; Гилева, 1990), однако известен противоположный случай высокой генетической однородности популяций гепарда — специализированного вида (Kieser, Groenveld, 1991). Обнаруженный нами факт,

возможно, является следствием известного правила С.С. Шварца о том, что специализированные формы более приспособлены к локальным условиям обитания, чем широкораспространенные. В силу этого на сплошном участке ареала или при полной изоляции специализированные формы в большей степени защищены от средового воздействия, являясь более адаптированными к условиям обитания, чем широко распространенные. Вероятно, именно это обстоятельство приводит к относительно меньшей онтогенетической дифференцированности специализированных форм. С другой стороны, специализация может накладывать определенные ограничения на возможные эпигенетические преобразования, и меньшая дифференцированность может быть также следствием большей консервативности индивидуального развития этих форм по сравнению с широкораспространенными. Возможно, поэтому биоразнообразие на внутривидовом уровне у широкораспространенных форм выражено в большей мере, чем у специализированных.

Разработанная методология фенетического анализа биоразнообразия на популяционном уровне может быть использована при решении конкретных популяционно-экологических, эволюционно-экологических, мерономических и таксономических проблем, связанных с анализом рецентных и, вероятно, ископаемых популяций животных и растений. Групповой (популяционный) анализ эпигенетической изменчивости фенов и их композиций позволяет с высокой степенью надежности прогнозировать и реконструировать потенциальные спектры популяционного фенотипического разнообразия, выявлять микрофилогенетические связи и отношения таксонов, восстанавливать естественно-исторический генезис популяционной структуры видов, а также осуществлять фенетический мониторинг популяционных нарушений морфогенеза у групп организмов, обитающих в условиях техногенного загрязнения окружающей среды.

Прогноз дальнейшего развития комплекса научных направлений, связанных в своем историческом становлении с фенетикой, эпигенетикой и эволюционной теорией, можно построить в виде следующей гипотетической схемы (рис. з.2). Истоки морфологии как науки следует связывать с пионерными работами Гёте (конец XVIII в.) и Э. Геккеля (середина XIX в.). Морфология сыграла большую роль в развитии сравнительной анатомии в учении о гомологиях и эволюционной биологии при рассмотрении изменчивости, а также была востребована фенетикой и мерономией, а в последние годы — кладистикой и филетикой.

Морфология сейчас переживает ренессанс, поскольку очевидно, что знание структуры ДНК дает мало информации для понимания морфогенеза и его эволюции. Использование кладистикой данных о молекулярной структуре белков и отдельных «технологически освоенных» генов для целей так-

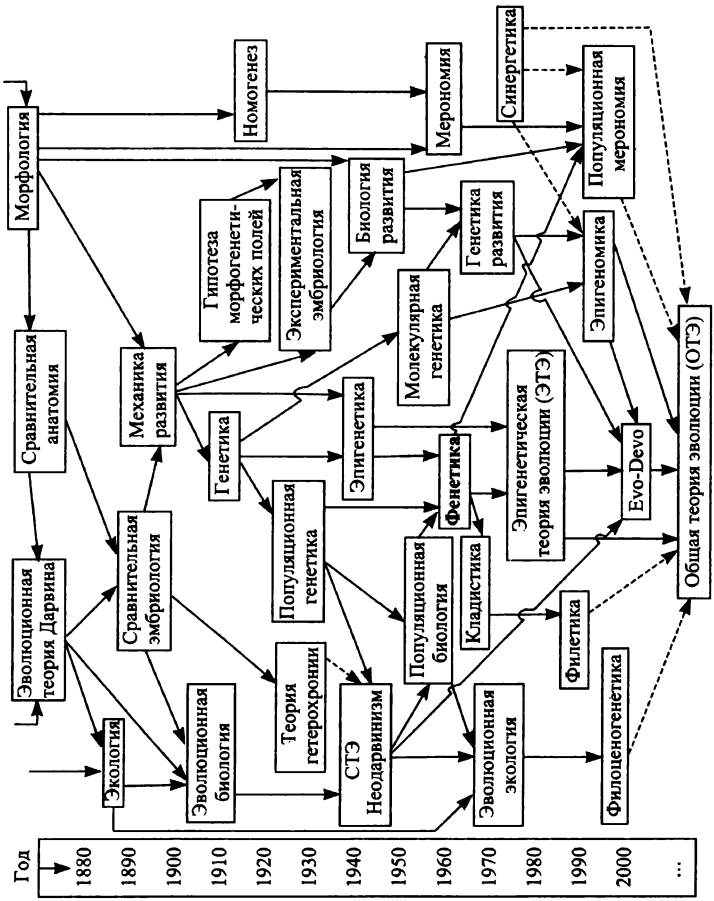


Рис. 3.2. Хронологическая схема исторических связей научных направлений и теоретических концепций от их возникновения в XIX в. до начала XXI в.

Стрелками показаны вероятные пути развития дочерних научных направлений в соответствии с авторскими представлениями; штриховой линией помечены слабо прослеженные, но вероятные связи. Истоки эволюционизма, морфологии и экологии на схеме не указаны

представляет собой первый редукционистский этап морфологического сравнения на уровне геномов. Это важный и полезный этап исследований, но геном представляет собой «склад потенциальных возможностей», осуществление которых обеспечивает эпигенетическая система, или эпигеном, а поскольку стуктурное сходство геномов часто не связано с его эпигенетическими регуляторными настройками, то и точность таких таксономических и филогенетических оценок невелика. Скорость перестроек разных генов должна быть разной у одного и того же вида, а также у одних и тех же генов для разных видов, что неизбежно должно быть обусловлено принципами «гетеробатмии органов» А.Л. Тахтаджяна и «компенсации функций» Н.Н. Воронцова. Уже сегодня из-за этого возникают частые сложности и противоречия в интерпретации кладограмм, полученных разными авторами при использовании разного набора секвенированных генов (например, митохондриальных и ядерных). Другая возможная опасность — связь структуры генома при развитии в контрастных условиях среды с его функциональным состоянием из-за транспозиции системы мобильных элементов в разные области генов, а также формирование при этом за счет альтернативного сплайсинга разного набора белков. Поэтому в ближайшие годы можно ожидать некоторое снижение интереса к молекулярно-генетическим методам таксономии и повышение значимости мерономии и морфологических методов, что, по-видимому, неизбежно, так как макрофенотип формируется исторически и представляет собой сложный компромисс между возможностями морфогенеза и функциональными экологическими требованиями популяции и ценоза.

Ренессанс морфологии неизбежен и этому, в частности, может способствовать развитие популяционно-мерономических предствлений. Нами предложено бинарное определение мерона. Мерон с феноменологической точки зрения представляет собой реализацию полиморфного множества вероятных дефинитивных состояний морфологических структур (экстенсионал), т.е. является осуществленным множеством состояний признака (части) организма. Однако одновременно мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры (интенсионал), порождающий характерное полиморфное множество. В основе существования мерона и как закона развития, и как потенциально реализованного на его основе множества индивидуальных вариантов структуры, формы и размеров лежит эпигенетическая система (эпигенотип), которая исторически сбалансирована таким образом, что параметризует (Белоусов, 1987, 1990) все возможные витальные и субвитальные морфогенетические траектории (Уоддингтон, 1964, 1970). Всегда имея дело с выборками из популяций, мы не можем оторваться от группового анализа, т.е. от популяционного уровня исследования и всегда будем использовать методы «*популяционной мерономии*». Фенетический метод, используемый после ис-

следований Р. Берри исключительно для внутривидовых сравнений, вполне пригоден и для сравнения близких видов и надвидовых таксонов, и в таком применении, когда особую роль начинает играть правильная гомологизация фенов, фенетический анализ переходит в область популяционой мерономии.

Эрнст Геккель (Haeckel, 1870), определяя введенное им понятие *экологии*, подчеркнул, что — это «изучение всего комплекса взаимоотношений, определенных Дарвином как условия борьбы за существование», поэтому может быть прослежена связь от эволюционно нацеленной геккелевской экологии через отдельные блоки неодарвинизма, популяционной биологии и эволюционной экологии С.С. Шварца (1980) к филоценогенетике, возникшей благодаря работам С.М. Разумовского (1999) и В.В. Жерихина (2003). Далее эта линия ведет к экологической и филоценогенетической компонентам будущей общей теории эволюции (ОТЭ), контуры которой еще только намечаются.

Исторически возникшая на рубеже XIX–XX вв. механика развития послужила основой для становления, с одной стороны, генетики, а с другой — экспериментальной эмбриологии и биологии развития (см. рис. з.2). Генетику и эмбриологию в первой половине XX в. рассматривали как конкурирующие области при объяснении процессов индивидуального развития и эволюции. Это привело к формальной победе представлений Т.Х. Моргана о генах как дискретных единицах наследственной информации, локализованных в хромосомах, над идеей морфогенетического поля Т. Бовери, А.Г. Гурвича, П. Вейса, К.М. Чайлда и других эмбриологов-экспериментаторов (Гилберт и др., 1997). Однако в дальнейшем морфогенетические поля были вновь переоткрыты в связи с исследованиями в области молекулярной биологии и эпигеномики в конце XX в. — начале XXI в. Это вылилось в попытку осуществить новый синтез эволюционной биологии, биологии развития и эпигеномики, который был обозначен как Evo-Devo (от Evolution & Development, или Эволюция и Развитие). Оказалось, что для полноценного дальнейшего развития эволюционной теории необходимы как обе ранее конкурировавшие области: генетика развития и биология развития, так и объединившая их эпигеномика.

Несмотря на общее стремление привлечь экологию для осуществления нового полноценного синтеза (Gilbert, 2000, 2003), сторонники Evo-Devo по-прежнему ближе к молекулярной биологии и морфогенетике, чем к экологии. Несмотря на жесткую критику геноцентризма и подавления генетикой эмбриологии в начале XX в. представители Evo-Devo рассматривают многие блоки СТЭ как важные элементы нового синтеза. Один из таких важнейших составных блоков неодарвинизма — естественный отбор — по-прежнему остается в арсенале Evo-Devo (Hall, 2000; 2001, 2003; Gilbert, 2003). Мы вслед за М.А. Шишкиным также рассматриваем естественный отбор в качестве ведущего механизма стабилизации и творческой перестройки эпигенетической систе-

мы и, следовательно, морфогенеза. Полезным для дальнейшего изучения мы считаем и принцип «органического» или «совпадающего» отбора (эффект Болдуина-Моргана-Осборна), в котором ведущую роль играют модификации, а не только мутации. Поэтому нельзя согласиться с утверждением историка биологии В.И. Назарова (2005) о том, что идея естественного отбора под напором «накопившихся новых фактов, достигших критической величины», должна быть нами отброшена.

Внимательно изучив аргументы В.И. Назарова, я не нашел в них ни критической массы опровергающих доводов, ни того, что идея естественного отбора как творческого фактора эволюции не выдержала испытания временем. При этом можно согласиться с тем, что полностью должны быть пересмотрены позиции СТЭ (неодарвинизма), основанные на геноцентризме и генном детерминизме процессов развития (это теперь вряд ли вызовет споры), а также необходимо отклонить «тихогенетическую» (по терминологии А.А. Любищева и С.В. Мейена) версию отбора как полностью случайного и ненаправленного процесса. Введение в дарвинизм номогенетической компоненты в сочетании с эпигенетическими представлениями полностью реабилитирует идею творческого естественного отбора от обвинений в тавтологичности и тихогенетической природе.

С другой стороны, предание микроэволюционного процесса полному забвению, по В.И. Назарову, мне также кажется преждевременным. Если под микроэволюцией понимать не изменение частот генов, как это подразумевалось СТЭ, а видеть исторические процессы внутривидовой дифференциации и дивергенции, необратимо ведущие к формированию подвидов (Шварц, 1980), отслеживая их на уровне эпигенетических перестроек, эколого-морфологических проявлений, морфогенетических и молекулярно-генетических особенностей, то это и есть один из необходимых аспектов дальнейшего развития эволюционной теории, на который направлен основной пафос заключительной части книги В.И. Назарова. В этой связи важно отметить, что тревога В.И. Назарова о возможности быстрых и неконтролируемых перестроек биоты, вызванных техногенными факторами, вполне оправдана. Приведенные нами выше материалы показывают, что такие процессы быстрых популяционно-эпигенетических перестроек действительно происходят в техногенно нарушенной среде. Эпигенетические перестройки популяций, по нашим представлениям, могут быть вероятным механизмом наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса, признаки которого обнаружил В.В. Жерихин (2003). Мы полагаем, что биоценотическая перестройка может начаться уже в этом столетии, причем катастрофические изменения биоты на фоне усиления техногенной трансформации среды должны, по-видимому, протекать в форме некогерентной эволюции (Красилов, 1986) и не только у синантропных видов.

Должен также заметить, что книга В.И. Назарова содержит богатейшую историко-научную информацию и представляет огромный интерес для биологов, интересующихся эволюционными проблемами, но мне представляется, что стремление автора упрекнуть Дарвина в неконструктивности в целом несправедливо. В новом намечающемся эволюционном синтезе, который можно назвать общей теорией эволюции (ОТЭ), дарвинизм, так же как и номогенез, ламаркизм, жоффруизм, витализм и другие эволюционные теории прошлых столетий, по-прежнему актуальны, а многие элементы и аспекты этих учений могут компромиссно и продуктивно сочетаться друг с другом. Вновь замечу, что если бы Ганс Дриш, которому нетерпеливые и нетерпимые коллеги-современники приклеили ярлык виталиста и идеалиста, мог узнать системные представления об устойчивых нелинейных неравновесных диссипативных структурах, развивавшиеся синергетиками, в частности И.Р. Пригожиным и его коллегами в конце XX в., то он бы без колебаний заменил аристотелевскую «энтелехию» на «синергетику» и нелинейные системные процессы. Ч. Дарвин, отчетливо видевший нелинейность процессов развития и подозревавший целостность наследственных трансформаций онтогенеза, узнав о достижениях эпигенетики и эпигенетической теории эволюции начала XXI в., также, без сомнения, легко откорректировал бы свои представления, но творческий принцип отбора в своей теории он бы обязательно оставил.

Мне представляется, что эволюционная теория действительно переживает сегодня серъезный кризис, но он связан не с дарвинизмом, а с тем, что новые открытия в молекулярной биологии, иммунологии, эволюционной биологии развития и палеоэкологии не успевают отслеживаться и адекватно осмысливаться современниками при отсутствии опоры на обрушившееся здание СТЭ. Однако вовремя возникшая эпигенетическая теория эволюции Олберча–Шишкина, продолжающая линию Уоддингтона–Шмальгаузена, вполне может заменить прежнюю платформу СТЭ и быть объединяющим учением для конструктивных блоков дарвинизма, номогенеза, ламаркизма и многих других эволюционных теорий. Будущая общая теория эволюции должна содержать экологическую, филоценогенетическую, эпигеномную, морфогенетическую, популяционно-эпигенетическую, популяционно-мерономическую, синергетическую, филетическую и эволюционно-развитийную (Evo-Devo) компоненты (см. рис. з.2). Фенетика, возникшая на основе популяционно-генетических и других популяционно-биологических направлений, порожденных неодарвинизмом, опираясь на эпигенетическую теорию эволюции, популяционную мерономию, идеи эволюционной экологии и филоценогенетики, успешно преодолеет кризис, возникший при разрушении СТЭ, и будет способствовать возрожению морфологии, а также пониманию ее особой роли в биологическом естествознании и будущей общей теории эволюции (ОТЭ).

Можно полагать, что именно фенетические исследования, начало которым положено пионерными работами Б.Л. Астаурова, Н.В. Тимофеева-Ресовского, А.В. Яблокова, Н.В. Глотова, Н.И. Лариной, а также их английских коллег Г. Грюнеберга, М.С. Грюэла и Р. Берри, опираясь на эпигенетические представления, позволят эволюционной теории решать важные для человечества прикладные задачи, например оценки реальности надвигающегося глобального биоценотического кризиса и эпигенетических механизмов его осуществления. По нашим данным, скорость таких эпигенетических перестроек может быть весьма высокой, и при потере биоценотического контроля над популяциями, способными успешно осваивать ресурсы антропогенно трансформированной среды (включая введенные в культуру виды), характерные времена формообразования могут приблизиться к масштабу исторического времени и измеряться в сотнях, а не в сотнях тысяч лет. Реальность осуществления быстрых эпигенетических перестроек природных популяций в новой антропогенной среде требует со всей серьезностью отнестись к возможности наступления глобального биоценотического кризиса.

В заключение подчеркнем, что фенетический и популяционно-мерономический подходы, основанные на эпигенетическом изучении альтернативных путей развития, типичных для «популяционного онтогенеза», позволяют не только зондировать процессы морфогенеза на популяционном уровне, но и решать многие конкретные задачи популяционной и эволюционной экологии, таксономии, мерономии, а также популяционной экотоксикологии как фундаментального, так и прикладного характера, включая фенетический мониторинг биоразнообразия природных популяций в естественной среде и при антропогенных воздействиях.

Расширить границы фенетики и объединить в нее многие области современной морфологии — популяционной морфологии, нумерической фенетики, российской и английской ветвей фенетики популяций — позволяют эпигенетические и феногенетические представления при объяснении дискретности и флуктуирующей асимметрии проявления состояний неметрических признаков — фенов и их композиций. Если нам в книге удалось показать методологические и методические преимущества фенетики в решении целого ряда актуальных популяционных и эволюционных проблем, а также наметить пути становления новых научных дисциплин: популяционной эпигенетики и популяционной мерономии, значит, свои обязательства перед читателем мы выполнили, и работа была ненапрасной.

SYNOPSIS

This book would be of interest to biologists, engaged in problems of the evolutionary ecology, morphology, developmental biology, phenogenetics, epigenetics, and population phenetics.

Phenetics is a field of morphologic studies on populations based on discrete group manifestations of intraindividual epigenetic variability resulting in steady states of non-metric traits — phenes and their compositions. Phenes represent steady states of non-metric threshold traits; their discrete bilateral manifestation is determined by switching of development, and their frequencies mark the variety of alternative pathways of development, named as population epigenetic landscape. Phenes represent the results of discrete realizations of consequent or alternative steps in recursive ontogenetic programs, making the basis of structure genesis in a course of development. Experimental analysis of phene frequencies conducted on inbred strains of mice and laboratory colonies of different vole species has shown that they allow effective marking of epigenetic specifics of both populations and intrapopulation groups. This enables to use phene frequencies as characters of biodiversity on population level.

Phenetic studies follow P. Alberch and M.A. Shishkin's epigenetic conceptions on morphological diversifications formation, nomogenetic ideas by S.V. Meyen on the meron nature, and meronomy essence, as well as concept by L.V. Belousov understanding morphogenesis nature as synergetic self—organizing process, generating steady unbalanced biological dissipative structures. V. Zakharov's concept (1985, 1987, 1992) on possibility of population phenogenetic analysis of the phenomena of fluctuating asymmetry of bilateral structures is of the great value for the development of methodology phenetic studies. So it is possible to consider that

phenetics is based on population (group) analysis of development processes (epigenesis) making a peculiar «window» to ontogeny and morphogenesis by studies of development processes on population level.

The base of our population epigenetic concepts is formed by a concept of «population ontogenesis» — an invariant realization of development program, historically worked out for all individuals of the concrete population generally for local environmental conditions. Population ontogenesis imprints the development of each individual in the population in such a manner, that even under contrast fluctuations of environmental conditions «multivariate reconstruction» of a phenotype often allows nearly faultless definition of their population membership. Population ontogenesis comprises the whole set of main alternative pathways of development inherent for the population, and its stability is based on epigenetic landscape of the population.

Unity of manifold individuals in the population elaborated due to each individual possessing general epigenetic system, which forms potential epigenetic landscape of the population common for all specimens. This landscape generates epigenetic variability, its orderliness and regularity are caused by a similar pattern of epigenetic thresholds and morphogenetic paths for development of structures. Population epigenetic system is formed historically long and continuously under the creative action of natural selection as a compromise deformation of the species epigenetic system for the local conditions of existence of the given population.

Characteristic of the species epigenetic landscape will be invariant part of epigenetic landscapes in every population. In this sense, each population is hierarchically interrelated with the whole species, in the same way as a separate individual with the whole population it belongs to. In each population of the species, its own epigenetic landscape will be invariant for all in duded individuals, but it will be especial with respect to epigenetic landscapes of other populations. So, on the scale of the whole species, epigenetic landscape of a concrete population turns to be unique but single because of its own particularities historically established in the given region.

Epigenetic bases of phenetics allow great increase of its methodological possibilities and joint together a number of population-biological sciences when studying manifestation of mechanisms of maintenance and ways of evolutionary formation of biological diversity.

Step by step realization of phenes as discrete elementary structures allows us to consider them as separate modules of structure-genesis (Korona, Vasiliev, 2000), as well as to imagine them as some morphogenetic quantums (Magomedmirzaev, 1990). They can be shown in phenotype only when overcoming some epigenetic thresholds. Moreover, often there are several structural states (phenes) of the same non-metric trait. On different sides of body, phenes of bilateral traits can reveal itself asymmetric, forming asymmetric bilateral compositions. This phenomenon was described by B.L. Astaurov (1927) as a peculiar form of variability, which does not depend on neither genotype nor environment,

but is solely determined by internal mechanics of development. V.A. Strunnikov and I.M. Vyshinski (1991) named this variability form as «realizational variabilty». N.P. Krenke (1933–1935) has described phenogenetic variability, which to our mind, simultaneously comprises two components: epigenetic and realization variabilities.

Epigenetic variability presents itself as regular discrete variability of development limited by epigenetic thresholds: probabilistic realization of a set of steady ontogenetic (epigenetic) paths available within the population reaction norm. Epigenetic variability will be realized in phenes and constrained by alternative paths of development peculiar to the given population. Realizational variability is a random component of developmental process, which characterizes a stochastic component of morphogenesis, enabling spontaneous switching of the available developmental programs and choice one or another subcreod. It is possible to visualize indirectly population epigenetic landscape by means of multivariate ordination of phenes individual compositions when studying epigenetic and realization components of phenogenetic variability on the population (group) level.

So, phenetics is a population discipline, which studies intraindividual (phenogenetic) variability on a group level; it is aimed to compare biodiversity of populations (alternative paths of development), as well as intraspecific units and forms of higher taxonomic categories in space and historical time, based on the ratio of non-metric trait phene frequencies and multivariate ordination of their individual compositions, which visualize epigenetic landscapes of the compared groups.

Phenetic study consists of two stages. The first one, analytical (reduction) stage includes identification, description and account of elementary phenotype features — non-metric traits and their variants (states). The second, synthetic (compositional) one, includes multivariate reconstruction of phenotype, reveal of similar phenotype classes — biotypes, and visualization of the population epigenetic landscape. Analytical stage is refered to the area of tectology, whereas synthetic stage lies already in the riverbed of architectonics (according to V.N. Beklemishev, 1994). Usually pheneticists, both in Russia and abroad, finish their studies at the first analytical stage; however, combination of tectologic and architectonic aspects of phenetic study results in more complete picture, making a new step in the development of the phenetics methodology.

Phenetic methods presented in the book allow to indirectly estimate particularities of epigenetic system of a population and to reveal specific of morphogenesis organization in different intrapopulation groups and different populations and on the base of multivariate studying of a phenogenetic variability. At the population level, biodiversity shows well espressed functional nature which defined by existence of structured-functional groups of phenotypically uniform individuals — biotypes, which reflect the alternative ways of development. Biotypes provide the population whith the possibility of quick adaptive «manoeuvre» and structural adjustment when the environmental conditions change.

In the near future, one can expect certain decrease of interest to molecular-genetic methods in taxonomy and increase of significance of meronomic and morphological methods which explore macrophenotypes. Macrophenotype is formed historically and presents itself as a complex compromise between possibilities of morphogenesis and functional ecological requirements of a population and community. Renaissance of morphology is inevitable and, in particular, development of population meronomic concepts can promote it. We offer binary definition of meron. According to phenomenologic point of view, meron presents itself as realization of polymorphic ensemble of probable definitive states of morphological structures (an extensional), i.e. it is a realized multitude of trait states (parts) of the organism. However, at the same time meron presents a morphogenetic law of structure transformations (an intensional), generating distinctive polymorphic multitude. Meron existence is based on epigenetic system (epigenotype), being historically balanced in such a way that it parametrizes all possible vital and subvital morphogenetic trajectories. Historically each taxon has «worked out» a variety of such development pathways, which principally could be admitted by epigenetic system.

Comparison of different populations by phene frequencies and variety of individual phenetic compositions allows to evaluate levels of differences between their epigenetic landscapes. Measure of differences characterizes the level of population epigenetic differentiation and divergence between taxa of the different rank. Using regularities of group intraindividual variability, one can forecast not only epigenetic variation spectrum in the certain population, but also predict the set of potential ways of further evolutionary realignments of the epigenetic systems of both species and superior rank taxa.

In our days evolutionary theory suffers deep crisis. However, epigenetic evolutionary theory which so timely proposed by Pere Alberch and Mikhail A. Shishkin, following the concept line by Conrad Waddington and Ivan I. Schmalhausen, can substitute the former platform of «the Modern synthesis» (synthetic theory of evolution — STE) and become a doctrine joining together constructive blocks of the Darwin's theory, Berg's theory of nomogenesis, Lamarck's theory and many others. Future general evolutionary theory (GET) should contain ecological, phylocoenogenetic, epigenetic, morphogenetic, population-epigenetic, population-meronomic, synergetic, phyletic, and evolutionary-developmental (Evo-Devo) components.

Phenetic and population-meronomic approaches, based on epigenetic study of different alternative development pathways inherent to «population ontogenesis», allow not only to sounding morphogenesis processes on population level but also to decide many concrete problems of fundamental and applied nature in population and evolutionary ecology, taxonomy, as well as in population ecotoxicology, including phenetic monitoring of biodiversity in natural populations both in wild nature and under human-made loads.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ааркрог А., Дальгардт Х., Нильсен С.П. и др. Радионуклиды в зонах воздействия двух ядерных инцидентов: Кыштым, 1957; оз. Карачай, 1967 // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. Заречный, 1998. С. 5–49.

Абрамсон Н.И. Анализ филогеографических гипотез на примере арктических леммингов и полевок // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб., 2003. С. 10–13.

Абылкасымова Т.А. Внутривидовая изменчивость и микроэволюция тибетского гольца *Nemachilus stoliczkai* // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 188–195.

Абылкасымова Т.А. Микроэволюция в условиях гор. Фрунзе: Изд-во «Илим», 1985. 212 с.

Абылкасымова Т.А., Бакирова Ч.М. Каталог фенов окраски жуков-нарывников (Coleoptera, Meloidae) // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 65–70.

Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 607 с.

Амлинский И.Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 424 с.

Амон Э.О. Применение энтропийно-информационных мер в биостратиграфии. Екатеринбург: Ин-т геологии и геохимии УрО РАН, 2002. 161 с.

Аристотель. О возникновении животных. Пер. с греч. Вступ. статья и примеч. Г.П. Карпова. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 35 с.

Арнольд В.А. Теория катастроф. 3-е изд., доп. М.: Наука, 1990. 128 с.

Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. // Журн. эксперим. биологии (А). 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 1–6; Вып. 3–4. С. 199–201.

Астауров Б.Л. К столетию открытия основных закономерностей наследственности // Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М.: Наука, 1965. С. 107–117.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие — старые проблемы сегодня и завтра // Генетика. 1967. № 10. С. 181–184.

Астауров Б.Л. Генетика и проблемы индивидуального развития // Онтогенез. 1972. Т. 3. № 6. С. 547–564.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.

Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 216 с.

Бабков В.В. Линия Дарвина и линия Бэра в русской теоретической биологии // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 33–59.

Бажин Н.М., Иванченко В.А., Пармон В.Н. Термодинамика для химиков. М: Химия, 2000. 407 с.

Балакирев Е.С., Айяла Ф.Дж. Псевдогены: консервация структуры, экспрессия и функции // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. № 4. С. 306–321.

Балеевских В.Г., Васильев А.Г. Эпигенетическая система формирования криптической окраски у обыкновенного окуня: фенетический анализ изолированных популяций на Урале // Фенетика природных популяций: Мат-лы IV Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1990. С. 12–14.

Балкашина Е.А. Случай наследственного гомеозиса у (геновариация «Aristopedia» у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. 1928. Т. 4. Вып. 2. С. 93–106 (цит. по Бабков, 1985).

Балкашина Е.А., Ромашов Д.Д. Генетическое строение популяций *Drosophila*. 1. Генетический анализ звенигородских (Московской обл.) популяций *Drosophila palerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda. (По материалам Б.Л. Астаурова, Н.К. Беляева и Е.И. Балкашиной) // Биол. журн. 1935. Т. 4 б. № 1. С. 81–106 (цит. по Бабков, 1985).

Баранов А.С. Выделение фенов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы) // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. Вып. 5(7). С. 68–72.

Баранов А.С. Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 201–213.

Баранов А.С. Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 170–177.

Баранов В.Ю. Анализ изменчивости дискретных признаков скелета леща (*Abramis brama* L.) в разнотипных экосистемах // Экология от генов до экосистем: Мат-лы. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. С. 7–11.

Батлуцкая И.В. Закономерности изменчивости меланизированных покровов полужесткокрылых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 16 с.

Батлуцкая И.В. Изменчивость меланизированного рисунка насекомых в условиях антропогенного воздействия: Монография. Белгород: Изд-во БелГУ, 2003. 168 с.

Бауэр Э.С. Теоретическая биология. М.: ВИЭМ, 1935. 206 с.

Башенина Н.В. Некоторые отличия фенотипов мелких грызунов в природных и лабораторных условиях и возможности прямой адаптации // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. Вып. 5(7). С. 157–167.

Безель В.С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. 129 с.

Безель В.С., Васильев А.Г., Гилева Э.А. Оценка современного состояния наземных экосистем ВУРСа: популяционные и эволюционные эффекты // Международный симпозиум «Урал атомный: Наука, промышленность, жизнь»: Тез. докл. В 2-х ч. Екатеринбург, 1994. Ч. 1. С. 22–23.

Безель В.С., Оленев Г.В. Внутрипопуляционная структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 1989. № 3. С. 40–45.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: «Сов. наука», 1944. 492 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964 а. Т. 1. 476 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964 б. Т. 2. 445 с.

Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.

Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ, 1987. 239 с.

Белоусов Л.В. О возникновении новизны в эволюции и онтогенезе // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 107–115.

Белоусов Л.В. Структурная неравновесность Э. Бауэра и некоторые явления морфогенеза // Эрвин Бауэр и «теоретическая биология» (К 100-летию со дня рождения). Пущино, 1993 а. С. 37–41.

Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. 1993 б. 302 с.

Беляев Д.К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 76–84.

Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Гос. изд-во, 1922. (Тр. Геогр. ин-та. Т. I.). (цит. по Берг, 1977).

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.

Бердюгин К.И. Некоторые методические аспекты изучения степени оседлости и миграционной активности в популяциях грызунов // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 13–17.

Береговой В.Е. Геногеография и феногеография популяций животных // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. Вып.5(7). С. 34–40.

Берри Р.Дж. Изменчивость у млекопитающих — основные концепции и проблемы // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 5–25.

Бляхер Л.Я. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М.: Наука, 1976. 359 с.

Болдуинъ Д.М. Духовное развитие детского организма и человеческого рода. Методы и процессы. Часть I. М.: Московское книгоиздательство, 1911. 338 с.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала // Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975. С. 3–31. (Тр. Ин-та экологии раст. и животн. УНЦ АН СССР. Вып. 96).

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.; возможная роль «принципа основателя» // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 3. С. 378–385.

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью пространственной изоляции // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. Вып.5(7). С. 110–115.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевок и их гибридов // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1973. № 11. С. 17–20.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. Оценка фенетической дистанции между двумя изолированными популяциями прометеевой полевки на Кавказе // Экология и охрана горных видов млекопитающих: Мат-лы 3 Всесоюзн. шк. М., 1987. С. 30–31.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Мендаков М.Н. Изолированная популяция желтого суслика *Citellus fulvus* на острове Барсакельмес (фенетический и морфометрический аспекты сравнения островной и материковых популяций) // Экология. 1985. № 5. С. 43–52.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.

Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П. Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.

Большаков В.Н., Кузнецова И.А., Покровский А.В. Экспериментальные исследования алтайской и забайкальской горных полевок (размножение, рост, развитие, гибридизация) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1982. Т.87. Вып. 5. С. 3–12.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные труды. М.: Л.: Наука, 1965. Т. 5. С. 179–222.

Валецкий А.В. Анализ структуры ареала вида популяционно-морфологическими методами (на примере прыткой ящерицы — *Lacerta agilis* L.): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.

Ванюшин Б.Ф. Апоптоз у растений // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 3–38.

Ванюшин Б.Ф. Материализация эпигенетики или небольшие изменения с большими последствиями // Химия и жизнь — XXI век. 2004. № 2. С. 32–37.

Васильев А.Г. Опыт эколого-морфологического анализа дифференциации популяций полевок с разной степенью пространственной изоляции: Автореф. дис.... канд. биол. наук. / ИЭРиЖ УрО РАН. Свердловск, 1981. 18 с.

Васильев А.Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 15–24.

Васильев А.Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984 а. С. 3–19.

Васильев А.Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. 1984 б. Т. 45. № 2. С. 164–176.

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

Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики // Фенетика природных популяций: Мат-лы IV Всесоюзн. совещания. М.: Наука, 1990. С. 38–40.

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. Киев, 1992. 46 с. (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).

Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис.... докт. биол. наук / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 1996. 47 с.

Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционный онтогенез // Ученые записки Нижнетагильской гос. социально-педагогической академии. Материалы VI Всероссийского популяционного семинара. / Отв. ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2004. С. 13–23.

Васильев А.Г., Батлуцкая И.В. Факторный анализ встречаемости фенов рисунка переднеспинки клопа *Pyrrhocoris apterus* L. при разной степени урбанизации среды // Успехи энтомологии на Урале: Сб. науч. трудов. Екатеринбург, 1997. С. 168.

Васильев А.Г., Боев В.М., Гилева Э.А. и др. Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв: (Оренбург. обл., 1954 г.) /РАН УрО. Ин-т экологии ратений и животных. Оренбург. гос. мед. акад., Центр экол. политики России; Под ред. Васильева А.Г. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000 б. 287 с.

Васильев А.Г., Большаков В.Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. 1994. № 3. С. 4–15.

Васильев А.Г., Большаков В.Н., Малафеев Ю.М., Валяева Е.А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. 1999. № 6. С. 435–443.

Васильев А.Г., Валяева Е.А., Малафеев Ю.М. Изучение фенотипического разнообразия популяций ондатры в связи с ее акклиматизацией на севере Западной Сибири // Киев, 1992 а. С. 16–36. (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.2).

Васильев А.Г., Васильева И.А. Феногенетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва // Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв (Оренбург. обл., 1954 г.). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. С. 123–128.

Васильев А.Г., Васильева И.А. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегородского гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. 2005. № 1(9). С. 27–38.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus Pall.*) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1996 а. № 2. С. 117–124.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000 а. 132 с.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Сравнение мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки по комплексу неметрических признаков // Экология. 1996 б. Т. 27. № 5. С. 371–377.

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. Т. 22. № 7. С. 1191–1198.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Любашевский Н.М., Чибиряк М.В., Захарова Е.Ю, Стариченко В.И., Тарасов О.В. Популяционная феногенетика малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиационной безопасности. 2003. № 4. С. 14–29.

Васильев А.Г., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фенетический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука, УрО, 1992 б. С. 37–51.

Васильев А.Г., Евдокимов Н.Г., Соловьева О.П., Позмогова В.П. Внутривидовая дифференциация обыкновенной слепушонки: морфометрический и фенетический аспекты сравнения популяций вида в Южном Зауралье // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С. 18–20.

Васильев А.Г., Лобанова Н.Л. Изменчивость цветоморф гоплии золотистой (*Hoplia aureola* Pall.), обитающих на разных кормовых растениях в горных районах Читинской области // Экологические проблемы горных территорий: Мат-лы. междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 142–146.

Васильев А.Г., Любашевский Н.М., Мухачева С.В., Нифонтова М.Г. Концентрация смеси бета-активных веществ в организме грызунов из ключевых участков Оренбургской области // Эколого-генетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва в Оренбургской области в 1954 году (факты, модели, гипотезы). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1997. С. 88–92.

Васильев А.Г., Павлинин В.В., Позмогова В.П. Прогнатизм верхних резцов обыкновенной слепушонки и его возможное адаптивное значение // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. V Всесоюзн. конфер. по экологической физиологии, биохимии и морфологии. Фрунзе: Илим, 1977. С.7–9.

Васильев А.Г., Синева Н.В. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки на Южном Урале и в Зауралье: многомерный морфометрический анализ // Экологические проблемы горных территорий: Мат-лы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 137–142.

Васильев А.Г., Трут Л.Н., Осадчук Л.В. Влияние доместикации на скорость и направление морфогенетических преобразований: возможная роль гетерохронии // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004 а. С. 74–94.

Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд., испр. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004 б. 232 с.

Васильев А.Г., Шомина Е.И. Сравнительный фенетический анализ изолированных популяций совместно обитающих видов: рыжей полевки и лесной мыши в Оренбургской области // Грызуны. Л.: Наука, 1983. С. 65–66.

Васильев В.А., Романовский Ю.М., Чернавский А.М. Элементы теории диссипативных структур: связь с проблемами структурообразования // Математическая биология развития. М.: Наука, 1982. С. 82–101.

Васильева И.А. Фенетический анализ таксономических отношений высокогорной полевки *Alticola fetisovi* с другими представителями подрода *Aschizomys* // Эколо-

гические проблемы горных территорий: Мат-лы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 133–139.

Васильева И.А., Васильев А.Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 53–70.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. Эпигенетическая дивергенция видов двойников: *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяции в пространстве и времени: Сб. материалов докл. VIII Всероссийского популяционного семинара. 11–15 апреля 2005. Нижний Новгород, 2005. С. 47–49.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 2003. № 6. С. 325–332.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. Сравнение устойчивости морфометрических и неметрических характеристик скелета линейных мышей к средовым воздействиям в пренатальном развитии // Генетика. 1988. Т. 24. № 7. С. 1209–1214.

Васильева Л.А., Забанов С.А., Ратнер В.А., Жимулев И.Ф. и др. Экспрессия количественного признака radius incompletus, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение II. Мобильные генетические элементы Dm-412 // Генетика. 1987 б. Т. 23. № 1. С. 81–92.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А. Экспрессия количественного признака radius incompletus, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение I. Свойства исследуемых субпопуляций // Генетика. 1987 а. Т. 23. № 1. С. 71–80.

Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юданин А.Я. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в селекционно-генетических экспериментах на *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995 б. Т. 31. № 7. С. 920–931.

Васильева Л.А., Юнакович Н., Ратнер В.А., Забанов С.А. Анализ изменений локализации МГЭ дрозофилы после селекции и температурного воздействия методом блот-гибридизации по Саузерну // Генетика. 1995 а. Т. 31. № 3. С. 333–341.

Васильева Л.Н. Некоторые замечания по поводу мерономии // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 2. С. 80–99.

Васильева Л.Н. Эссенциализм и типологическое мышление в биологической систематике // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 2. С. 99–111.

Вахтин Ю.Б. Генетика соматических клеток. Л., 1974. (цит. по Вахтин, 1976).

Вахтин Ю.Б. Генетические основы дифференцировки // Глава V. Физиологическая генетика. Под ред. М.Е. Лобашева, С.Г. Инге-Вечтомова. Л.: Медицина, 1976. С. 194–253.

Венгеров П.Д. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж, 1999. 47 с.

Вершинин В.Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты // Экология. 1989. № 3. С. 58–66.

Видякин А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России: Автореф. дис.... докт. биол. наук / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2004. 48 с.

Войта Л.Л. Анализ внутривидовой изменчивости и популяционной структуры полевки Максимовича (*Microtus maximowiczii* Schrenk, 1858) в Забайкалье // Экология: от генов до экосистем: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2005. С. 37–47.

Волчанецкий И.Б. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1972. Т. 2. С. 198–211.

Вольф К.Ф. Теория зарождения. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 630 с.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Методология экологического нормирования аэрогенных загрязнений наземных экосистем от локальных источников // Экологическое нормирование: проблемы и методы. М., 1992. С. 39–40.

Воробьева Э.И. Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова и динамическая устойчивость // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. № 4. С. 444–459.

Воронцов Н.Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 9. С. 1289–1305.

Воронцов Н.Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М.: Знание, 1984. 64 с.

Гайсинович А.Е. К.Ф. Вольф и учение о развитии // К.Ф. Вольф. Теория зарождения. Приложение. М.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 363–477.

Галактионов Ю.К. Обусловливаемая гельминтозами морфофизиологическая и репродуктивная изменчивость водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) // Докл. РАН. 1996. Т. 349. № 2. С. 272–274.

Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Буеракова Н.М. Изменчивость морфофизиологических индикаторов и показателей билатеральной асимметрии в связи с фазой динамики численности водяной полевки // Интегрированная защита растений от болезней и вредителей в Сибири. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1985. С. 94–107.

Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Николаева Н.Ф., Ковальчук Е.С., Васильева И.А., Васильев А.Г. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур: Сб. научн. тр. / РАСХН. Сиб. отд-е. СибНИИЗХим. Новосибирск, 1991. С. 64–84.

Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5–108.

Гвоздев В.А., Кайданов Л.З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов, и приспособленность особей *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 1. С. 51–63.

Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. научных трудов. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45–59.

Георгиев Г.П., Гвоздев В.А. Мобильные диспергированные гены эукариот // Вестн. АН СССР. 1980. № 8. С. 19.

Георгиевский А.Б. Проблема преадаптации. Л.: Наука, 1974. 146 с.

Гершензон С.М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 2. С. 97–129.

Гершензон С.М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 5. С. 678–684.

Гиббс У. «Теневая» часть генома: за пределами ДНК // В мире науки. 2004. № 3. С. 64–71.

Гилберт С.Ф. Биология развития. В 3-х т. М.: Мир, 1993. Т. 1. 228 с.

Гилберт С.Ф. Биология развития. В 3-х т. М.: Мир, 1995. Т. 3. 352 с.

Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28. № 5. С. 325–343.

Гилев А.В. Эколого-морфологический анализ популяционной структуры и изменчивости рыжих лесных муравьев (*Formica* s. str.) На Среднем Урале: Автореф. дис.... канд. биол. наук / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2002. 24 с.

Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука, 1990. 141 с.

Гилева Э.А., Косарева Н.Л. Уменьшение флуктуирующей асимметрии у домовых мышей на территориях, загрязненных химическими и радиоактивными мутагенами // Экология. 1993. № 3. С. 94–97.

Гинзбург Э.Х. Описание наследования количественных признаков. Новосибирск: Наука, 1984. 249 с.

Гленсдорф И., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: Мир, 1973. (цит. по В.А. Васильев и др., 1982).

Глотов Н.В. Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 17–25.

Глотов Н.В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис.... докт. биол. наук / АН СССР. ЛГУ. Ленинград, 1983. 33 с.

Глотов Н.В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 45–55.

Глотов Н.В., Семериков Л.Ф. Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Дагестане // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала, 1978. С. 78–85.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.

Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология: Учеб. для студ. университетов. М.: Издательский центр «Академия», 2004. 224 с.

Гоманьков А.В. Синтез или противоречие? // Природа. 1990. № 4. С. 73–79.

Гоманьков А.В. Идеи С.В. Мейена в теоретической морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Труды IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы организации в морфологии растений» (Санкт-Петербург, 31 января — 3 февраля 2001 г.), СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. С. 18–22.

Гродницкий Д.Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового синтеза // Журн. общ. биол. 2001а. Т. 62. № 2. С. 99–109.

Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. 2-е изд. Саратов: Изд-во «Научная книга». 2001б. 160 с.

Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III. Вып.2. М.: Л.: Наука, 1965. 467 с.

Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. М.: Россельхозиздат, 1983. 240 с.

Гурвич А.Г. Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944. 156 с.

Гурвич А.Г. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука, 1991. 286 с.

Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск, 1966. 148 с. (Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 56.).

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1937. 608 с.

Добринский Л.Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.

Драгавцев В.А., Дьяков А.Б. Теория селекционной идентификации фенотипов растений по фенотипам на ранних этапах селекции // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 30–37.

Дриш Г. Витализм. Его история и система. М., 1915. 279 с.

Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволюция. I. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5–6. С. 52–95.

Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д., Гептнер М.А., Демидова З.А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. (sin. — *melanogaster* Meig.) // Биол. журн. 1937. Т. 6. Вып. 2. С. 311–354.

Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. 144 с.

Евсеев А.В. Импактные районы как отражение особенностей природопользования на севере России // Экология промышленного региона и экологическое образование: Мат-лы Всеросс. научно-практич. конф. Нижний Тагил: Нижнетагильская гос. социально-педагогическая академия, 2004. С. 209–213.

Еремина И.В. Уровень реализации фенофонда как показатель микроэволюционного состояния популяции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 177–185.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003, 542 с.

Жерихин В.В., Расницын А.П. Биологическая регуляция эволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77–81.

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–602.

Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Животовский Л.А. Ламарк был прав // Химия и жизнь — XX1 век. 2003. № 4. С. 22–26.

Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ Dm 412 при помощи гамма-облучения в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 798–803.

Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья / А.В. Бобрецов, А.Б. Бешкарев, В.А. Басов, А.Г. Васильев, В.М. Ефимов, Э.Н. Кудрявцева, И.З. Мегалинская, Н.Д. Нейфельд, С.М. Сокольский, В.В. Теплов, В.П. Теплова. Сыктывкар, 2000. 206 с.

Заренков Н.А. Теоретическая биология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 216 с.

Захаров В.М. Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. Вып. 5(7). С. 54–59.

Захаров В.М. Критерии оценки стабильности развития в природных популяциях // Докл. АН СССР. 1981а. Т. 258. № 1. С. 254–256.

Захаров В.М. Асимметрия морфологических структур животных как показатель незначительных изменений среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1981б. Т. 4. С. 59–66.

Захаров В.М. Флуктуирующая асимметрия как показатель гомеостаза развития // Генетика. 1981в. № 13. С. 241–256.

Захаров В.М. Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 45–55.

Захаров В.М. Гомеорез: онтогенетический, популяционный и эволюционный анализ // Термодинамика и регуляция биологических процессов. М.: Наука, 1984. С. 294–302.

Захаров В.М. Анализ гомеореза как метод биомониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. Т. 7. С. 72–77.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.

Захаров В.М., Зюганов В.В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики // Экология.1980. № 1. С.10–16.

Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отд. Международного фонда «Биотест», 1993. 68 с.

Захаров В.М., Шефтель Б.И., Александров Д.Ю. Нарушения стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих // Докл. АН СССР. 1984. Т. 275. № 3. С. 761–764.

Захаров В.М., Яблоков А.В. Анализ морфологической изменчивости как метод оценки состояния природных популяций // Новые методы изучения почвенных животных в радиоэкологических исследованиях. М.: Наука, 1985. С. 176–185.

Захаров И.А. Двуточечная божья коровка (*Adalia bipunctata* L.) как генетический объект // Генетика. 1995. Т. 31. № 2. С. 149–161.

Захаров И.А. Генетика в XX веке. Очерки по истории генетики. М.: Наука, 2003. 77 с.

Захарова Е.Ю. Анализ закономерностей фенотипической изменчивости глазчатых пятен бархатниц (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae): Автореф. дис. ...канд. биол. наук / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2002. 23 с.

Зеленецкий Н.М. Использование фенов поперечно-полосатой пигментации тела окуня в эколого-популяционных исследованиях // Фенетика природных популяций: Мат-лы IV Всесоюзн. совещания. М.: Наука, 1990. С. 86–87.

Зеленецкий Н.М. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков окуня (*Perca fluviatilis* L.) в ареале: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Борок, 1992. 24 с.

Зюганов В.В. Полиморфизм по числу костных щитков и межпопуляционная изоляция трехиглой колюшки (*Gastrosteus aculeatus*) Белого моря // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 133–139.

Иванов В.В. Местонахождения дуба на юго-востоке // Природа. 1949. № 9. С. 58–61.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. Популяционная морфология плотвы (*Rutilus rutilus*) водоемов Верхней Волги // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 133–139.

Изюмов Ю.Г., Кожара А.В., Касьянов А.Н. Популяционная структура леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) камских водохранилищ // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 11. С. 1644–1654.

Ильенко А.И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука, 1974. 168 с.

Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 223 с.

Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих — стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 171–180.

Инге-Вечтомов С.Г. Прионы дрожжей и Центральная догма эволюционной биологии // Вестн. РАН. 2000. Т. 70. № 3. С. 195–202.

Инге-Вечтомов С.Г. Матричный принцип в биологии (прошлое, настоящее, будущее?) // Экологическая генетика. 2003. Т. 1. № 0. С. 6–15.

Инге-Вечтомов С.Г. Блочный принцип в теории эволюции. Перспективы и парадоксы // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: Т-во научных изданий КМК, 2004. С. 74–88.

Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.

Калабухов Н.И. Спячка животных. М.: Наука, 1967. 242 с.

Камшилов М.М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 2. С. 211–227.

Камшилов М.М. О гипотезе замены фенокопий генокопиями // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. С. 57–60.

Канаев И.И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 299 с.

Канаев И.И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Наука, 1966. 210 с.

Канаев И.И. Гете как естествоиспытатель. Л.: Наука, 1970. 467 с.

Канаев И.И. Избранные труды по истории науки. СПб.: Изд-во «Алетейя», 2000. 493 с.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.

Кизель В.А. Оптическая активность и диссиметрия живых систем // Усп. физ. наук. 1980. Т. 131. Вып. 2. С. 209–238.

Ким Дж.-О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.

Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.

Кирпичников В.С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора // Биол. журн. 1935. Т. 4. № 5. С. 775–800.

Кирпичников В.С. Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1. № 1. С. 121–152.

Кирпичников В.С. О гипотезах наследственного закрепления модификаций // Усп. совр. биол. 1944. Т. 18. № 3. С. 314–339.

Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 391 с.

Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. 2 изд. Л.: Наука, 1987. 519 с.

Кирпичников В.С., Балкашина Е.И. Материалы по генетике и селекции карпа. 2-е сообщ. // Биол. журн. 1936. Т. 5. № 2. С. 327–376.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 246 с.

Клявин А.А. Выделение дискретных вариаций в зонах пигментации обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* L. // Фенетика природных популяций: Мат-лы IV Всесоюзн. совещания. М.: Наука, 1990. С.116–117.

Кожанчиков И.В. Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 6. № 4. С. 16–32.

Кожара А.В. Оценка состояния популяций промысловых карповых рыб с помощью показателей стабильности морфогенеза: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Москва, 1987. 18 с.

Колесников Б.П., Прокаев В.И. Схема лесосорастительного районирования Свердловской области. Свердловск: УФАН СССР, 1965. 270 с.

Колесова Д.А., Кузнецова В.Г., Шапошников Г.Х. Клональная изменчивость у персиковой тли *Myzus persicae* // Энтомол. обозр. 1980. Т. 59. Вып. 3. С. 514–521.

Колчева Н.Е. Динамика экологической структуры популяций лесной мыши на Южном Урале: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1992. 25 с.

Кольцов Н.К. Организация клетки. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 652 с. (цит. по Бабков, 1985).

Конюхов Б.В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих // Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука, 1986. С. 256–266.

Конюхов Б.В., Нончев С.Г. Экспрессия доминантных и рецессивных генов в онтогенезе млекопитающих // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 3. С. 325–334.

Корзинкин Г.С. Использование радиоактивных изотопов в рыбном хозяйстве. М.: Пищепромиздат, 1962. 195 с.

Корона В.В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 272 с.

Корона В.В. О сходстве и различиях морфологических концепций Линнея и Гете // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 3. С. 227–235.

Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 224 с.

Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 252 с.

Корсун О.В. Изменчивость и популяционная структура *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Экология. 1994. Т. 25. № 5. С. 372–379.

Корсун О.В. Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяций (на примере жесткокрылых): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 25 с.

Костенко В.А. Композиции морфотипической изменчивости рисунка жевательной поверхности M^3 у рыжих и серых полевок // Фенетика природных популяций: Мат-лы IV Всесоюзн. совещания. М.: Наука, 1990. С. 133.

Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 1997. 46 с.

Крапивко Т.П. Экология природных популяций грызунов в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Региональная научно-практическая конференция ВУРС-45. Озерск: Редакционно-издательский центр ВРБ, 2002. С. 137–166.

Красилов В.А. Филогения и система // Проблемы филогении и систематики. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1969. С. 12–30.

Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.

Краус Ю.А. Явления самоорганизации в раннем морфогенезе морских гидроидов: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1998. 23 с.

Кренке Н.П. Феногенетическая изменчивость. Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М., 1933–1935. Т. 1. 860 с.

Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.

Креславский А.Г. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков па надкрыльях у жуков-листоедов: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 1978. 22 с.

Криволуцкий Д.А. Радиоэкология сообществ наземных животных. М.: Энергоатомиздат, 1983. 87 с.

Криволуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А., Покаржевский А.Д., Таскаев А.И. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М.: Наука, 1988. 240 с.

Крылов Д.Г., Яблоков А.В. Эпигенетический полиморфизм в строении черепа рыжей полевки // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 4. С. 576–584.

Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.

Кряжимский Ф.В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск, 1988. С. 5–33.

Кряжимский Ф.В. Эколого-генетическая концепция адаптивных реакций гомойотермных животных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 1998. 48 с.

Лаубихлер М., Майеншайн Дж. Онтогения, анатомия и проблемы гомологии: Карл Гегенбаур и американская традиция исследования генераций клеток // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности. СПб.: Fineday press, 2004. С. 132–142.

Лебедев В.С., Иванова Н.В., Павлова Н.К., Полтораус А.Б. Молекулярная филогения палеарктических хомяков // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб., 2003. С. 114–118.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Левых А.Ю. Морфогенетическая структура популяций разных видов мелких млекопитающих на юге Тюменской области и биотопические особенности ее формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2001. 23 с.

Лисин С.Р., Васильев А.Г. Дифференциация населения полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) на урбанизированной территории // Экология. 1985. № 6. С.37–43.

Лисин С.Р., Петров В.С. Морфологические отличия двух городских популяций полевой мыши // Млекопитающие. М., 1982. Т. 1. С. 236.

Лихацкий Ю.П. Опыт фенетического исследования птиц (на примере некоторых воробьиных) // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 132–140.

Лобанова Н.Л. Микробиотопическая изменчивость в природной популяции гоплии золотистой *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera: Scarabaeidae) // Биота горных территорий: история и современное состояние: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 107–111.

Лобанова Н.Л. Эколого-генетический анализ внутривидовой изменчивости и популяционной структуры вида *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera: Scarabeidae) в Восточном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 23 с.

Лобанова Н.Л., Захарова Е.Ю. Протандрия и фенотипическая изменчивость популяций гоплии золотистой *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Проблемы глобальной и региональной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003. С. 122–132.

Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С. 47–55.

Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Демография и морфофизиология мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) // Экология. 1997. № 2. С. 131–138.

Любарский Г.Ю. Судьба методологии // В.Н. Беклемишев Методология систематики. М.: KMK Scientific Press Ltd., 1994. С. 231–249.

Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: KMK Ltd. 1996 а. 436 с.

Любарский Г.Ю. Классификация мировоззрений и таксономические исследования // Сб. трудов Зоол. музея МГУ, 1996 б. Т. XXXIV. С. 75–121.

Любашевский Н.М. Метаболизм радиоизотопов в скелете позвоночных. М.:Наука, 1980. 202 с.

Любашевский Н.М., Пашнина И.А., Тарасов О.В. и др. Новые материалы по популяционно-генетической радиоадаптации мелких млекопитающих на ВУРСе // Экологические проблемы горных территорий: Мат-лы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2002. С. 244–249.

Любищев А.А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те. 1925. Т. 4. Вып. 4. С. 137–153.

Любищев А.А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Т.1. Новосибирск: Наука, 1968. С. 7–29.

Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сборник статей. М.: Наука, 1982. 278 с.

Магомедмирзаев М.М. Что такое «феногенетическая изменчивость»? // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 5. С. 710–716.

Магомедмирзаев М.М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии (Проблемы фенетики растений): Автореф. дис.... докт. биол. наук / АН СССР, ЛГУ. Л., 1977. 35 с.

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 232 с.

Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956. 352 с.

Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука, 1974. 260 с.

Малафеев Ю.М., Кряжимский Ф.В., Добринский Л.Н. Анализ популяции рыси Среднего Урала. Свердловск, 1986. 115 с.

Малиновский А.А. Некоторые вопросы организации биологических систем // Организация и управление (вопросы теории и практики). М.: Наука, 1968. С. 105–138.

Малиновский А.А. Общие вопросы строения систем и их значение для биологии // Проблемы методологии системных исследований. М.: Мысль, 1970. С. 146–183.

Малиновский А.А. Тектология. Теория систем. Теоретическая биология. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 448 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinacea на Урале). М.: Наука, 1973. 283 с.

Мамаев С.А., Махнев А.К. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 140–150.

Мамаев С.А., Махнев А.К. Использование методов фенетики при изучении популяционной структуры и сохранении генофонда у видов древесных растений // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 92–99.

Мамкаев Ю.В. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретической мор-

фологии растений «Типы сходства и принципы организации в морфологии растений». СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. С. 39–50.

Маркерт К., Уршпрунг Г. Генетика развития. М.: Мир, 1973. 270 с.

Марков А.В. Надвидовой таксон как система: модель эволюционного взаимодействия филумов // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. 1996. Т. XXXIV. С. 213–238.

Марков А.В., Наймарк Е.Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: Геос, 1998. 318 с.

Мартюшов В.З., Криволуцкий Д.А., Смирнов Е.Г., Тарасов О.В. Экологические последствия длительного радиоактивного загрязнения на Южном Урале // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. М.: Наука, 1999. С. 49 -71.

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции Albae и Nanae. М.: Наука, 1987. 128 с.

Межжерин В.А. К вопросу о питании обыкновенной и малой бурозубок (*Sorex araneus* L. и *Sorex minutus* L.) // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 6. С. 948–953.

Мейен С.В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 3. С. 353–364.

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1975. С. 66–117.

Мейен С.В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка, 1977. С. 25–33.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–509.

Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция / Под ред. Ю.А. Шрейдера. М.: Наука, 1984. С. 7–32.

Мейен С.В. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука, 1988. С. 91–104.

Мейен С.В. Нетривиальная биология (заметки о ...) // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 4–14.

Мейен С.В., Шрейдер Ю.А. Методологические аспекты теории классификации // Вопросы философии. 1976. № 12. С. 67–69.

Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.

Митрофанов В.Г. Физиологические основы и эволюция доминантности // Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 21–31.

Митрофанов В.Г. Доминантность и рецессивность. М.: Наука, 1990. 113 с.

Михайлов Ю.Е. Иерархический анализ морфологических и эколого-географических аспектов биоразнообразия (на примере Chrysomelidae, Coleoptera): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1999. 20 с.

Монахов В.Г. Географическая изменчивость и демографическая характеристика аборигенных и интродуцированных популяций соболя России: Автореф. дис.... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 47 с.

Морган Т.Г. Экспериментальные основы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.

Мошкин М.П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих (на примере грызунов): Автореф. дис....докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 32 с.

Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. Учебн. пособие. М.: КомКнига, 2005. 520 с.

Нэнни Д. Роль цитоплазмы в наследственности // Химические основы наследственности. М.: Иностранная литература. 1960. С. 112–133.

Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. М.: Мир, 1979. 512 с.

Николис Г., Пригожин И. Познание сложного. Введение. М.: Мир, 1990. 344 с.

Никоро З.С. Предисловие // Гинзбург Э.Х. Описание наследования количественных признаков. Новосибирск: Наука, 1984. С. 3–4.

Новоженов Ю.И. Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций *Melolontha hyppocastani* F. // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. С. 37–44.

Новоженов Ю.И. Эффект популяционного ареала восточного майского хруща *Melolontha hippocastani* F. и его вероятные причины // Проблемы кибернетики. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1972. Т. 2. С. 179–187.

Новоженов Ю.И. Полиморфизм и видообразование // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 1. С. 17–34.

Новоженов Ю.И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 5. С. 668–679.

Новоженов Ю.И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 78–90.

Новоженов Ю.И., Береговой В.Е., Хохуткин И.М. Обнаружение границ элементарных популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1973. С. 252–260.

Новоженов Ю.И., Коробицын Н.М. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых // Журн. общ. биол. 1972. Т. 33. № 3. С. 315–324.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1931. 399 с.

Огнев С.И. Материалы по систематике палеарктических сусликов // Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 317–338.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 509 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 715 с.

Озернюк Н.Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.

Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 23–32. (Тр. Ин-та экологии раст. и животн. УНЦ АН СССР. Вып. 126).

Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.

Оленев Г.В. Эколого-генетические особенности внутрипопуляционных структурно-функциональных группировок грызунов // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 54–68.

Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.

Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 48 с.

Оленев Г.В., Гуляева И.П. Особенности динамики численности, структуры, биохимических и морфофизиологических признаков в популяции рыжей полевки при изменении условий существования // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. V Всесоюзная конф. по экологической физиологии, биохимии и морфологии. Тезисы докл. Фрунзе: Изд-во «Илим», 1977. С.140–142.

Оленов Ю.М. О роли пространственной изоляции в видообразовании // Успехи совр. биол. 1959. Т. 48. Вып. 3(6). С. 329–342.

Оленов Ю.М. Клеточная наследственность, дифференцировка клеток и канцерогенез как проблемы эволюционной генетики // Л.: Наука, 1967. (цит. по Вахтин, 1976).

Оленов Ю.М. Эпигеномная изменчивость соматических клеток // Вестн. АМН СССР. 1968. № 3. С. 3–11.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 222 с.

Орлов С.А. Формирование теории «прерывистого равновесия» // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 158–168

Паавер К.Л. Вопросы синтетического подхода к биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 256 с.

Павлинов И.Я. Подходы к взвешиванию признаков в кладистической систематике // Изв. АН СССР. Биол. науки. 1988. № 11 (299). С. 43–54.

Павлинов И.Я. Методы кладистики. М.: Изд-во МГУ, 1989. 120 с.

Павлинов И.Я. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд-во МГУ, 1990. 159 с.

Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583–600.

Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.

Пендина А.А., Гринкевич В.В., Кузнецова Т.В., Баранов В.С. Метилирование ДНК – универсальный механизм регуляции активности генов // Экологическая генетика. 2004. Т. II. № 1. С. 27–37.

Песенко Ю.А. «Филогенетические презумпции» — могут ли понятия юриспруденции помочь сравнительной биологии? // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 2. С. 146–163.

Петрова И.В. Изоляция, дифференциация и хорологическая структура популяций сосны обыкновенной (на примере Северной Евразии): Автореф. дис.... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 47 с.

Петрова И.В., Санников С.Н., Санникова Н.С., Рябоконь С.М., Духарев В.А. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. 1989. № 6. С. 39–44.

Пикулик М.М. Экспериментальное изучение изменчивости генетического состава сеголеток земноводных // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. Вып. 5(7). С. 85–88.

Пикулик М.М., Косов С.В. Феногеография фоновых видов герпетофауны Белоруссии / / Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 125–132.

Плавильщиков Н.Н. Жуки-дровосеки. Ч.I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 612 с. (Фауна СССР. Т. 21. Насекомые. Жесткокрылые).

Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 147 с.

Пригожин И. Время, структура и флуктуации // Успехи физ. наук. 1980. Т. 131. Вып. 2. С. 185–207.

Пригожин И. От существующего к возникающему. Время и сложность в физических науках. М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит., 1985. 327 с.

Пригожин И. Философия нестабильности // Вопросы философии. 1991. № 6. С. 46–57.

Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. М.: Прогресс, 1986. 431 с.

Присный А.В. Морфологическая основа рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 10. С. 1575–1577.

Промптов А.Н. Плейотропная геновариация «polymorpha» у *Drosophila funebris* Fabr (к вопросу о множественном выражении гена) // Журн. эксперим. биол. 1929. Т. 5. Вып. 3–4. С. 149–181. (цит. по Бабков, 1985).

Разоренова А.П. Материалы к изучению высокогорной фауны грызунов Алтая // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1933. Т.42. Вып. 1. С. 78–80.

Разумовский С.М. Избранные труды. Сборник научных статей / Сост. К.В. Киселева, О.Г. Чертов, Е.М. Веселова. М.: КМК. Scientific Press., 1999. 560 с.

Расницын А.П. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 3–7.

Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы.М.: Наука, 1987. С. 46–64.

Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. об-ва. Т. 73. СПб., 2002. 108 с.

Ратнер В.А. Молекулярно-генетическая система управления // Природа. 2001. № 3. С. 16–22.

Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.

Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. / Под ред. В.В. Меннера, В.П. Макридина. М.: Недра, 1988. С. 76–118.

Рокицкий П.Ф. Поле действия гена. Изучение редуцирующих и прибавляющих щетинки генов у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биол. 1929. Т. 5. Вып. 3–4. С. 182–214. (цит. по Бабков, 1985).

Ромашов Д.Д., Балкашина Е.И. Материалы по генетике *Drosophila funebris* F. I. // Журн. эксперим. биол. 1929. Т. 5. Вып. 2. С. 102–146. (цит. по Бабков, 1985).

Ромашов Д.Д., Балкашина Е.И. Материалы по генетике *Drosophila funebris* F. II. // Журн. эксперим. биол. 1930. Т. 6. Вып. 3. С. 201–219. (цит. по Бабков, 1985).

Рыбников Д.Е., Гилева Э.А., Мирошниченко Г.П. Исследования ДНК азиатских горных полевок // Териология, орнитология и охрана природы: Тез. докл. 11 Всесоюз. симпоз. Якутск, 1986. С. 68–69. (Биологические проблемы Севера. Вып.3).

Рычков Ю.Г., Мовсесян А.А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения // Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М.: Наука, 1972. С. 114–132. (Тр. МОИП).

Сабинин Д.А. О ритмичности строения и роста растений // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 6. С. 991–1010.

Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.

Савостьянов Г.А. Математические принципы трехмерной организации эпителиальных пластов // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых, 2001. С. 135–143.

Свириденко П.А. Рост и развитие европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Зоол. журн. 1959. Т. 33. № 5. С. 756–766.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.

Северцов А.С. О причинах эволюционного стазиса // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 927–935.

Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба Европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 139 с.

Серебровский А.С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана / / Журн. эксперим. биол. (А). 1927. Т. 3. Вып. 1–2. С. 62–124.

Серебровский А.С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 338 с.

Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 272 с.

Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. Л.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.

Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М.: Мир, 1983. 256 с.

Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. М.: Мир, 1998. Т.1. 373 с.

Синева Н.В. Анализ изменения формы черепа грызунов при роющем образе жизни с использованием методов геометрической морфометрии // Проблемы глобальной и региональной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2003 а. С. 245–253.

Синева Н.В. Прогнатизм резцов обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* в горных и равнинных ландшафтах Южного Урала и Зауралья // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междунар. совещ. Москва, 2003 б. С. 321–322.

Смирнов В.С., Шварц С.С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959. С. 91–137. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 18).

Соболевский Е.И. Популяционная морфология ластоногих. Изменчивость и пространственная структура вида. М.: Наука, 1988. 216 с.

Советский энциклопедический словарь (СЭС). М.: Изд-во «Сов. энциклопедия», 1980. 1600 с.

Соколов В.Е., Ильенко А.И. Принципы нормирования антропогенных воздействий на по-пуляции позвоночных// Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л., 1976. С. 76–81.

Стариченко В.И., Васильева И.А., Васильев А.Г. Биологические основы генеза индивидуальной метаболической изменчивости скелета // В.И. Стариченко, Н.М. Любашевский, Б.В. Попов. Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. С. 29–44.

Старобогатов Я.И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука. 1988. С. 138–145.

Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция. М.: Мир, 2002. 237 с.

Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1991. С. 99–114.

Суслов В.В., Гунбин К.В., Колчанов Н.А. Генетические механизмы кодирования биологической сложности // Экологическая генетика. 2004. Т. 2. № 1. С.13–26.

Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.

Татаринов Л.П. Морфология, палеонтология и филогенетика // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 20–31.

Татаринов Л.П. Параллелизмы и направленность эволюции // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 124–144.

Татаринов Л.П. Сальтационизм в современных теориях эволюции // Дарвинизм: история и современность. Л.: Наука, 1988. С. 108–123.

Татарко К.И. Аномалии у карпа и их причинная зависимость // Зоол. журн. 1966. Т. 45. Вып. 12. С. 1826–1834.

Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 214 с.

Тахтаджян А.Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования: Ежегодник. 1971. М.: Наука, 1972. С. 200–279.

Терентьев П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: Изд-во УФАН СССР, 1965. С. 3–20.

Тестов Б.В. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф. дис.... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 35 с.

Тимофеев В.К. Материалы по биологии и экологии млекопитающих острова Барса-Кельмес в связи с акклиматизацией на нем желтого суслика-песчаника // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 4. С. 731–749.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Влияние температуры на образование поперечных жилок на крыльях одной геновариации у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1928. Т. 4. Вып. 3–4. С. 199–228.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114–130.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966. Вып. 16. С. 137–146.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Тимофеева-Ресовская Е.А., Циммерман К. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina* F. (Coleoptera, Coccinellidae) // Радиационная цитогенетика и эволюция. Свердловск, 1965. С. 27–63. (Труды Ин-та биол. УФАН).

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Фены, фенотипы и эволюционная биология // Природа. 1973. № 5. С. 40–51.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Том Р. Динамическая теория морфогенеза // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 145–165.

Трифонов Э.Н. Сегментированный геном. Элементарные структурные единицы генома // Генетика. 2002. Т. 38. № 6. С. 793–798.

Трут Л.Н. Некоторые аспекты генетики пегостей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и взаимоотношения вектора отбора и направления изменчивости // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, Сибирское отд., 1991. С. 67–84.

Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М.: МОИП, 1970. Вып. 45 (60). С. 160–167.

Турутина Л.В. Изучение пространственно-генетической внутрипопуляционной структуры двух видов позвоночных животных (*Lacerta agilis* L., *Clethrionomys glareolus* Schreb.) фе-нетическим методом // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 174–187.

Уоддингтон К.Х. Организаторы и гены. М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1947. 240 с.

Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 267 с.

Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 108–115.

Урманцев Ю.А. Опыт аксиоматического построения общей теории систем // Системные исследования: Ежегодник. 1971. М.: Наука, 1972. С. 128–152.

Урманцев Ю.А. Что должно быть, что может быть, чего быть не может для систем // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 294–304.

Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии (философские и естественнонаучные аспекты). М.: Мысль, 1974. 229 с.

Уэйклин Д. Генетический контроль восприимчивости и устойчивости к паразитарным болезням. М.: Колос, 1983. 409 с.

Филиппов Н.Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. журн. 1961. Т. 40. Вып. 3. С. 372–385.

Филипченко Ю.А. Этюды по изменчивости // Тр. Петергоф. о-ва испытателей природы, 1920. Т. 51. Вып. 1. С. 159–204. (цит. по Филипченко, 1978).

Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, 1978. 236 с.

Фирсова В.П., Мещеряков П.В., Прокопович Е.В. Особенности пространственного распределения стронция-90 и цезия-137 в почвенном покрове зоны ВУРСа (на примере Каменского района) // Реализация Государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона. Екатеринбург,1993. С. 86–88.

Фридман В.С. Типологическая и биологическая концепции вида: поглощающий антагонизм или дополнительность? // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1996. Т. XXXIV. С. 183–210.

Хакен К. Синергетика. М.: Мир, 1980. 404 с.

Хиревич Е.А., Васильев А.Г., Шепель А.И. Сравнительный анализ обыкновенных полевок из рациона ушастой совы и пойманных ловушками // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. Вып. 2. С. 274–282.

Хиревич Е.А., Васильев А.Г., Шепель А.И. Экспериментальная оценка поведенческих реакций разных демографических групп обыкновенных полевок в тесте типа «открытое поле» // Биота горных территорий: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2002. С. 261–269.

Холлидей Р. Эпигенетическая наследственность // В мире науки. 1989. № 8. С. 30–38.

Царапкин С.Р. О направленной изменчивости у Coccinellidae. I. Анализ первого периода пигментации // Журн. эксперим. биол. 1930. Т. 6. Вып. 2. С. 139–155.

Чайковский Ю.В. Грамматика биологии // Вестн. АН СССР. 1986. № 3. С. 47–58.

Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 270 с.

Чебанов С.В. Теория классификаций и методика классифицирования // Научно-техническая информация. Сер. 2. Информационные процессы и системы. 1977. № 10. С. 1–10.

Чебанов С.В. Представление о форме в естествознании и основания общей морфологии // Organilise vormi teooria (Теория органической формы). Tartu: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 25–41.

Чепраков М.И., Евдокимов Н.Г., Глотов Н.В. Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Генетика. 2005. Т. 41, № 11. С. 1552–1558.

Черданцев В.А. Морфогенез и эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. 360 с.

Черепанов В.В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, 1986. 239 с.

Черноусова Н.Ф., Толкачев О.В. Некоторые особенности бурозубок урбанизированных территорий. // Экология фундаментальная и прикладная. Проблемы урбанизации. Мат-лы международной научно-практической конференции. Екатеринбург, 2005. С.372–375.

Черных В.В. Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. М.: Наука, 1986. 163 с.

Чесноков Н.И. О закономерностях акклиматизации ондатры // Экология. 1976. № 6. С. 3–70.

Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. Сер. А. 1926. Т. 2. № 1. С. 3–54.

Четвериков С.С. Проблемы общей биологии и генетики (воспоминания, статьи, лекции). Новосибирск: Наука, 1983. 273 с.

Чибилев А.А. Сохранить навечно // Природа и мы. Челябинск: Южно-Урал. книжн. изд-во, 1978. С. 48–60.

Чибилев А.А. Зеленая книга степного края. Челябинск: Южно-Урал. книжн. изд-во, 1983. 156 с.

Чураев Р.Н. Гипотеза об эпигене // Исследования по математической генетике. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1975. С. 77–94.

Чураев Р.Н. Контуры неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. № 2. С. 99–122.

Шадрина Л.Г., Вольперт Я.Л., Данилов В.А., Шадрин Д.Я. Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера: Морфогенетический подход. Новосибирск: Наука, 2003. 110 с.

Шапошников Г.Х. Специфичность и возникновение адаптации к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования) // Энтомол. обозр. 1961. Т. 40. № 4. С. 739–762.

Шапошников Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidoidea) // Энтомол. обозр. 1965. Т. 44. № 5. 3–25.

Шапошников Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции как критерий вида // Энтомол. обозр. 1966. Т. 45. № 1. С. 3–35.

Шаталкин А.И. Методологические аспекты применения математических методов в систематике // Теория и методология биологической классификации. М.: Наука, 1983. С. 46–55.

Шаталкин А.И. Биологическая систематика. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. 183 с.

Шаталкин А.И. Иерархии в систематике. Теоретико-множественная модель // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56. № 3. С. 277- 289.

Шаталкин А.И. Эссенциализм и типология // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. 1996. Т. 34. С. 123–154.

Шаталкин А.И. Проблема архетипа и современная биология // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 4. С. 275–291.

Шаталкин А.И. Молекулярная филогения — революционный прорыв в систематике / / Эволюционные факторы формирования животного мира. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С. 30–43.

Шварц С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1959. Вып. 11. С. 507–524.

Шварц С.С. Морфологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения // Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Свердловск, 1962. Вып. 29. С. 45–51.

Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т.1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 156 с. (Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 33.)

Шварц С.С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса (постановка проблемы) // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965. С. 21–32.

Шварц С.С. Принцип оптимального фенотипа // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. № 1. С. 12–24.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных (Экологические механизмы эволюционного процесса). Свердловск, 1969. 169 с. (Тр. Ин-та экол. растений и животных).

Шварц С.С. Проблема вида и новые методы систематики // Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск, 1973. С. 3–18.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шварц С.С., Ищенко В.Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. Свердловск. 1971. 60 с. (Тр. Ин-та экол. растений и животных УФАН СССР. Вып. 79.).

Шварц С.С., Покровский А.В., Овчинникова Н.А. Экспериментальное исследование принципа основателя // Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск: УФАН СССР, 1966. С. 29–33.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

Шепель А.И. Воздействие ушастой совы на популяционную структуру обыкновенной полевки // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 1995. Вып. 1. С. 168–178.

Шепель А.И. Хищные птицы и совы в экосистемах лесной зоны: Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 40 с.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. М.: Высш. школа, 1997. 512 с.

Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 1. С. 38–54.

Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984 а. Т. 15. № 2. С. 115–136.

Шишкин М.А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984 б. С.196–216.

Шишкин М.А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 63–73.

Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра. 1988. С. 142–168.

Шмальгаузен И.И. Современные задачи феногенетики // Изв. Отд. математ. и естеств. наук АН СССР. Сер. биол. 1937. № 3. С. 895–906.

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с. (цит. по Шмальгаузен, 1983).

Шмальгаузен И.И. Возникновение и преобразование системы морфогенетических корреляций в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1. № 3. С. 349–370.

Шмальгаузен И.И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 3. С. 307–354. (цит. по Шмальгаузен, 1983).

Шмальгаузен И.И. Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6. № 6. С. 363–380. (цит. по Шмальгаузен, 1983).

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. (Теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Шмальгаузен И.И. Что такое наследственная информация? // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966. Вып.16. С. 23–35.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.

Шрейдер Ю.А. Типология как основа классификации // НТИ. Сер. 2. Информ. процессы и системы. 1981. № 11. С. 1–5.

Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 5. С. 113–123.

Эванс В.Е., Яблоков А.В. Изменчивость окраски китообразных: новый подход к исследованию окраски млекопитающих. М.: Наука, 1983. 131 с.

Эфрусси Б.С. О ядерной и цитоплазматической наследственности // Известия АН СССР. Сер. биол. 1959. № 3. С. 359–367.

Юдин Б.С. Экология бурозубок (р. Sorex) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск, 1962. С. 33–134.

Юшков П.И., Трапезников А.В., Молчанова И.В. и др. Радиоэкологические исследования прибрежной зоны водосбора озер на территории ВУРСа Свердловской области // Реализация Государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона. Екатеринбург, 1993. С. 9–0.

Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.

Яблоков А.В. Популяционная морфология животных // Зоол. журн. 1968. Т. 47. Вып. 12. С. 1749–1765.

Яблоков А.В. Две старые эволюционные проблемы: соотношение онто- и филогенеза и принципы естественного отбора (методологические очерки) // Философия и теория эволюции. М.: Наука, 1974. С. 121–155.

Яблоков А.В. История, современное состояние и пути развития фенетических исследований // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. вып.5(7). С. 5–12.

Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.

Яблоков А.В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3–14.

Яблоков А.В. Популяционная биология: Учеб. пос. для биол. спец. вузов. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) // Журн. общ. биол. 1981а. Т. 42. № 5. С. 645–656.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) // Вестн. зоол. 1981 б. № 2. С. 14–21.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы — *Lacerta agilis*) // Вестн. зоол. 1981в. № 3. С. 11–16.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. школа, 1985. 160 с.

Яблонка Е., Лэмб М.Дж. Эпигенетическая наследственность в эволюции // Цитология. 2003. Т. 45. № 11. С. 1057–1072.

Яковлев В.Н., Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Зеленецкий Н.М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 53–64.

Akam M. Genes, homeosis and evolution of segment indentity: no need for hopeless monsters // Int. J. Dev. Biol. 1998. V. 42. P. 445–451.

Alberch P. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. 1980. V. 20. P. 653–667.

Alberch P. Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander Bolitoglossa. I. Function // Evolution. 1981. V. 35. P. 84–100.

Alberch P. Developmental constraints in evolutionary process // Evolution and development / Ed. Bonner J.T. Berlin–Heidelberg–New York: Springer, 1982. P. 313–332.

Alberch P. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibian // Evolution. 1985. V. 39. P. 8–23.

Alberch P., Alberch J. Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae) // J. Morphol. 1981. V. 167. P. 249–264.

Alberch P., Gould S.J., Oster G., Wake D.B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. 1979. V. 5. P. 296–317.

Andersen T., Wiig Ш. Epigenetic variation in a fluctuating population of lemming (*Lemmus lemmus*) in Norway // J. Zool., Lond. 1982. V. 197. P. 391–404.

Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbanization process in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriol. 1978. V. 23. № 20. P. 340–358.

Atchley W.R. Development quantitative genetics and the evolution of ontogenies // Evolution, 1987. V. 41. № 2. P. 316–330.

Avise J.S. The history and purview of phylogeography: a personal reflection // Molecular Ecol. 1998. V. 7. P. 371–379.

Avise J.S., Arnold J., Ball R.M., Bermingham E., Lamb T. et al. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annual Rev. Ecol. Syst. 1987. V. 18. P. 489–522.

Avise J.S., Smith M.H., Selander R.K., Lawlor T.E. Biochemacal polymorphism and systematics in the genus *Peromiscus*. V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys* // Syst. Zool. 1974. V. 23. № 2. P. 42–56.

Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in a population of *Apodemus agrarius*. II. Habitats of the striped field mouse in town // Acta Theriol. 1979. V.24. N 30. P. 405–415.

Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Demographic process in an urban population of the striped field mouse // Acta Theriol. 1981. V. 26. № 7. P. 275–283.

Baker R.J. Chromosome flow between chromosomally characterized taxa of a volant mammal, *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomatidae) // Evolution. 1981. V. 35. № 2. P. 296–305.

Baker-Cohen K.F. Visceral and vascular transposition in fishes and comparison with similar anomallies in man // Amer. J. Anat. 1961. V. 109. № 1. P. 37–55.

Balkaschina E.I. Ein Fall der Erbhomoosis (die Genovariation «Aristopedia» bei *Drosophila melanogaster* // Roux'Arch. Entwicklungsmech. Organ. 1929. Bd 115. H. 3. S. 448–463. (цит. по Бабков, 1985).

Banach A. Population of the Bank Vole in the mosaic of forest biotopes // Acta Theriol. 1988. V. 33. № 8. P. 87–102.

Banach A., Vasilyev A., Vasilyeva I. Differences in the ecological and craniometric parameters of *Clethrionomys glareolus* individuals inabiting forest biotopes and ecotone // Biodiversity and Adaptation: Abstr. Fifth International Conference "Rodens & Spatium". Rabat, Maroc, 1995. P. 87.

Banach A., Vasilyev A., Vasilyeva I. Ecological and non-metric skull variability of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) inabiting two forest biotopes and ecotone // 2-nd European Congress of Mammalogy: Abstr. Southampton, 1995. P. 1.

Barlow D.P. Gametic imprinting in mammals // Science. 1995. V. 270. P. 1610–1613.

Bateson W. Materials for the study of variation, treated with especial regard to discontinuity in the origin of species. L.: Macmillan, 1894. 598 p. (цит. по Бабков, 1985).

Bauchau V. Non-metrical variation in wild mammals: a bibliography // Mammal. Rev. 1988. V. 18. P. 195–200.

Beardmoore J.A. Developmental stability in constant and fluctuating environment // Heredity. 1960. V. 14. P. 411–422.

Bensasson D., Petrov D.A., Zhang D.X., Hartl D.L., Hewitt G.M. Genomic gigantism: DNA loss is slow in mountain grasshoppers // Mol. Biol. Evol. 2001. V. 18. P. 246–253.

Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetical Research, Cambr. 1963. V. 4. P. 193–220.

Berry R.J. The evolution an island population of the house mouse // Evolution. 1964. V.18. № 3. P. 468–483.

Berry R.J. The biology of non-metrical variation in mice and man // The skeletal biology of earlier human populations. Brothwell D.R.(Ed.). London: Pergamon Press, 1968. P. 103–133.

Berry R.J. History in the evolution of *Apodemus sylvaticus* (Mammalia) at one edge of it's range // J. Zool., London. 1969 a. V. 155. № 1. P. 5–17.

Berry R.J. Non-metrical skull variation in two Scottish colonies of the gray seal // J. Zool., London. 1969 б. V. 157. P. 11–18.

Berry R.J. Chance and change in British long-tailed field mice (*Apodemus sylvaticus*) // J. Zool., London. 1973. V. 170. P. 351–366.

Berry R.J. Genetics of insular populations of mammals, with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals // Biol. J. Lin. Soc. 1986. V. 28. P. 205–230.

Berry A.C., Berry R.J. Epigenetic variation in the human cranium // J. Anatomy. 1967. V. 101. P. 361–379.

Berry R.J., Jakobson M.E. Ecological genetics of an island population of the house mouse (*Mus musculus*) // J. Zool., London. 1975. V. 175. P. 523–540.

Berry R.J., Jakobson M.E., Peters J. The house mice of the Faroe Islands: a study in microdifferentiation // J. Zool., London. 1978. V. 185. P. 73–92.

Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 557–615.

Bird A. Comments on “”Epigenetic inheritance in evolution” // J. Evol. Biol. 1998. V. 11. P. 185–188.

Bird A. DNA methylation patterns and epigenetic memory // Genes. Dev. 2002 a. № 1. 16 (1).

Bird A. Cancer epigenetics and methylation // Science. 2002 б. № 13. 297 (5588).

Black D.L. Protein diversity from alternative splicing: a chalenge for bioinformatics and post-genome biology // Cell. 2000. V. 103. № 3. P. 367–370.

Blow D.M., Boyd G.J. Inharitance of reduction, loss, and asymmetry of the pelvis in *Pungitius pungitius* (ninespine stockle back) // Heredity. 1992. V. 68. P. 33–42.

Bonabeau E. Flexibility at the edge of chaos: a clear example from foraging in ants // Acta Biotheoretica. 1997. V. 45. P. 29–50.

Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. 198 p.

Bookstein F.L. Combining the tools of geometric morphometrics // Advances in morphometrics / Eds. Marcus L., Corti M., Loy A., Slice D. N.Y.; L.: Plenum Press, 1996. P. 131–152.

Boussy I.A., Itoh M. Wanderings of hobo: a transposon in *Drosophila melanogaster* and its close relatives // Genetica. 2004. V. 120. P. 125–136.

Bovery T. Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeanderter Furchung, zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativunglecher Chromosomen-Teilung // Festschrift fur Richard Hertwig, Jena: Fischer, 1910. V. 3. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Bujalska G. Ecologiczne aspekty rosrodosci nornicy rudey, *Clethrionomys glareolus* (Schr., 1780) // Wiad. ecol. 1979. V. 25. № 3. P. 25–40.

Cavalier-Smith T. Evolution of genome size. New York: John Wiley & Sons., 1985.

Cheverud J.M., Buikstra J.E. Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. III. Relative heritability of skeletal nonmetric and metric traits // Am. J. Phys. Anthrop. 1982. V. 59. P. 151–155.

Chitty D. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // Proc. Ecol. Soc. Aust. 1967. V. 2. P. 51–78.

Clarke G.M. Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress of genetic and environmental origin // Acta Zool. Fennica. 1992. V. 191. P. 31–35.

Corruccini R. An examination of the meaning of cranial discrete traits for human skeletal bioligical studies // Am. J. Phys. Anthrop. 1974. V. 40. P. 425–446.

Cosma M.R. Ordered recruitment: gene-specific mechanism of transcription activation // Molecular cell. 2002. V. 10. № 2. P. 227–236.

Cuvier G. Le гидне animal distribue d'априя son organization ets. Paris. Deterville, 1817. T. 1–4. (цит. по Беклемишев, 1994).

David J.R., Capy P., Gauthier J.-P. Abdominal pigmentation and growth temperature in *Drosophila melanogaster*: similarities and differences in the norms of reaction of successive segments // J. Evol. Biol. 1990. V. 3. № 5/6. P. 429–445. .

Davidson E.H. Genomic regulatory Systems. Development and Evolution. San-Diego: Acad. Press, 2001. 120 p.

De Jong G., Scharloo W. Introduction: The place of population genetics in evolutionary biology // Population genetics and evolution. Berlin;Heidelberg: Springer -Verlag, 1988. P. 1–11.

De Queiroz K., Poe S. Philosophy and phylogenetic inference: a comparison of likelihood and parsimony methods in the context of Karl Popper's writings on corroboration // Syst. Biol. 2001. V. 50. P. 305–321.

De Robertis E.A., Morita E.A., Cho K.W.Y. Gradient fields and homeobox genes // Development. 1991. V. 112. P. 669–678.

De Sousa J.P., Quartau J.A., Mathias M. da L. Epigenetic and morphometric divergence among black rat, *Rattus rattus*, populations on Western European islands // Folia Zool. 2002. V. 51. (Suppl. 1). P. 109–123.

De Winter W. The Beanbag Genetics Controversy: Towards a synthesis of opposing views of natural selection // Biology and Philosophy. 1997. V. 12. P. 149–184.

Debat V., Alibert P., David P., Paradis E., Auffray J.-Ch. Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse // Proc. Royal Soc. Lond. B. 2000. V. 267. P. 423–430.

Dempster E.R., Lerner J.M. Heritability of threshold characters // Genetics. 1950. V. 35. P. 212–236.

Deol M.S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XIV. Minor variation of the skull // J. Genet. 1955. V. 53. P. 498–514.

Deol M.S. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXIV. Further data on skeletal variation in wild populations // J. Embriol. exp. Morph. 1958. V. 6. P. 569–575.

Deol M.S., Grüneberg H., Searle A.G., Truslove G.M. Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. I. A British branch of the C57BL strain // J. Morph. 1957. V. 100. P. 345–360.

Deol M.S., Truslove G.M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XX. Maternal physiology and variation in the skeleton of C57BL mice // J. Genet. 1957. V. 55. P. 288–312.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1937. XIV + 364 p.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N. Y.: Columbia Univ. Press, Ibid. 1951. 3 + 364 p.

Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955. V. 20. p. 1–15.

Dobzhansky Th. Sergei Sergeevich Tchetverikov, 1880–1959 // Genetics. 1967. V. 55. № 1. P. 1–3.

Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N.Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1970. XIII + 505 p.

Dorn R., Krauss V., Reuter G., Saumweber H. The enhancer of position-effect variegation of *Drosophila*, E(6ar) 3–93D, codes for a chromatin protein containing a conserved domain common to several transcriptional regulators // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1993. V. 90. P. 11376–11380. (цит. по Jablonka, Lamb, 1998).

Dunaway P.B., Kaye S.V. Effects of ionizing radiation on mammal populations on the White Dak Lake Bed // Radioecology / Amer. Inst. Biol. Sci. Washington: Reinhold Publ. Corp., 1963. P. 333–338.

Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria, an alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology. San Francisco: Freeman & Cooper, 1972. P. 82 -115.

Evans W.E., Yablokov A.V. Noninvasive study of Mammalian populations. Sofia: Pensoft Publishers, 2004. 142 p.

Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics (3rd ed.). N.Y.: Longman, 1960. 438 p.

Farris J.S. Estimating phylogenetic trees from distance matrices // Amer. Natur. 1972. V. 106. P. 645–668.

Farris J.S. Outgroups and parsimony // Syst. Zool. 1982. V. 31. P. 328–334.

Farris J.S. The retention index and the rescaled consistency index // Cladistics. 1989. V. 5. P. 417–419.

Fedorov N.V. About maize transposable elements and development // Cell. 1989. V. 56. P. 181–191. (цит. по Jablonka, Lamb, 1998).

Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., Jaarola M., Cook J.A. Phylogeography of lemmings (*Lemmus*): no evidence for postglacial colonization of Arctic from the Beringian refugium // Molecular Ecol. 2003. V. 12. P. 725–731.

Fedorov V.B., Stenseth N.C. Multiple glacial refugia in the North American Arctic: inference from phylogeography of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus)* // Proc. Royal Soc., Lond. Ser. B. 2002. V. 269. P. 2071–2077.

Fedorova L., Fedorov A. Introns in gene evolution // Genetica. 2003. V. 118. P. 123–131.

Fell D.A., Wagner A. The small world of metabolism // Nat. biotechnol. 2000. V. 18. P. 1121–1122. (цит. по Hahn, Wray, 2002).

Felsenstein J. Numerical methods for inferring evolutionary trees // Quart. Rev. Biol. 1982. V. 57. P. 379–404.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. V. 39. P. 783–791.

Felsenstein J. PHYLIP 3.2. Manual. University of California Herbarium, Berkley. California, 1989. 124 p.

Felsenstein J. PHYLIP 3.6b. Manual. University of California Herbarium, Berkley. California, 2004. 128 p.

Festing M. Mouse strain identification // Nature. 1972. V. 238. P. 351–352.

Fields C., Adams M.D., White O., Venter J.C. How many genes in the human genome // Nat. Genet. 1994. V. 7. P. 345–346.

Finnegan M. Non-metrical variation of infracranial skeleton // J. Anat. 1978. V. 125. P. 23–37.

Ford E.B. Polymorphism and taxonomy // The New Systematics. Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 461–503.

Gehring W.J. The homeobox: a key to the understanding of development? // Cell. 1985. V.40. P. 3–5.

Gehring W.J. Homeo Boxes in the study of development // Science. 1987. V. 236. P. 1245–1252.

Geoffroy St.-Hilaire E. Note sur la thйorie des analogues // Rev. encyclpйdique. 1830. T. 46. P. 709–712. (цит. по Канаев, 1963).

Geoffroy St.-Hilaire I. Histoire naturella gйnйrale des гugnes organiques. T. II. Paris, 1859. 523 p. (цит. по Канаев, 1966).

Geoffroy St.-Hilaire J. Vie, travaux et doctrine scientificue d'Etienne Geoffroy Sain-Hilaire. Paris, 1847. (цит. по Амлинский, 1955).

Gilbert S.F. Diachronic biology meets Evo-Devo: C.H. Waddington's approach to Evolutionary Developmental Biology //American Zoologist. 2000. V. 40. P. 729–737.

Gilbert S.F. Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen // Biology and Philosophy. 2003. V. 18. P. 347–352.

Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology // Developmental Biology. 1996. V. 173. P. 357–372.

Gill C.D., Fisk D.M. Vertebral abnormalities in sockeye, pink, and chum salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. 1966. V. 95. № 2. P. 177–182.

Goldschmidt R.B. The Material Basis of Evolution. New Haven Conn.: Yale Univ.Press, 1940. 436 p.

Goloboff P.A., Pol D. Semi-strict supertrees // Cladistics. 2002. V. 18. P. 514–525.

Goodwin B. Development and evolution // J. Theoret. Biol. 1982. V. 97. P. 43–55.

Goodwin B. How the Leopard changed its spots: The evolution of complexity. N.Y.: Scribner's. 1995. p.

Gould S.J. Ontogeny and Phylogeny. Cambrige: Harvard University Press, 1977. 268 p.

Gould S.J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Palaeobiology. 1977. V. 3. P. 115–151.

Graham J.H., Felley J.D. Genomic coadaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obesus* (Pisces, Centrarchidae) // Evolution. 1985. V. 39. P. 104–114.

Green E.L., Russel W.L. A difference in skeletal type between reciprocal hybrids of two inbred strains of mice (C57BL and C3H) // Genetics. 1951. V. 36. P. 641–651.

Greenbaum J.F. Genetic interactions between hybridizing cytotypes of the tent-making bat (*Uroderma bilobatim*) // Evolution. 1981. V. 35. № 2. P. 306–318.

Grewal M.S. The rate of genetic divergence in the C57BL strain of mice // Genet. Res., Cambr. 1962. V. 3. P. 226–237.

Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column // J. Genet. 1950. V. 50. P. 112–141.

Grüneberg H. The genetics of a tooth defect in the mouse // Proc. R. Soc. B. 1951. V. 138. P. 437–451.

Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continious variations // J. Genet. 1952 a. V. 51. P. 95–114.

Grüneberg H. The genetics of the mouse // Bibl. Genet. 1952 б. V. 15. 650 p.

Grüneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants // J. Genet. 1955. V. 53. P. 515–533.

Grüneberg H. The Pathology of Development. Oxford: Blackwell, 1963. 309 p.

Grüneberg H. Genetical research in an area of high natural radioactivity in South India // Nature. 1964. V. 204. № 4955. P. 222–224.

Gurwitch A. Ьber Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese // Arch. Entwicklungs. Mech. 1910. Bd 30. S. 133–193.

Gvozdev V.A., Belyaeva E.Sp., Ilyin Y.N., Amosova I.S., Kaidanov L.Z. Selection and transposition of mobile dispersed genes in *Drosophila melanogaster* // Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol.1981. V. 45. P. 673.

Haaker P.L., Lane E.D. Frequences of anomalies in a bothid, *Paralichthys californicus* and a pleurinectid, *Hypsopsetta guttata* flatfish // Copeia. 1973. № 1. P. 22–25.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Bd 1, 2. Berlin, 1866. (цит. по Канаев, 1966).

Haeckel E. Ьber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie // Jenaische Zeitschrift fьr Naturwissenschaft. 1870. Bd 5. S. 353–370.

Haecker V. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsananalyse (Phдnogenetik). Gemeinsame Aufgaben und Entwicklungsgeschichte. Jena: G. Fischer, 1918. X + 344 S.

Haecker V. Aufgaben und Ergebnisse der Phдnogenetik // Bibliographia Genetica Hrsg. J.P. Lotsy, H.N. Kooiman. The Hague: Martinus Nijhoff, 1925. Bd 1. S. 93–314.

Hahn M.W., Wray G.A. The g-value paradox // Evolution & Development. 2002. V. 4. № 2. P. 73–75.

Hall B.K. Epigenetics: Regulation not replication // J. Evol. Biol. 1998. V. 11. P. 201–205.

Hall B.K. Evolutionary Developmental Biology. 2nd edn. Boston: Kluwer, 1999. 285 p.

Hall B.K. Guest editorial: Evo-Devo or Devo-Evo — Does it matter? // Evolution and Development. 2000. V 2. P. 177–178.

Hall B.K. Organic selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour // Biology and Philosophy. 2001. V. 16. P. 215–237.

Hall B.K. Unlocking the Black Box between genotype and phenotype: cell condensations as morphogenetic (modular) units // Biology and Philosophy. 2003. V. 18. P. 219–247.

Hall B.K., Miyake T. "All for One and One for All: condensations and the initiation of skeletal development" // BioEssays. 2000. V. 22. P. 138–147.

Hammer Ш., Harper D.A.T., Ryaen P.D. PAST — Palaeontological Statistics, ver. 1.34. 2005. 66 p.

Hardig T.M., Soltis P.S., Soltis D.E. Diversification of the North American shrub genus *Ceanothus* (Rhamnaceae): conflicting phylogenies from nuclear ribososmal DNA and chloroplast DNA // Amer. J. Bot. 2000. V. 87. P. 108–123.

Hardy A. The Living Stream: A restatement of evolution theory and its relation to the spirit of man. London: Collins, 1965. (цит. по Hall, 2001).

Harrison R.G. Experiments on the development of the forelimb of *Ambystoma*, a self-differentiating equipotential system // J. Exp. Zool. 1918. V. 25. P. 413–461. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Harrison R.G. Embriology and its regulations // Science. 1937. V. 85. P. 369–374. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Hartl G.B., Suchentrunk F., Nadlinger K., Willing R. An integrative analysis of genetic differentiation in the brown hare *Lepus europaeus* populations // Acta Theriol.1993. V. 38 (Suppl.2). P. 33–58.

Hartl G.B., Suchentrunk F., Willing R., Petznek R. Allozyme hetrozygosity and fluctuating asymmetry in the brown hare (*Lepus europaeus*): a test of the developmental homeostasis hypothesis // Phil. Trans. Royal. Soc. Lond. B. 1995. V. 350. P. 313–323.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61. № 3. P. 436–448.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Ill. Press, 1966. 263 p.

Hilborn R. Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus* // Heredity. 1974. V. 33. P. 87–89.

Ho M.W., Saunders P.T. Beyond Neo-Darwinism: An epigenetic approach to evolution // J. Theoretical Biol. 1979. V. 90. P. 515–530.

Holliday R. Mechanisms for the control of gene activity during development // Biol. Rev. 1990. V. 65. P. 431–471.

Holliday R. The inheritance of epigenetic defects // Science. 1987. V. 238. P. 163–170.

Howe W.L., Parsons P.A. Genotype and environment in the determination of minor skeletal variants and body weight in mice // J. Embryol. Exp. Morph. 1967. V. 17. P. 283–292.

Hull D.L. The effect of essentialism on taxonomy — two thousands years of stasis // British J. Philos. Sci. V. 15. № 60. P. 314–326.; V. 16. № 61. P. 1–18.

Huxley J.S. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Unwin, 1942. 645 p.

Huxley J., de Beer G.R. The elements of experimental embriology. Cambrige: Univ. Press, 1934. 514 p.

Ibrahim K.H., Gupta S.D., Sen P.R. Malformation of the vertebral column in single spawn progeny of *Labeo rohita* (Hamilton) // Bamidgeh. 1982. V. 34. № 2. P. 59–62.

International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of a human genome // Nature. 2001. V. 409. P. 860–921.

Jablonka E., Lachmann M., Lamb M.J. Evidence, mechanisms and models for the inheritance of acquired characters // J. Theor. Biol. 1992. V. 158. P. 245–268.

Jablonka E., Lamb M. J. The inheritance of acquired epigenetic variations // J. Theoret. Biol. 1989. V. 139. P. 69–83.

Jablonka E., Lamb M.J. Epigenetic inheritance and evolution: the lamarckian dimension. Oxford, U.K.: Oxford University Press, 1995. p.

Jablonka E., Lamb M.J. Epigenetic inheritance in evolution // J. Evol. Biol. 1998. V. 11. P. 159–183.

Jernvall J., Keranen S.V., Thesleff I. Evolutionary modification of development in mammalian teeth: quantifying gene expression patterns and topography // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 14444 — 14448.

Johnson K.P., Drown D.M., Clayton D.H. A data based parsimony method of cophylogenetic analysis // Zoologica Scripta. 2001. V. 30. P. 79–87.

Kauffman S.A. The origins of order. Self-organization and Selection in Evolution. New York: Oxford Univ. Press, 1993. 709 p.

Kauffman S.A., Johnsen S.J. Coevolution at the edge of chaos: coupled fitness landscapes, poised states, and co-evolutionary avalanches // J. Theor. Biol. 1991. V. 149. P. 467.

Kieser J.A., Groenveld H.T. Fluctuating odontometric asymmetry, morphological variability, and genetic monomorphism in the cheetah *Acinonix jubatus* // Evolution. 1991. V. 45. P. 1175–1183.

Kincaid H.L. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Board Can. 1976. V. 33. № 11. P. 2420–2426.

Kirschner M., Gerhart J. Comments on «Epigenetic inheritance in evolution» // J. Evol. Biol. 1998. V. 11. P. 213–217.

Kitcher P. Ghostly whispers: Mayr, Chiselin, and the "philosophers" on the ontological status of species // Boilogy and Philosophy. 1987. V. 2. № 2. P. 184–192.

Klingenberg C.P. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // Developmental Instability: Causes and Consequences / Ed. M. Polak. New York: Oxford University Press, 2003. P.427–442.

Kluge A.G. Parsimony with and without scientific justification // Cladistics. 2001. V. 17. P. 199–210.

Koivunen V., Korpimaki E., Hakkarainen H., Norrdahl K. Prey choice of Tengmalm"s owls (*Aegolius funereus funereus*): Preference for substandard individuals? // Can. J. Zool. 1996. V. 74. № 5. P. 816–823.

Krammer P.H. CD95"s deadly mission the immune system // Nature. 2000. V. 407. № 6807. P. 789–795.

Krebs C.J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation // Can. J. Zool. 1978. V. 56. P. 2463–2480.

Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.

Kruskal J.B. Non-metric multidimensional scaling; a numerical method // Psychometrika. 1964. V. 29. P. 115–129.

Lazarova I. Epigenetic variation and fluctuating asymmetry of the house mouse (*Mus*) in the Chech Republic // Folia Zool. 1999. V. 48 (Suppl. 1). P. 37–52.

Leamy L. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible // Genetica. 1993. V. 89. P. 139 -153.

Leary R.F., Allendorf F.W., Knudson R.L. Developmental stability and ensyme heterozigisity in rainbow trout // Nature. 1983. V. 301. № 5895. P. 71–72.

Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen R.L. Developmental instability as an indicator of reduced genetic variation in hatchery trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 1985 a. V. 114. P. 230–235.

Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen R.L. Developmental instability and high meristic counts in interspecific hybrids of salmonid fishes // Evolution. 1985 б. V. 39. P. 1318–1326.

Lerner I.M. Genetic homeostasis. New York: John Wiley, 1954. 134 p.

Lewis E.B. Regulation of the genes of the bithorax complex in *Drosophila* // Cold Spring Harbor Symp. Ouant. Biol. 1985. V. 50. P. 155–164.

Li E., Beard C., Forster A.C., Bestor T.H., Jaenisch R. DNA methylation, genomic imprinting, and mammalian development // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1993. V. 58. P. 297–305.

Li W.H., Graur D. Fundamentals of Molecular Evolution. Sunderland. MA: Sinauer, 1991.

Lidicker W.Z., Jr. An overview of dispersal in non-volant small mammals // Marine Science. 1985. V. 27. (Suppl.1.). P. 369–385.

Lindsley D.L., Grell E.H. Genetic variation of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Wash. Publ.,1968. V. 627. 472 p.

Lorenc A., Makalowski W. Transposable elements and vertebrate protein diversity // Genetica. 2003. V. 118. P. 183–191.

Lovelock J.E. Gaia: A new look at Life on Earth. N.Y.; L.: Oxford Univ. Press, 1979. 157 p.

Lovelock J.E., Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis // Tellus. 1973. V. 26. P. 1–10.

Lцvtrup S. The four theories of evolution. II. The epigenetic theory // Revista Biologia. 1982. V. 75. P. 231–255.

Lowe S.W., Lin A.W. Apoptosis in cancer // Carcinogenesis. 2000. V. 21. № 3. P. 485–495.

Lukyanov O. Analysis of dispersal in small mammal populations // Pol. ecol. Stud. 1994. V. 20. P. 237–242.

Lyubashevsky N., Bolshakov V., Gileva E. et al. Epicenter of the Urals radiation accident 1957: dose loads and their consequences in small mammals generations series // Tenth Intern. Congress of Radiation Research: Congress proceedings. Wurzburg. Germany, 1995. P. 426.

MacDonald M.E., Hall B.K. Altered timing of the extracellular-matrix-mediated epithelial-mesenchymal interaction that initiates mandibular skeletogenesis in three inbred strains of mice: development, heterochrony, and evolutionary change in morphology // J. Exp. Zool. 2001. V. 291. P. 258–273.

MacLeod N. Phylogenetic signals in morphometric data // Morphology, shape and phylogeny. New York: Taylor & Francis, 2002. P. 100–138.

Markow T. A. Evolutionary ecology and developmental instability // Annu. Rev. Entomol. 1995. V. 40. P. 105–120

Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreollus* populations //Acta Theriol. 1993. V. 38 (Suppl. 2). P. 19–31.

Markowski J. Non-metric traits: remarks on sex dependence, age dependence, and on intercorrelations among characters // Acta Theriol. 1995. V. 40 (Suppl. 3). P. 65–74.

Markowski J., Sikorski M.D. Use of non-metric traits in population study // Prz. zool. 1987. V. 31. P. 7–24.

Mather K. Genetical control of stability in development // Heredity. 1953. V. 7. P. 297–336.

Matsuda R. The evolutionary process in Talitrid Amphipods and Salamanders in changing environments, with a discussion of "genetic assimilation" and some other evolutionary concepts // Canad. J. Zool. 1982. V. 60. P. 733–749.

Matsuda R. Animal evolution in changing enviornments with special reference to abnormal metamorphosis. New York: John Wiley & Sons, 1987. 158 p.

Mattick J.S., Gagen M.J. The evolution of controlled multitasked gene networks: the role of introns and other noncoding RNAs in the development of the complex organisms // Mol. Biol. Evol. 2001. V. 18. № 9. P. 1611–1630.

Mayr E. Evolution and diversity of Life. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press, 1976. 240 p.

Meier P., Finch A., Evan G. Apoptosis in development // Nature. 2000. V. 407. № 6805. P. 796–801.

Mikula B.C. Environmental programming of heritable epigenetic changes in paramutant r-gene expression using temperature and light at a specific stage of early development

in maize seedlings // Genetics. 1995. V. 140. P. 1379–1387. (цит. по Jablonka, Lamb, 1998).

Mitman C., Fausto-Sterling A. What ever happened to Planaria? C M. Child and the physiology of inheritance // The Right Tool for the Right Job: At Work in Twentieth-Century Life Sciences. Eds. A.E. Clarice, J.H. Fujimura. Princeton: Princeton Univ. Press, 1992. P. 172–197. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Mitton J.B. Enzyme heterozygosity, metabolism, and developmental stability // Genetica. 1993. V. 89. P. 47–65.

Morgan T.H. The Scientific Basis of Evolution. N.Y.: Norton. 1932 b. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Morgan T.H., Bridges C.B., Sturtevant A.H. The genetics of *Drosophila* // Bibliographia Genetica. The Hague: Martinus Nijhoff, 1925. Bd 2. 260 p. (цит. по Бабков, 1985).

Naef A. Die Gestalt als Begriff und Idee // Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd 1. Berlin: Urban und Schwarzenberg Verlag, 1931a. S. 77–118. (цит. по Любарский, 19966).

Needham J. Biochemistry and Morphogenesis. 1950. 218 p.

Nelson G., Platnick N. Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 567 p.

Nevo E. Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces// Acta Theriol. 1995/ V. 40 (Suppl. 3). P. 9 -31.

Newell-Price J., Adrian J.L., King C., King P. DNA metilation and silencing of gene expression // TEM. 2000. V. 11. № 4. P. 142–148.

Novak J.M., Rhodes O.E., Jr, Smith M.H., Chesser R.K. Morphological asymmetry in mammals: genetics and homeostasis reconsidered // Acta Theriol. 1993. V. 38 (Suppl. 2). P. 7–19.

Ohno S. Beginning of a notion of junk DNA. Presentation made at meeting on "Junk DNA: the role and the evolution of non-coding sequences. Guanacaste. Costa Rica, 1997. 21 p.

Olenov J.M. Transphormationlike phenomenon in somatic cells // Intern. Rev. Cytol. 1968. V. 23. P. 1–24.

Opitz J.M. The developmental field concept // Amer. J. Med. Genet. 1985. V. 21. P. 1–11.

Osborn H.F. Aristogenesis: the creative principle in the origin of species // Amer. Natur. 1934. V. 68. N 716. P. 193–204.

Osborn H.F. Aristogenesis, the observed order of biochemical evolution // Proc. Nat. Acad. Sci., USA. 1933. V. 19. N 7. P. 699–703.

Oster G., Alberch P. Evolution and bifurcation of developmental systems // Evolution. 1982. V. 36. P. 444 -459.

Otto C. Size and skeletal variation in male Bank vole along an altitudinal gradient in Western Norway // Acta Theriol. 1978. V. 23. Fasc. 19–30. P. 391–399.

Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. / Ed. T. A. Markow. Dordrecht, Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 291–321.

Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in Muskrats // J. Mammal. 1985. V. 66. № 1. P. 52–57.

Pankakoski E., Nurmi K. Skull morphology of Finnish muskrats: geographic variation, age differentiation and sexual dimorphism // Ann. Zool. Fennici. 1986. V. 23. № 1. P. 1–32.

Parducci L., Szmidt A.E. PCR-RFLP analysis of cpDNA in the genus *Abies* // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 802–808.

Pardue M.-L., De Baryshe P.G. Drosophila telomere transposons: genetically active elements in heterochromatin // Genetica. 2000. V. 109. P. 45–52.

Parsons P.A. Fluctuating asimmetry: an epigenetic measure of stress // Biol. Rev. 1990. V. 65. P. 131–145.

Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. № 4. P. 361–364.

Patton J.L., Feder J. Genetic divergence between populations of the pocket gopher, *Thomomys umbrinus* (Richardson) // Z. Saugetierk. 1978. V. 43. P. 17–30.

Patton J.L., Yang S.Y., Myers P. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) on the Galapagos Archipelago, Ecuador // Syst. Zool. 1975. V. 24. № 3. P. 296–310.

Petrov D.A., Sangster T.A., Johnston J.S., Hartl D.L., Shaw K.L. Evidence for DNA loss as a determinant of genome size // Science. 2000. V. 287. P. 1060–1062.

Platnick N.I. Philosophy and the transformation of cladistics // Syst. Zool. 1980. V. 29. N 4. P. 537–546.

Pol D., Siddall M.E. Biases in maximum likelihood and parsimony: A Simulation approach to a 20-taxon case // Cladistics. 2001. V. 17. P. 266–281.

Polly P.D. On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones // Genetica. 2001. V. 112–113. P. 339 -357.

Raff R.A. The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago: Univ. Chicago Press, 1996. 520 p.

Rasmuson M. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability // Hereditas. 1960. Bd 46. N 3–4. S. 511–535.

Ratner V.A. Selection and stochastic trends in the teory of molecular micro- and macroevolution // Proceedings of the Second Internationl Conference on quantitative genetics / Ed. B.S.Weir et al.. Sunderland (Massachusetts): Sinauer Assoc., Inc. Publ., 1988. P. 104–122.

Ratner V.A., Tchuraev R.N. Simplest genetic systems controlling ontogenesis: organization, principles and models of their function // Progress in Theor. Biol. N.Y.: Acad. Press. 1978. V.5. P. 81–127.

Remane A. Morphologie als Homologienforschung. //Verhandl. Deutsch. Zool. Gezellsch., 1955. 18. Suppl. Zool. Anz. S. 159–183. (цит. по Канаев, 1966).

Richardson R.C. Complexity, self-organization and selection // Biology and Philosophy. 2001. V. 16. P. 655–683.

Rieppel O. Ontogeny — a way forward for systematics, a way backward for phylogeny // Biol. J. Lin. Soc. 1990. V. 39. P. 177–191.

Robert J.S. Interpreting the homeobox: metaphors of gene action and activation in development and evolution // Evolution & Development. 2001. № 3. P. 287–295.

Robert J.S. How developmental is evolutionary developmental biology? // Biology and Philosophy. 2002. V. 7. P. 591–611.

Rohlf F.J. NTSYS-pc; numerical taxonomy and system of multivariate statistical analysis pro-grams (Version.1.40.440). Appl. Biostat. Inc. / Dep. of Ecology and Evolution State Univ. of New York. New York: Exeter Publishing LTD, 1988. 34 p.

Rohlf F.J. Rotational fit (Procrustes) methods // Proceedings of the Michigan morphometric workshop. Eds Rohlf F.J., Bookstein F.L. Ann Arbor (Michigan): Univ. Michigans. Zool. Spec. Publ., 1990. № 2. P. 227–236.

Rohlf F.J. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny // Syst. Biol. 1998. V. 47. № 1. P. 147–158.

Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // J. Classif. 1999. V. 16. P. 197–223.

Rose S. Lifelines: Biology beyond determinism. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. (цит. по Robert, 2001).

Salazar-Ciudad I., Jernvall J. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 8116–8120.

Salazar-Ciudad I., Jernvall J. How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development // Evol. Dev. 2004. V. 6. № 1. P. 6–16.

Salazar-Ciudad I., Newman S.A., Sole' R.V. Phenotypic and dynamical transitions in model genetic networks. I. Emergence of patterns and genotype-phenotype relationships // Evol. Dev. 2001 a. V. 3. P. 84–94.

Salazar-Ciudad I., Sole' R.V., Newman S.A. Phenotypic and dynamical transitions in model genetic networks. II. Application to the evolution of segmentation mechanisms // Evol. Dev. 2001 б. V. 3. P. 95–103.

Saunders P.T. The epigenetic landscape and evolution // Biol. J. Lin. Soc. 1990. V. 39. P. 125–134.

Sawin P.B., Edmonds H.W. Morphogenetic studies of the rabbit. VII. Aortic arch variations in relation to regionally specific growth differences // Anat. Rec. 1949. V. 105. P. 377–396.

Scharloo, W. Canalization — genetic and developmental aspects // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1991. V. 22. P. 65–93.

Schmalhausen I.I. Factors of evolution. The theory of stabilizing selection. Philadelphia and Toronto: Blakiston Co., 1949. (цит. по Alberch, 1980).

Schwartz J. H. Homeobox genes, fossils, and the origin of species // Anat. Rec. 1999. V. 257. P. 15–31.

Searle A.G. Genetical studies on the skeleton of the mouse. IX. Causes of skeletal variation within pure lines // J. Genet. 1954 a. V. 54. P. 68–102.

Searle A.G. Genetical studies on the skeleton of the mouse. X. Rarer variants in the A and C57BL pure lines // J. Genet. 1954 b. V. 52. P. 103–110.

Searle A.G. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XI. The influence of diet variation within pure lines // J. Genet. 1954 c. V. 52. P. 413–424.

Searle A.G. The genetics and evolution of threshold characters // Proc. cent. biocent. Congr. Singapore. 1960. P. 220–224.

Self S.G., Leamy L. Heritability of quasi-continuous skeletal traits in a randombred population of house mice // Genetics. 1978. V. 88. № 1. P. 109–120.

Semerikov V., Lagercrantz U., Tsarouhas V. et al. Genetic mapping of sex-linked markers in *Salix viminalis* L. // Heredity. 2003. V. 91. P. 293–299.

Semerikov V.L., Lascoux M. Nuclear and cytoplasmic variation within and between Eurasian *Larix* (Pinaceae) species // Amer. J. Bot. 2003. V. 90. N. 8. P. 1113–1123.

Shaikin A.V. Developmental stability and phenotypic diversity in perch (*Perca fluviatilis* L.) from different parts of its range // Acta Zool. Fennica. 1990. V. 191. P. 151–158.

Siegal M.L., Bergman A. Waddington's canalization revisited: developmental stability and evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 10528–10532.

Sikorski M.D. Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas // Acta Theriol. 1982. V. 27. № 13. P. 169–180.

Sikorski M.D., Bernshtein A.D. Geographical and intrapopulation divergence in *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriol. 1984. V. 29. № 17. P. 219–230.

Simpson G.G. The Baldwin Effect // Evolution. 1953. V. 7. P. 110–117.

Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1961. 247 p.

Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smiths Mean Measure of Divergence // Ossa. 1977. V. 4 (Suppl. 1). P. 1–133.

Smith K.K., Schneider R.A. Have gene knockouts caused evolutionary reversals in the mammalian first arch? // BioEssays. 1998. V. 20. P. 245–255.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3d-ed. New York: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Sokal R.R., Sneath P.H.A. Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1963. 359 p.

Sokal R.R., Sneath P.H.A. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1973. 573 p.

Soule' M.E. Heterozigosity and developmental stability: another look // Evolution. 1979. V. 33. № 1. P. 396–401.

Soule' M.E. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard // Am. Nat.1967. V. 101. P. 141–160.

Spemann H. Die Erzeugung tierischer Chimaeren durch heteroplastiche embryonale Transplantation zwischen *Triton cristatus* u. Taeniatus // Roux's Arch. Entwicklungsmech. Org., 1921. V. 48. P. 533–570. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Stenseth N.C. Causes and consequences of dispersal in small mammals // The ecology of animal movement. Oxford, 1983. P. 63–101.

Stepanenko I.L., Podkolodnaya O.A., Kolchanov N.A. Gene networks: principles of organization and mechanisms of operation and integration // Proc. III Intern. Conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure (BGRS'2002). Novosibirsk: ICG, 2002. V. 2. P. 111–115.

Stone J.R. Mapping cladograms into morphospaces // Acta Zoologica (Stockholm). 2002. V. 84. P. 63–68.

Stubbe H. Genmutation. Berlin: Algenmeiner Teil. Borntraeger, 1938. (цит. по Гаузе, 1984).

Suchentrunk F. Variability of minor tooth traits and allozymic diversity in brown hare *Lepus europaeus* populations // Acta Theriol. 1993. V. 38 (Suppl. 2). P. 59–69.

Swofford D.L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002. 144 p.

Swofford D.L., Waddell P.J., Huelsenbeck J.P., Foster P.G., Lewis P.O., Rogers J.S. Bias in phylogenetic estimation and its relevance to the choice between parsimony and likelihood methods // Syst. Biol. 2001. V. 50. P. 525–539.

Szathmeary E., Jordan F., Pal C. Can genes explain biological compexity? // Science. 2001. V. 292. P. 1315–1316. (цит. по Hahn, Wray, 2002).

Thoday J.M. Balance, heterozigosity and developmental stability // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955. V. 20. P. 318 — 326.

Thoday J.M. Homeostasis in a selection experiment // Heredity. 1958. V. 12. P. 401–415.

Tilley S.G., Schwerdtfeger P.M. Electrophoretic variation in Appalachian populations of *Desmognathus fuscus* complex (Amphibia, Plethodontidae) // Copeia. 1981. V. 1. P. 109–119.

Troll W. Urbid und Ursache in der Biologie. Sitzungsber. Heidelb. Acad. Wiss. Mathem.-naturw. Kl., Jahrg., 1948. 6 Abt. S. 121–144. (цит. по Канаев, 1966).

Troll W., Wolf L. Goethes Morphologicser Auftrag. // Bot. Arch. 1940. Bd 41. S. 1–71. (цит. по Канаев, 1966 и по Любарский, 1996 б).

Truslove G.M. Genetical studies on the skeleton of mouse. V. «Interfrontal» and «parted frontals» // J. Genet. 1952. V. 51. P. 115–122.

Truslove G.M. Genetical studies on the skeleton of mouse. XXX. A search for correlations between some minor variants // Genet. Res. 1961. V. 2. P. 431–438.

Tschetwerikoff S.S. Uber die genetishche Beschafftenheit wilder Populationen // Verhandl. V. Intern. Kongr. Vererb. Wiss. (Berlin). Leipzig, 1927. Bd 2. S. 1499–1500.

Tschetwerikoff S.S. Uber die genetishche Beschafftenheit wilder Populationen // Ztschr. Indukt. Abstammungs und Vererbungslehre. 1928. Bd 46. S. 38–39.

Tupikova N.V., Sidorova G.A., Konovalova E.A. A method of age determination in *Clethrionomys* // Acta Theriol. 1968. V. 13. P. 99–115.

Uhlikova J. Epigenetic and dental variation of the common vole, *Microtus arvalis* (Mammalia: Rodentia) in the Czech Republic // Folia Zool. 2004. V. 53. № 2. P. 157–170.

Van Dongen S., Molenberghs G., Matthysen E. The statistical analysis of fluctuating asymmetry: REML estimation of a mixed regression model // J. Evol. Biol. 1999. V. 12. P. 94–102.

Van Speybroeck L. Philosophers and biologists exploring epigenetics // Biology and Philosophy. 2002. V. 17. P. 743–746.

Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. V. 16. P. 125–141.

Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriol. 1995. (Suppl. 3.). P. 55–64.

Vasil'eva I. Epigenetic divergence of Asian high-mountain voles of the subgenus Aschizomys from southern and north- eastern Siberia // Folia zool. 1999. V. 48. (Suppl. 1). P.105–114.

Venter J.C., Adams M.D., Myers E.W., Li P.W., Mural R.J. Sutton G.G. et al. The sequence of the human genome // Science. 2001. V. 291. P. 1304–1351.

Vilee C.A. The phenomenon of homoeosis // Amer. Nat. 1942. V. 76. P. 494–500.

Vilee C.A. Developmental interactions of homoeotic and growth rate genes in *D. melanogaster* // J. Morph. 1945. V. 77. P. 105–118.

Vilee C.A. Phenogenetic studies of the homoeotic mutant of *D. melanogaster*. II. The effects of temperature on the expression of "proboscipedia" // J. Exp. Zool. 1944. V. 96. P. 85–102.

Vieira C., Bi'emont C. Transposable element dynamics in two sibling species: *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* // Genetica. 2004. V. 120. P. 115–123

Waddington C.H. Genes as evocators in development // Growth. 1939. V. 1. (Suppl.). P. 37–45.

Waddington C.H. Organisers and genes. London-N.Y.: Cambr. Univ. Press, 1940. 340 p.

Waddington C.H. The mechanism of the genetic control of development // J. Genet. 1941. (Suppl.). P. 310–311.

Waddington C.H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. 1942. V. 150. P. 563–565 (цит. по Шмальгаузен, 1983).

Waddington C.H. Epigenetics and evolution // Symp. Soc. Exsp. Biol., 1952 (цит. по Шмальгаузен, 1983).

Waddington C.H. Genetic assimilation on required character // Evolution. 1953. V. 7. № 1. P. 118–126 (цит. по Шмальгаузен, 1983).

Waddington C.H. Genetic assimilation of the bithorax phenotype // Drosophila Inform. Serv. 1954. P. 16.

Waddington C.H. The strategy of gene. London: Allen and Unwin, 1957. 340 p.

Waddington C.H. New Patterns in genetics and development. N.Y.–London: Columbia Univ. Press, 1962. 280 p.

Waddington C.H. The morphogenesis of patterns in *Drosophila* // Developmental Systems: Insects. (Ed. S.J. Counce and C.H. Waddington). N.Y.–London: Acad. Press, 1973. V. 2. P. 499–535.

Wayne R.K., Modi W.S., O'Brien S.J. Morphological variability and asymmetry in the cheetach (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species // Evolution. 1986. V. 40. P. 78–85.

Weber B.H., Depew D.J. Natural Selection and self organization // Biology and Philosophy. 1996. V. 11. P. 33–65.

Weber W. Genetical studies on skeleton of the mouse. III. Skeletal variation in wild populations // J. Genet. 1950. V. 50. P. 174–178.

Weiss P. Naturwissen. 1923. V. 11. P. 669. [quoted in Weiss P. Principles of development. N.Y.: Holt, 1939]. (цит. по Гилберт и др., 1997).

Wiener N. Cybernetics. N.Y.: John Wiley & Sons, 1948. 226 p.

Wiig Ø., Andersen T. Non-metrical variation in the skull of Norwegian lynx // Acta Theriol. 1988. V. 33. Fasc. 1–11. P. 3–20.

Wright S. Isolation by distance // Genetics. 1943. V. 28. P. 114–128.

Zakharov V.M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 7–30.

Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in common shrew, *Sorex araneus* // Am. Nat. 1991. V. 138. P. 797–810.

Zelditch M.L., Fink W.L., Swiderski D.L., Lundrigan B.L. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny: A reply to Rohlf // Syst. Biol. 1998. V. 47. № 1. P. 159–167.

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: ELSEVIER. Acad. Press., 2004. 443 p.

Zima J. Non-metrical variability in the skull of the roe deer (*Capreolus capreolus*) // Folia Zool. 1989. V. 38. P. 119–137.

Zuckerkandl E. Polite DNA: functional density and functional compatibility in genomes // J. Mol. Evol. 1986. V. 24. P. 12–27.

Zuckerkandl E. Why so many noncoding nucleotides ? The eukaryote genome as an epigenetic machine // Genetica. 2002. V. 115. P. 105–129.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ: ОБРАЩЕНИЕ АВТОРА К ЧИТАТЕЛЮ 3
ВВЕДЕНИЕ 6
Глава 1 КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНЕТИКИ 18
1.1. Предыстория фенетики и ее популяционно-генетические истоки .. 18
1.2. Переоценка роли популяционной генетики в объяснении эволюции 24
1.3. Возникновение одной из трех ветвей фенетики в «нумерической таксономии» 32
1.4. Популяционная морфология и метод морфофизиологических индикаторов 34
1.5. Кладистика и фенетика 37
1.6. Геометрическая морфометрия, функциональная и теоретическая морфология 40
1.7. Российская фенетика, или фенетика популяций 43
1.8. Особенности российской и английской ветвей фенетики 45
1.9. Феногенетика и правило Астаурова 53
1.10. Современая фенетика и эпигенетика 59
Глава 2 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ 62
2.1. Структура и экспрессия генов 63
2.2. Псевдогены и мобильные повторяющиеся элементы генома 74

2.3. Метилирование ДНК и системы эпигенетической наследственности (СЭН) ... 79
2.4. Эпигенетические системы наследования и «молекулярный ламаркизм» ... 81
2.5. С-парадокс, G-парадокс и роль «хламовой ДНК» ... 87
2.6. Молекулярно-генетическая система управления, сайзеры и генные сети ... 92
2.7. Гомеозисные мутации, гомеобокс и HOX-гены ... 97
2.8. Морфогенетические поля и эпигенетические процессы ... 103
Глава 3 ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФЕНЕТИКИ ... 113
3.1. От эпигенеза Аристотеля и Каспара Вольфа к эпигенетике Конрада Уоддингтона ... 113
3.2. Эпигенетическая теория эволюции М.А. Шишкина ... 119
3.3. Эпигенетическая концепция П. Олберча ... 129
3.4. Эпигенетическая изменчивость и эпигенетический ландшафт популяции ... 135
3.5. Пороговые неметрические признаки, фены и их композиции ... 140
3.6. Экспериментальное изучение устойчивости эпигенетической системы на примере линейных мышей и полевок ... 146
3.7. Эпигенетическая система и рекурсивная программа онтогенеза . 157
3.8. Проблема связи ген — признак ... 162
3.9. Две фазы фенетического исследования и соотношение понятий «изменчивость» и «биоразнообразие» на популяционном уровне . 171
3.10. Популяционная эпигенетика и соотношение роли «мутаций» и «модификаций» в эволюционных преобразованиях адаптивной нормы ... 178
3.11. Направленные адаптивные перестройки эпигенетической системы и эффект «Болдуина-Моргана-Осборна» ... 186
Глава 4 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ «НА КРАЮ ХАОСА» ... 194
Глава 5 ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ПОПУЛЯЦИИ ... 217
5.1. Эпигенетическая основа разнообразия композиций фенов в популяциях млекопитающих ... 222
5.2. Анализ пороговых признаков: «аберративная» изменчивость рисунка надкрылий жуков ... 227

5.3. Внутрииндивидуальная изменчивость морфологических структур и паттерна криптической окраски у рыб 240
5.4. Феногенетическая изменчивость метамеров растений и флуктуирующая асимметрия билатеральных структур листовой пластинки 248

Глава 6 ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ 283

6.1. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций на сплошном участке ареала 285
6.2. Фенетический анализ межпопуляционных различий и выявление популяционной структуры вида 302
6.3. Хроно-географический аспект фенетического сравнения популяций 312
6.4. Изучение уровня внутривидовой дифференциации в экологическом ряду видов, ранжированных по степени подвижности: от слепушонки до человека 316

Глава 7 РОЛЬ ФЕНЕТИКИ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ: ИЗУЧЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВНУТРИ ПОПУЛЯЦИИ 346

7.1. Сравнение мигрирующих и оседлых особей в популяции по комплексуфенов неметрических черепных признаков 348
7.2. Дифференциация населения рыжей полевки трех контрастных лесных биотопов в Северо-Восточной Польше: возможное влияние экотона 355
7.3. Проявление эпигенетической структурированности популяции водяной полевки по толерантности к инвазии нематодами 361
7.4. Фенетический анализ избирательности отлова хищными птицами разных демографических групп грызунов (на примере ушастой совы и обыкновенной полевки) 366
7.5. Общие итоги фенетического анализа внутрипопуляционного биоразнообразия: биотип Иоганнсена как альтернативный путь развития 382

Глава 8 ФАКТОРЫ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПОВ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ 390

8.1. Хронографический анализ эпигенетических изменений при длительном слежении за популяцией 395

8.2. Темпы эпигенетических изменений в линиях мышей и популяциях полевок ... 409
8.3. Роль мобильных элементов генома в быстрых эпигенетических перестройках субпопуляций *Drosophila melanogaster*, вызванных тяжелым тепловым шоком ... 416
8.4. Эпигенетические перестройки популяций при акклиматизации .. 426
8.5. Влияние урбанизации на скорость популяционной дифференциации грызунов (на примере полевой мыши) ... 442
8.6. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления и осуществления глобального биоценотического кризиса ... 449
Глава 9 ФЕНЕТИКА И ПРОБЛЕМЫ БИОМОНИТОРИНГА ... 460
9.1. Биомониторинг популяций и экосистем на основе феногенетических методов ... 462
9.2. Фенетический мониторинг популяций грызунов в зоне ВУРСа на Среднем Урале ... 466
9.3. Анализ флуктуирующей асимметрии композиций фенов в популяциях обыкновенной бурозубки в зоне ВУРСа ... 494
9.4. Оценка отдаленных эпигенетических последствий испытаний ядерного оружия на Тоцком полигоне в Оренбургской области (на примере рыжей полевки) ... 499
9.5. Фенетический анализ рисунка переднеспинки клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.) при разной степени урбанизации ... 508
Глава 10 НА ПУТИ К ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ ... 515
10.1. История возникновения мерономии ... 515
10.2. Архетип и мерон ... 521
10.3. Эпигенетические основы мерономии ... 528
10.4. Фенетика, популяционная мерономия и таксономия ... 559
ЗАКЛЮЧЕНИЕ ... 569
SYNOPSIS ... 585
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ... 589

CONTENTS

PREFACE: AUTHOR'S APPEAL TO READER 3

INTRODUCTION 6

Chapter 1. BRIEF ESSAY OF THE HISTORY PHENETICS FORMING 18

1.1. Previous phenetics history and it's population genetics origins 18

1.2. Revalue of the population genetics role in explanation of evolution ... 24

1.3. Appearance one of a three branches of phenetics in Numerical Taxonomy 32

1.4. Populational morphology and method of morpho-physiological indicators 34

1.5. Cladistics and phenetics 37

1.6. Geometry morphometrics, functional and theoretical morphology 40

1.7. Russian phenetics, or phenetic of populations 43

1.8. Distinctive features of Russian's and English's branches of phenetics . 45

1.9. Phenogenetics and Astaurov's rule 53

1.10. The modern phenetics and epigenetics 59

Chapter 2. MOLECULAR EPIGENETIC PROCESSES 62

2.1. Structure and expression of genes 63

2.2. Pseudogenes and transposable repeat elements of genome 74

2.3. Metilation of DNA and the epigenetic inheritance systems (EISs) 79

2.4. Epigenetic inheritance systems and "molecular lamarckism" 81
2.5. C-paradox, G-paradox and "junk DNA" role 87
2.6. Molecular genetic control system, SYSERs and gene networks 92
2.7. Homeosis mutations, homeobox and HOX-genes 97
2.8. Morphogenetic fields and epigenetic processes 103

Chapter 3. EPIGENETIC BASIS OF PHENETICS 113

3.1. From Aristotel's and Caspar Volf's epigenesis to Conrad Waddington's epigenetics 113
3.2. M.A. Shishkin's epigenetic theory of evolution 119
3.3. P. Alberch's epigenetic conception 129
3.4. Epigenetic variability and population epigenetic landscape 135
3.5. Threshold non-metric characters, phenes and their compositions 140
3.6. Experimental study of epigenetic system stability in mouse strains and voles as an example 146
3.7. Epigenetic system and ontogeny recursive programm 157
3.8. The problem of relations between genes and characters 162
3.9. Two phases of phenetic study and ratio of "variability" and "diversity" concepts on the populational level 171
3.10. Population epigenetics and ratio of "mutations" and "modifications" roles in evolutionary transformations of adaptive norm 178
3.11. The directional adaptive transformations of epigenetic system and "Boldwin-Morgan-Osborn" effect 186

Chapter 4. BIOLOGICAL DISSIPATIVE STRUCTURES AND EPIGENETIC SYSTEM EVOLUTION AT THE "EDGE OF CHAOS" 194

Chapter 5. FLUCTUATING ASYMMETRY AND EPIGENETIC SYSTEM OF POPULATION 217

5.1. Epigenetic bases of phenes compositions diversity in mammalian populations 222
5.2. Analysis of threshold characters: "aberrative" variability of the beetle elytron drawing-patterns 227
5.3. Intraindividual variability of morphological structures and cryptic coloration patterns in fishes 240
5.4. Phenogenetical variability of plants metamers and fluctuating asymmetry of leaf bilateral structures 248

Chapter 6. PHENETIC ANALYSIS OF INTRASPECIFIC DIFFERENTIATION AND POPULATION STRUCTURE IN MAMMALIAN SPECIES 283

6.1. Isolation by distance and differentiation of populations in continuous sector of area 285

6.2. Phenetic analysis of interpopulational differences and revealing of species population structure 302

6.3. Chrono-geographic aspect of phenetic comparison of populations 312

6.4. Study of intraspecific differentiation level in ecological rank of species ranged corresponding to their vagility degree: from mole-vole to human 316

Chapter 7. THE ROLE OF PHENETICS IN DECISION OF POPULATION ECOLOGY PROBLEMS: STUDY OF BIODIVERSITY WITHIN POPULATION 346

7.1. The comparison of migrant and resident individuals in population by phenes of cranial non-metric characters 348

7.2. Population differentiation of bank vole from three contrast forest biotopes in North-Eastern Poland: possible ecotone influence 355

7.3. Manifestation of population epigenetic structure in water-vole with respect to nematode invasion tolerance 361

7.4. Phenetic analysis of bird-predator capturing selectivity of different rodent demographic groups (on the evidence from big-eared owl and common vole) 366

7.5. Total results of phenetic analysis of intrapopulation biodiversity: Iogannsen's biotypes as an alternative paths of development 382

Chapter 8. FACTORS CHANGING RATES OF POPULATION EPIGENETIC DIFFERENCIATION 390

8.1. Chronographic analysis of epigenetic changes for a long-time population monitoring 395

8.2. The rates of epigenetic rearangements in strains of mice and populations of voles 409

8.3. The role of mobile genome elements in a quick epigenetic transformations of *Drosophila melanogaster* subpopulations induced by heavy heat shock 416

8.4. Epigenetic transformations of populations after acclimatization 426
8.5. Urbanization influence on the rate of differentiation of rodents population (on example of striped field mouse) 442
8.6. Epigenetic population transformations as a probable mechanism of occurrence and realization of global biocenotic crisis 449

Chapter 9. PHENETICS AND BIOMONITORING PROBLEMS 460

9.1. Population and ecosystem biomonitoring based on phenogenetic methods 462
9.2. Phenetic monitoring of rodent populations within the East-Urals radioactive trace (EURT) zone at the Middle Urals 466
9.3. Analysis of fluctuating asymmetry of phene compozitions in common shrew populations within EURT zone 494
9.4. Phenetic estimation of the epigenetic long-term after-effects of the Totsky nuclear explosion in Orenburg region (on example of bank vole) 499
9.5. Phenetic analysis of prothorax drawing pattern in *Pyrrhocoris apterus* L. under various urbanization degree 508

Chapter 10. TOWARDS A POPULATION MERONOMY 515

10.1. Meronomy originating history 515
10.2. Archetype and meron 521
10.3. Epigenetic basis of meronomy 528
10.4. Phenetics, population meronomy and taxonomy 559

CONCLUSION 569

SYNOPSIS (in Engl.) 585

REFERENCES 589

Научное издание

ВАСИЛЬЕВ Алексей Геннадьевич

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФЕНЕТИКИ: НА ПУТИ К ПОПУЛЯЦИОННОЙ МЕРОНОМИИ

Рекомендовано к изданию Ученым советом
Института экологии растений и животных
УрО РАН и НИСО УрО РАН

Редактор *К. Ушакова*

Верстка *И. Головачева*

НИСО УрО РАН №22(06)
Подписано в печать 20.11.2005 г. Формат 60x84 1/16.
Бумага типографская. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 40,0. Уч. изд. л. 47,0.
Тираж 350 экз. Заказ №

Отпечатано с диапозитивов издательства «Академкнига»

Об авторе:

Васильев Алексей Геннадьевич
Доктор биологических наук

Окончил в 1974 г. Биологический факультет Уральского государственного университета им. А.М. Горького.
С 1 августа 1974 г. работает в Институте экологии растений и животных УрО РАН.
В 1981 г. защитил кандидатскую диссертацию "Опыт эколого-морфологического анализа дифференциации популяций с разной степенью пространственной изоляции", а в 1996 г. — докторскую диссертацию "Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне" по специальности экология.
С 1997 г. работал в должности ведущего научного сотрудника, а в 1998–1999 гг. — и.о. зам. Директора ИЭРиЖ УрО РАН.
С 2000 г. заведует лабораторией экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных.
Автор более 180 научных публикаций, в том числе 8 монографий.
Лауреат премии Президиума РАН им А.Н. Северцова (1999 г.) за цикл исследований по эволюционной и популяционной морфологии млекопитающих.
Научные интересы: эволюционная экология, популяционная морфология, фенетика, популяционная биология развития, феногенетика, эпигенетика, внутривидовая систематика, биоразнообразие, феногенетический мониторинг.