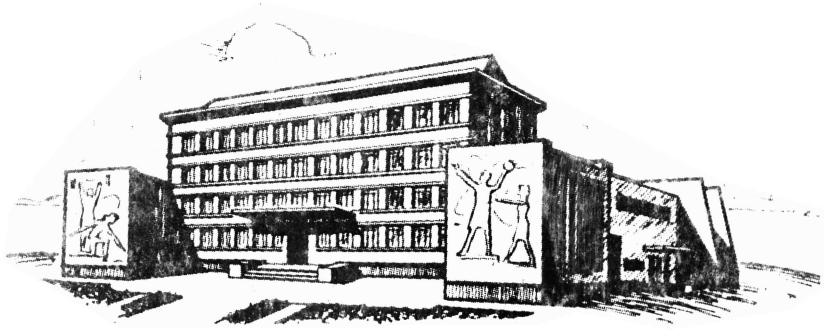
VI ВСЕРОССИЙСКИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СЕМИНАР

Ученые записки НТГСПА 2004



Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии

НИЖНИЙ ТАГИЛ
2004

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Ученые записки НТГСПА

2004

Материалы VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии»

Нижний Тагил
2004

УДК 009 (05)
ББК 954
Н607

Печатается по решению Ученого Совета НТГПИ-НТГСПА (протокол № 1 от 26.01.2001 г.)

Н607 **Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия. Ученые записки.** Материалы VI Всероссийского популяционного семинара / Отв. ред. Т. В. Жуйкова. Нижний Тагил, 2004. 203 с.
ISBN 5-8299-0010-6

Печатается при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 02-04-58119)

Редколлегия серии «Ученые записки»:
Смирнов В. И., главный редактор, ректор НТГСПА; Ноздрин С. А., зам. гл. редактора, проректор по научной работе НТГСПА; Букина Н. Е., канд. пед. наук; Трофимов В. А., канд. хим. наук; Уткин А. В., канд. пед. наук; Шапко В. Т., докт. социол. наук

Редколлегия выпуска:
Глотов Н. В., д-р биол. наук, профессор, Марийский государственный университет; *Безель В. С.*, д-р биол. наук, профессор, Институт экологии растений и животных УрО РАН; *Жуйкова Т. В.*, канд. биол. наук, доцент, Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

Рецензенты:
Воробейчик Е. Л., канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Институт экологии растений и животных УрО РАН;
Смирнов Н. Г., д-р биол. наук, профессор, чл.-корр. РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Настоящий выпуск «Ученых записок НТГСПА» включает материалы VI Всероссийского популяционного семинара, проходившего на базе Нижнетагильского государственного педагогического института 2–6 декабря 2002 г. Работы посвящены проблемам внутрипопуляционного биоразнообразия, поливариантости развития, генетической гетерогенности и генетических барьеров, исследованиям онтогенеза и популяционной структуры видов растений, животных, а также историческим и медицинским аспектам демографии человека. Обсуждаются проблемы экологического образования и воспитания.

Сборник адресован биологам и экологам широкого профиля, аспирантам и студентам биологических факультетов университетов, педагогических, сельскохозяйственных, медицинских институтов, учителей школ.

ISBN 5-8299-0010-6

© Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, 2004

ВАСИЛЬЕВ А. Г., доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных ИЭРиЖ УрО РАН, где работает с 1974 г. Автор более 140 публикаций, в том числе: Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих // Препринт / АН Украины. Киев, 1992; Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta Theriologica, 1995. Suppl. 3 (в соавторстве); Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000 (монография в соавторстве); Эколого-генетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва в Оренбургской области в 1954 году (факты, модели, гипотезы). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000 (коллективная монография).

Область научных интересов: популяционная и эволюционная морфология, фенетика, биология развития, экология.

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ОНТОГЕНЕЗ

Появление феногенетики как области исследований, нацеленной на изучение генетической природы развития признаков или «физиологии генов», связано с именем немецкого генетика Валентина Геккера (Haekker, 1918). Это направление исследований особенно энергично развивалось в 20-е годы московской школой популяционной генетики. С именем одного из самых ярких ее представителей – Н. В. Тимофеева-Ресовского связаны такие важные понятия феногенетики, как пенетрантность и экспрессивность. Им были заложены представления о роли генетической среды в развитии и проявлении признаков. Весьма интересные результаты были получены Б. Л. Астауровым при изучении мутации *tetraptera* у дрозофилы. Он обнаружил особую изменчивость 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 конце 20-х – начале 30-х годов прошлого века интерес к проблемам генетической природы изменчивости фенотипических признаков и феногенетики был очень высок, поэтому неудивительно, что 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), в виде схемы (Корона, Васильев, 2000) приведен на рис. 1. Листья в ряду расположены в порядке усложнения формы и числа структурных элементов. Феногенетический ряд не является полным, 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». 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 структуры 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.

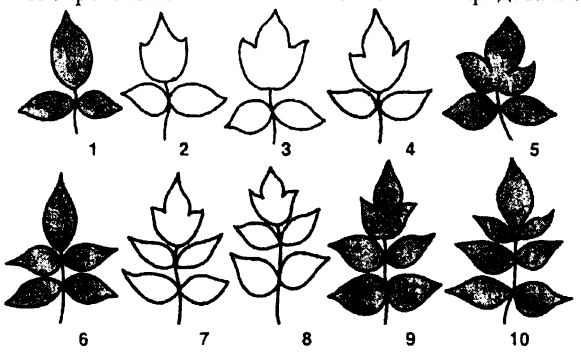


Рис. 1. Феногенетический (рацемический) ряд листьев малины (*Rubus idaeus* L.). Цит. по Н. П. Кренке (1933–1935) с модификациями. Пояснения в тексте. Иллюстрация из книги В. В. Короны и А. Г. Васильева (2000).

«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», или случайной компоненты «неопределенной» и «спонтанной» изменчивости. Феногенетическая изменчи-

вость, следовательно, содержит в себе как закономерную, так и случайную компоненты. Она отражает закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этих структур. Интересен еще один аспект рассмотрения 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. Н. В. Глотовым были продемонстрированы примеры влияния «провокационного фона» на диапазон варьирования количественных признаков дрозофил и модельных видов растений (1983). 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 этом 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 существенно различен.

Существующий в настоящее время мощный аппарат статистического анализа, разработанный для изучения популяций и популяционной (групповой) изменчивости, можно применить и к изучению закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости. Метамеры одного и того же растения возможно 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 многие до сих пор нерешенные проблемы феногенетики, экологической морфологии и физиологии развития растений.

Внутрииндивидуальная феногенетическая изменчивость может проявиться как у разных метамеров особи, так и на левой и правой сторонах метамеров, т. е. у 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. При этом следует ясно осознавать, что внутрииндивидуальная изменчивость может быть проанализирована только при групповом анализе метамеров или антимеров. При анализе гомономных структур это еще больше осложняется. 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 метамерных и гомономных структур может быть выражена в разной степени, т. е. может быть измерена (соотнесена), а единицей анализа в этом случае, по-видимому, являются наиболее элементарные 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, о которых в свое время писал К. Х. Уоддингтон (1947, 1964). Им приводятся схемы, иллюстрирующие феногенетические эффекты тех или иных мутаций. Например, в линии aristopedia появляются гомеозисные структуры при закладке аристы (антенны). Разные мутации приводят либо к редукции аристы, либо к закладке вместо нормальной аристы подобия конечности насекомого, причем морфологические элементы «лапки» насекомого на его голове отчетливо распознаются. Другая ветвящаяся схема последовательного «включения» действия мутантных генов в онтогенезе, влияющих на окраску глаз у дрозофилы, иллюстрирует места последовательного ответвления альтернативных путей развития, ведущих к «мутантным» фенотипам. Например, при раннем включении блокирующего нормальный процесс гена формируется фенотип мутации «claret», на следующем этапе – «vermillion», а затем «cinnabar». Уоддингтон рассматривает эти примеры как системы реализации альтернативных путей развития, переключение которых зависит от присутствия определенных мутантных аллеломорфов.

Хорошо известно, что Уоддингтон ввел в научный обиход новые понятия: **эпигенотип** (система генов, активно взаимодействующих друг с другом и со своими продуктами), **креод** (устойчивая траектория морфогенеза, зарегулированная или канализованная эпигенотипом), **эпигенетический ландшафт** (условная модель развития особи в виде вет-

вящихся онтогенетических траекторий, напоминающая ландшафт русла реки).

По словам Б. В. Конюхова, «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» (Конюхов, 1986, с. 264). Давно уже известно, что взаимодействуют друг с другом не сами гены, а их продукты (Конюхов, 1986). Н. В. Тимофеев-Ресовский и В. И. Иванов подчеркивали, что «...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). Эти «надгенетические» взаимодействия продуктов работы генов, собственно, и называются **эпигенетическими**. Эпигенетические взаимодействия на разных уровнях иерархии и обеспечивают весь сложнейший процесс самосборки организма, т. е. развитие с новообразованием, или **эпигенез**. К этому следует добавить, что такие изначально важные для генетики явления, как доминантность и рецессивность, – свойства «признаков», а не генов, так как гены на молекулярном уровне функционируют кодоминантно (Митрофанов, 1977). Трудно в свете этого сомневаться в том, что явления доминантности и рецессивности обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза.

Известно также, что практически одновременно с К. Х. Уоддингтоном были опубликованы работы И. И. Шмальгаузена (1938, 1946), который совершенно независимо пришел к сходным представлениям о механизмах эволюции онтогенеза как целого, ввел представления о прогрессирующей автономизации развития, сформулировал представления о стабилизирующей и ведущей формах отбора и их творческой роли в эволюционных преобразованиях развития. Поэтому, вероятно, имеет смысл говорить об общей теории Уоддингтона – Шмальгаузена. Не случайно С. С. Шварц, обсуждая эти исследования, писал: «Теория Шмальгаузена – Уоддингтона поднимает дарвинизм на новую, более высокую ступень развития, так как в большей степени связывает закономерности онто- и филогенеза в единую теоретическую систему» (Шварц, 1968, с. 13). Примечательно, что к сходным взглядам эти ученые пришли разными путями: Уоддингтон как генетик и эмбриолог, а Шмальгаузен как эволюционный морфолог и сравнительный анатом.

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). Однако эта устойчивость не безгранична. Наряду с главной, основной траекторией развития – креодом, который 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. Можно представить канализацию развития в виде аналогии. Представим, что развитие в норме канализовано, жестко направлено и напоминает движение шара вдоль ледяного желоба в форме ветвящейся трассы для санного спорта. В местах ветвлений субжелобов глубина креода (главного желоба) меньше, и случайные воздействия могут привести к перебросу шара на другую устойчивую траекторию развития, в другой желоб, который приведет к другому фенотипическому результату. Тогда, например, как в описанном выше случае гомеозисной мутации aristopedia, у дрозофилы вместо антенны на голове возникает конечность. Такие переключения развития широко распространены в природе.

В рамках описанной выше аналогии воздействие внешней среды, например «резкий боковой порыв ветра», ведущий к изменению траектории развития, или воздействие внутренней среды, например «мутация» в виде ледяного бугорка, обеспечивающего перескок движущегося шара в определенный субжелоб, могут привести к развитию одного и того же фенотипа, отличного от нормы. По своей сути это модель хорошо известных гено- и фенокопий. Для наглядности Уоддингтон ввел удачную аналогию, названную им «эпигенетический ландшафт» (1947). Это понятие было создано для описания морфогенеза особи, где каждая «долина» ведет к формированию того или иного органа или части организма.

В этой связи я считаю вполне уместным говорить об «эпигенетическом ландшафте популяции», опираясь при этом на многочисленные эмпирические факты устойчивости, определенности и предсказуемости фенооблика каждой популяции как по количественным параметрам, так и по частотам альтернативных вариаций признаков (Васильев, 1988). Сущность этого понятия легко осознать из следующих рассуждений.

Понимая «онтогенез» не только как индивидуальное развитие особи, единичное событие, но и как общую видовую программу развития, легко прийти к третьему его толкованию. Можно рассматривать **«популяционный онтогенез»**, определяя его как общее для всех особей данной популяции преломление видовой программы развития, исторически отшлифованное отбором для конкретных условий ее существования (Васильев, 1988). Очевидно, что «популяционный онтогенез», являя собой общие черты развития каждой особи в конкретной популяции, в масштабе вида будет уникален и единичен. Таким образом, в представлении о «популяционном

онтогенезе» (онтодемогенезе) явно проступают черты философской категории «особенного», являющейся буфером между категориями «общего» и «единичного».

Уоддингтон (1964) 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 называют иногда «онтогенетической траекторией» (Alberch, 1980). Если воспользоваться моделью – аналогией стеклянной горы, подсказанной мне В. М. Ефимовым, развитие можно представить в виде траектории движения шарика по рельефному ландшафту, но ландшафт этот, стеклянная гора, будет сначала совершенно не виден из-за своей прозрачности. Прослеживая движение шарика, катящегося с вершины горы, что символизирует процесс развития, и мысленно прорисовывая его траекторию, мы постепенно, раз за разом, нарисуем контуры этой невидимой горы, причем основная характерная траектория движения (креод) будет видна наиболее отчетливо. Каждая особь (эпигенотип) имеет свои детали онтогенетической траектории, но если «заставить» ее прожить каждый раз сначала множество жизней (можно изучать антимеры, близнецов или листья-метамеры), то этот ландшафт, «прорисованный» от нее, будет в значительной степени напоминать ландшафт, «полученный» из онтогенетических траекторий всех особей ее популяции. Каждая особь на всех этапах онтогенеза будет иметь главные черты, присущие всем особям данной популяции. Это не означает, что все особи имеют сходный набор возможных путей развития (равную норму реакции), напротив, каждая особь, «по определению», генетически уникальна, а условия ее развития повторяемы лишь в идеале. Это означает лишь, что каждая особь популяции на всех этапах онтогенеза при хорошей технике анализа может быть определена как относящаяся именно к этой популяции. Другими словами, на каждой особи популяции лежит морфогенетический «отпечаток» ее принадлежности к этой популяции, так как ее развитие обусловлено в значительной степени эпигенетическим ландшафтом данной популяции.

Я считаю, что прямым продолжением и развитием представлений Уоддингтона – Шмальгаузена явились работы П. Олберча (Alberch, 1980, 1985) и М. А. Шишкина (1984, 1986), которые также были опубликованы параллельно и независимо друг от друга. Олберч блестяще обосновал системные морфогенетические ограничения эволюции и пороговую природу этих ограничений, а Шишкин очень ясно и доказательно изложил эпигенетическую теорию эволюции.

Рассмотрим в связи со сказанным выше один из 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 ранее 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 информацию о едином для популяции эпигенетическом ландшафте**. Это не противоречит, как уже говорилось, тому, что генотип каждой особи уникален, так как эпигенетическая система устойчиво преодолевает различного рода помехи не только внешней, но и внутренней среды в ходе развертывания онтогенетического креода. Фенотип отдельной особи поэтому можно рассматривать как вероятностную копию общей для популяции эпигенетической модели. Анализ множества особей популяции, принадлежащих одной и той же генерации, позволяет статистически рассмотреть основной контур эпигенетического ландшафта популяции. Существуют многочисленные факты, позволяющие считать реальностью единую эпигенетическую систему популяции (Васильев, 1988; Васильев, Васильева, Большаков, 2000). Порождаемую этой системой закономерную изменчивость в протекании развития следует назвать **эпигенетической изменчивостью** (Васильев, 1988).

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 называть аберрантными эпигенетическими траекториями, понимая, что большинство таких траекторий являются нормальными атрибутами реализации эпигенетического ландшафта популяции, но имеющими лишь низкую вероятность своего осуществления. Из этого мы приходим к выводу о том, что разные популяции вида в силу уникальности их исторического взаимодействия с конкретной локальной экологической обстановкой будут формировать специфический эпигенетический ландшафт (Васильев, 1988). Смежные, соседние популяции, поэтому, будут обладать сходным, но всегда нетождественным эпигенетическим ландшафтом.

Существенным мы считаем вывод М. А. Шишкина 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 (Dempster, Lerner, Searle, Grüneberg) в 50–60-х гг. XX в. экспериментально обосновали представление о пороговых признаках (threshold characters) и явле-

нии эпигенетического полиморфизма (Berry, Searle, 1963). Позднее аналогичные подходы, однако в несколько ином аспекте, были развиты Н. В. Тимофеевым-Ресовским, А. В. Яблоковым и Н. В. Глотовым (1973) и привели к формированию в СССР особого направления популяционной биологии – фенетики популяций (Яблоков, 1987). Обсуждению этого вопроса посвящена большая литература, поэтому напомним лишь основные итоги иностранных исследований, которые наименее известны.

Существует множество альтернативно варьирующих признаков, которые на самом деле имеют количественную основу варьирования. В ходе развития на их варьирование накладываются эпигенетические пороговые ограничения. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может вести себя как качественный, т. е. проявиться или не проявиться в фенотипе (Grüneberg, 1955). Проявившись в фенотипе, он варьирует, как обычный количественный признак: от малых до больших размеров. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень размеров зачатка не достигается, то признак вообще может не проявиться в фенотипе, хотя генетически его закладка жестко «детерминирована». Наиболее известен классический пример отсутствия у части мышей линии CBA третьего верхнего коренного зуба, приведенный в работе Грюнеберга (Grüneberg, 1951). Грюнеберг экспериментально показал, что, если критическая масса эмбрионального зачатка зуба не достигается, он может не проявиться в фенотипе. Наши собственные опыты по резкой разбалансировке материнской диеты, проведенные на мышах линии CBA, приводили к сильному уменьшению размеров тела потомков, что сопровождалось трехкратным увеличением экспрессии этой аномалии: частота фена – отсутствия третьего коренного зуба – возрастала с 2–3 % в контроле до 9–10 % в экспериментальной группе.

Один и тот же пороговый признак может иметь в ходе количественного варьирования несколько устойчивых состояний, пороговых уровней, преодолевая которые, он качественно изменяется. Подавляющее большинство таких морфологически хорошо различимых, дискретных и устойчивых состояний пороговых признаков на практике рассматриваются как фены (Васильев, 1988). Действительно, есть все основания понимать **фен как устойчивое состояние порогового признака**. Примечательно, что к такому же в целом определению фена, но исходя из других соображений пришел М. В. Мина (1986). Учитывая природу появления фенов, можно дать более точное определение. Фены – устойчивые состояния неметрических признаков, дискретность которых обусловлена существованием эпигенетических пороговых ограничений морфогенеза.

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 MMD (mean measure of divergence) – «фенетических дистанций» по комплексу частот (фенов) неметрических пороговых признаков, широко примененный Берри (Berry, 1963, 1986) и его последователями.

Довольно часто на практике путают истинные фены – устойчивые состояния признака – и композиции как сочетания фенов разных признаков. Композиции фенов представляют собой дискретности второго порядка. Так, например, морфотип рисунка жевательной поверхности коренного зуба полевок определяется многими характеристиками, важнейшими из которых считаются складчатость, число и расположение замкнутых пространств (Большаков и др., 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 порядка. Важно 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. Возможно, что именно таким устойчивым композициям фенов соответствует термин «морфа» или с учетом ее развития – «морфоз». Поэтому анализ фенов и сочетанных их композиций-«морфозов» позволяет обнаружить в популяции реализованные альтернативные пути, отражающие структуру эпигенетического ландшафта популяции.

Анализ эпигенетического ландшафта популяции начинается с группового изучения регулярных стохастических билатеральных нарушений симметрии или асимметрии проявления фенов. Это своеобразное окно на популяционном уровне, через которое можно «заглянуть» в процесс развития, зондировать онтогенез на популяционном уровне. Эта идея впервые четко сформулирована В. М. Захаровым: «В силу стохастической природы этого явления анализ его оказывается возможным лишь на надындивидуальном 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» (Захаров, 1987, с. 3).

В качестве примера проявления флуктуирующей асимметрии на качественном уровне можно рассмотреть различные билатеральные композиции, сочетания фенов дольчатости легких ряда видов тюленей, описанные в монографии Е. И. Соболевского (1988). Внутрииндивидуальная изменчивость композиций фенов-антимеров была проанализирована нами на основе приведенного Е. И. Соболевским материала по тюленю-ларге (рис. 2). На рисунке показаны, по-видимому, все из теоретически возможных билатеральных композиций фенов дольчатости легких ларги, полученные на основе

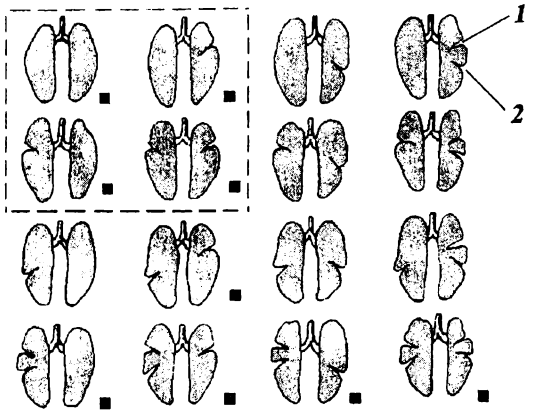


Рис. 2. Внутрииндивидуальная изменчивость билатеральных композиций фенов (1 и 2) «складчатости» легких тюленя-ларги. Черными квадратами помечены обнаруженные в природных популяциях ларги варианты, приведенные в монографии Е. И. Соболевского (1988).

нашей фенетической реконструкции. Черными квадратиками помечены варианты строения легких, обнаруженные Е. И. Соболевским в природных популяциях. Возможно, что иные варианты строения легких либо имеют низкую частоту, либо по каким-нибудь причинам не могут проявиться в фенотипе. Видно, что среди четырех выделенных пунктиром билатеральных композиций наблюдаются: а) полное отсутствие фена 1 на обеих сторонах (–/–); б) асимметричное левостороннее проявление (+/–); в) асимметричное правостороннее проявление (–/+); г) симметричное проявление (+/+). Проявление именно этих четырех типичных вариантов билатеральных композиций: –/–, +/–, –/+, +/+ характерно в случае присутствия эффекта флуктуирующей асимметрии встречаемости фенов неметрических пороговых признаков. Однако для окончательного суждения о том, относится ли данный случай к категории флуктуирующей асимметрии, необходимо убедиться в том, что данный фен случайно и независимо варьирует на разных сторонах особи (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987).

Неодинаковая 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. Почти все фены билатеральных структур, которые мне известны у нескольких десятков разных видов животных и растений, подвержены такой флуктуирующей асимметрии, а следовательно, имеют эпигенетическую природу варьирования. В. А. Струнников и И. М. Вышинский (1991) назвали эту обнаруженную Б. Л. Астауровым в 1929 г. форму развитийной изменчивости, которая не зависит от генотипа и среды, а определяется «несовершенством фенотипической реализации генотипа» – реализационной изменчивостью.

Однако в настоящий момент для нас 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 флуктуирующей асимметрии, поскольку и те и другие, по-разному характеризуя изменчивость развития на внутрииндивидуальном и на индивидуальном уровнях, позволяют приблизиться к характеристике эпигенетической системы популяции. Поэтому для наших целей правильнее говорить об использовании явления асимметрии билатеральных композиций антимеров в широком толковании как способе, позволяющем заглянуть в процесс развития на популяционном уровне.

Сопоставляя все множество теоретически возможных билатеральных композиций фенов с реально существующим эмпирическим множеством, можно выявить и область преобладающих состояний (композиций) у данной группы (популяции, таксона), и реальную «структуру креода», т. е. количественную и качественную характеристику связей и отношений между элементами порождаемого данной эпигенетической системой множества.

Специальный анализ, проведенный В. В. Короной, показал, что индивидуальное формообразование (морфогенез) подразделяется на три относительно самостоятельных и независимых процесса: размерогенез, формогенез и структурогенез (Корона, Васильев, 2000). Структурогенез является главной компонентой развития. Сочетание процессов структурогенеза и размерогенеза в значительной мере обусловливает формогенез. Тем не менее, существуют специфические свойства развития формы (например, аллометрия или конструкционные ограничения), что вынуждает рассматривать формогенез как отдельную компоненту морфогенеза.

В этой связи важно напомнить схему модусов расчленения листьев растений (рис. 3), предложенную С. В. Мейеном (1974), которая, как мне представляется, в значительной мере была навеяна работами Н. П. Кренке. С. В. Мейен часто ссылался на эти работы и даже предложил назвать «правило родственных отклонений», когда редкое состояние

признака или уродство у одного таксона является нормой у другого, – «правилом Кренке». На схеме показаны варианты модусов расчленения листьев, причем линиями показано, что таких модусов не много, и они могут встречаться у самых разных таксонов в широком спектре последовательных переходов. Эта схема является отчетливым прообразом представлений С. В. Мейена о **мероне** и **рефренах** (1975, 1988). Поскольку понятие мерона фактически не было определено С. В. Мейеном, то попытаюсь рискнуть и сделать это, как и многие другие. При этом я опираюсь на работы его коллеги и единомышленника Ю. В. Чайковского (1990) и личные воспоминания и работы его ученика В. В. Короны.

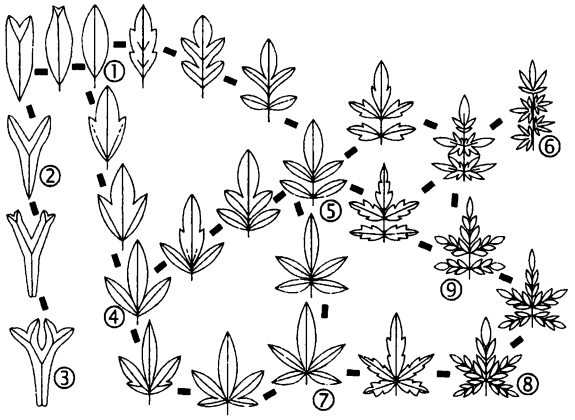


Рис. 3. Схема расчленения листьев и листоподобных органов растений. Расчленение выше второго порядка, диссимметрия частей и сочетание дихотомических с другими модусами расчленения в схему не включены (цит. по Мейен, 1974).

Мерон – признак (часть, фрагмент организма), который в данном случае понимается как полиморфное множество своих возможных состояний. В каждом таксоне существует некое множество «состояний признака» или модусов мерона и «процессуальное состояние», т. е. морфогенетический закон трансформации мерона, на который накладываются конструкционные ограничения (запреты). Если сравнить разные таксоны, то их мерономическое разнообразие может быть почти тождественным по спектру модусов – разнообразия состояний признаков, но не тождественным по частотной представленности модусов. У каждого таксона имеется ядро – преобладающие по частоте варианты – и периферия данного мерона – более редкие модусы (Чайковский, 1990; Корона, Васильев, 2000). У разных таксонов полиморфные множества состояний мерона (модусы) могут существенно трансгрессировать (накладываться, перекрываться) и сериально повторяться. Этот феномен был назван С. В. Мейеном рефреном. При этом каждый таксон будет иметь свое пространство реализации и набор модусов данного признака, а также их частотную представленность (вероятность проявления). Если вспомнить все, что говорилось выше об эпигенетическом ландшафте популяции, то вполне очевидна 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. Однако, одновременно, **мерон представляет собой морфогенетический закон трансформации структуры, порождающий характерное полиморфное множество**. С. В. Мейен 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 (Мейен, 1975). Таким образом, вводя два определения мерона, я подчеркиваю оба эти аспекта его рассмотрения: мерон как закон трансформации (процессуальное сохранение) и его воплощение – реализацию в виде полиморфного множества (сохранение состояний). Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный ими эпигенетический ландшафт (основа воспроизведения архетипа, как совокупности меронов) и является тем закономклише, который задает все многообразие состояний признака и их частотное (вероятностное) проявление у таксона, популяции или у особи (если нами рассматривается внутрииндивидуальная – феногенетическая изменчивость). Таким примером реализации мерона может служить феногенетическая изменчивость структуры перемычек овального отверстия (рис. 4) в популяции прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin).

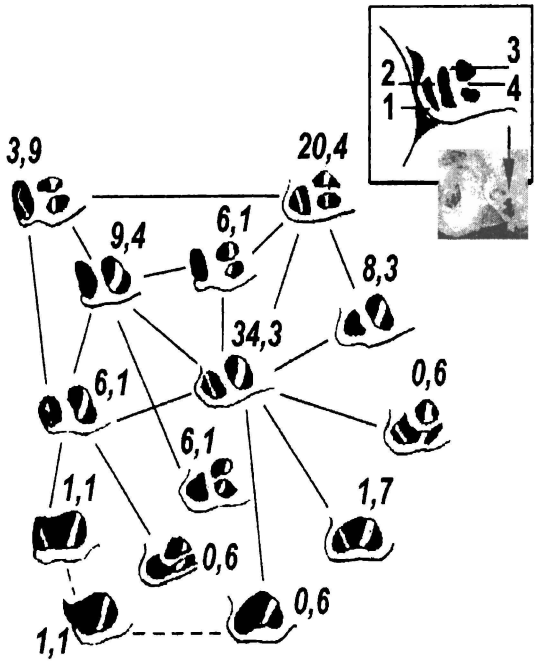


Рис. 4. Феногенетическая изменчивость билатеральных композиций перемычек овального и круглого отверстий в популяции прометеевой полевки. 1–4 – номера фенов. Линиями соединены структурные композиции, одновременно встретившиеся у одной и той же особи, но на разных ее сторонах (выбрана односторонняя, всегда правая проекция). Курсивом приведены частоты встречаемости (%) соответствующих структурных модусов. Пояснения в тексте.

Изучая изменчивость неметрических признаков черепа на серии прометеевых полевок, отловленных В. Н. Большаковым в окрестностях Бахмаро на Малом Кавказе, я обнаружил значительное число крупных аберраций в строении круглого (foramen rotundum) и овального (f. ovale) отверстий. Выделяются четыре элемента структуры, которые подвержены альтернативной изменчивости; на рисунке они обозначены номерами: 1, 2, 3 и 4. Местоположение этих элементов во всех случаях их проявления в фенотипе строго сохраняется, что позволяет рассматривать их как определенные признаки. Это определенные костные перемычки, формирующие овальное и круглое отверстия, через которые проходят ветви тройничного нерва. Нами рассматривалось лишь полное проявление перемычек, независимо от экспрессивности проявившихся структур. В качестве альтернативы сознательно приняты все варианты отсутствия или неполного проявления. Таким образом, понимая фены как устойчивые состояния пороговых признаков, как подчеркивалось выше, мы по каждому признаку заведомо использовали только фены высшего порогового уровня.

Единицей классификации по каждой перемычке в соответствии с рекомендациями Б. Л. Астаурова (1974) была принята сторона особи (антимер). Для каждой стороны особи записывалась конкретная композиция – сочетание номеров перемычек. Частоты отдельных перемычек подсчитывались по отношению к общему числу изученных сторон. Оказалось, что частоты встречаемости всех перемычек для левой и правой сторон практически совпадают, несмотря на частую асимметрию проявления фенов на разных сторонах особи. Сравнение внутрииндивидуальных несовпадений билатеральных композиций позволяет построить эмпирическую систему естественных эпигенетических отношений между композициями (рис. 4). Наиболее часто встречается сочетание 1, 2 и 3 перемычек, а также 1, 2, 3 и 4, т. е. ядро мерона. Другие композиции – это периферия мерона. Они встречаются значительно реже, причем варианты: 2; 2 + 4; 4 вообще не были обнаружены. На рисунке линиями соединены такие композиции (сочетания фенов), которые встречены одновременно у одной и той же особи, но на разных сторонах. Хорошо видно, что эпигенетическая изменчивость упорядоченна и существует естественная, морфогенетически допустимая внутри особи, система переходов от одной композиции к другой. Мерономическое разнообразие структуры (композиций фенов) упорядоченно, хорошо выражены ядро мерона и его периферия, причем существуют, по-видимому, структурно-механические запреты на проявление или сохранение определенных структур (композиции фенов: 2, 2 + 4, 4).

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

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 · 0,66 · 0,95 · 0,38), а композиции **1 + 2 +3** – произведение вероятностей проявления перемычек 1, 2, 3 на вероятность отсутствия 4 (0,74 · 0,66 · 0,95 · 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 эмпирического и теоретического чисел композиций

на сторонах. Различия, оцененные с помощью критерия хи-квадрат, статистически недостоверны в обоих случаях. Это говорит о том, что эти композиции представляют собой случайные комбинации независимых элементов, образующих единую систему. Аналогично можно рассчитать теоретические доли, например, симметричных билатеральных композиций отдельных антимеров (табл. 2).

Таблица 1

Встречаемость перемычек овального отверстия у сеголеток и перезимовавших прометеевых полевок на сторонах черепа (в долях единицы)

Перемычка	Сеголетки		Перезимовавшие	
	Наличие	Отсутствие	Наличие	Отсутствие
Число сторон	*n = 108*		*n = 72*	
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

Таблица 2

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

Перемычка	Сеголетки		Перезимовавшие	
	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
Хи-квадрат	*3,06 ($p > 0,05$)*		*6,27 ($p > 0,05$)*	

Из табл. 2 видно, что как у молодых, так и у старых зверьков процент симметричных проявлений фенов-антимеров хорошо согласуется с теоретическим (критерий хи-квадрат в обоих случаях незначим). Напомним, что теоретическая доля симметричных сочетаний по Б. Л. Астаурову (1974) вычисляется как квадрат вероятности одностороннего 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 заданных морфогенезом вероятностей проявления частот исходных четырех элементов.

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 %. Таким образом, 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 возрастает, а средняя частота каждого фена не изменяется. Такой отбор практически не приводит к каким-либо сдвигам частот фенов исходных признаков, но стабилизирует их проявление из года в год.

Обнаруженный механизм стабилизирующего отбора на первый взгляд работает как бы вхолостую, так как у молодых особей доля симметричных особей вновь, в соответствии с правилом Б. Л. Астаурова, 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, на наш взгляд, этот механизм может приводить к постепенной стабилизации проявления композиций и их дальнейшему закреплению в онтогенезе в виде некоей целостной морфы (альтернативного пути развития). Так, например, у желтого суслика (*Citellus fulvus*) фен – «замкнутая вырезка надглазничного отростка» имеет невысокую частоту встречаемости и подвержен флуктуирующей асимметрии, но у горного суслика (*C. musicus*) – это видовой признак и всегда проявляется симметрично на обеих сторонах черепа. Этот пример иллюстрирует отчетливое проявление правила Кренке в строении надглазничного отростка сусликов.

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

кие же системные эффекты мне известны и у ряда других позвоночных и беспозвоночных животных. Аналоги были найдены мной и у растений (Корона, Васильев, 2000).

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 сравнение эпигенетического ландшафта у разных особей, используя ту же самую «популяционную» методологию. Сравнительный анализ индивидуальных меронов позволяет, в свою очередь, осознанно и целенаправленно находить в популяции и различать сходные в феногенетическом отношении типы особей – фенотипы – по особенностям их «процессуального сохранения» или, что привычнее звучит, 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. Мы можем «нагружать» эти программы, применяя метод «провокационного фона» Н. В. Глотова, т. е. изменяя 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 визуализировать эпигенотип особи (эпигенетическую систему популяции) в множестве порожденных им модусов мерона.

В этой связи процитирую мысль В. В. Короны: «Давно известно, что связующим звеном между генотипом и фенотипом является программа развития. Она и служит границей между молекулярным и морфологическим уровнями организации. Другими словами, это операциональная граница (она же связующее звено), представляет собой не физический барьер, а набор операций, преобразующих элементы одного уровня организации в элементы другого уровня» (Корона, Васильев, 2000, с. 17).

Для того чтобы «увидеть» особенности генотипа как программы развития, порождающей «фенотип», необходимо изучить эту программу по проявлениям феногенетической изменчивости. В этом случае молекулярно-генетическая информация будет транслирована (визуализирована) в мероне особи, популяции или таксона.

Итак, мы приходим к тому, что феногенетическая изменчивость представляет собой морфогенетическую реализацию мерона. Она включает в себя две основные компоненты: детерминистическую (организующую) и стохастическую (случайную). Организующая составляющая феногенетической изменчивости – эпигенетическая изменчивость – является детерминистической канализованной компонентой морфогенеза, обусловленной структурой креода и расстановкой эпигенетических порогов. Случайная составляющая – реализационная изменчивость – представляет собой стохастическую компоненту морфогенеза, например явление флуктуирующей асимметрии, дающую возможность спонтанного переключения имеющихся программ развития и выбора того или иного субкреода. В общем виде можно заключить, что ***феногенетическая изменчивость – это реализация обусловленных развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков***.

Прикладные решения конкретных задач популяционной и эволюционной экологии, а также экологического мониторинга, выполненных во многом с учетом высказанных эпигенетических представлений, можно найти в ряде публикаций автора (Васильев, 1988; Васильев, Васильева, Большаков, 1996, 2000; Васильев, Боев, Гилева и др., 2000).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 01-04-49571 и № 02-04-96434.

ЛИТЕРАТУРА

Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.

Беклемишев В. Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.

Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.

Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158–169.

Васильев А. Г., Боев В. М., Гилева Э. А. и др. Эколого-генетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядерного взрыва в 1954 году (факты, модели, гипотезы). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1997. 192 с.

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. № 2. С. 117–124.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроногеографический подход). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 132 с.

Глотов Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1983. 33 с.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф. Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Дагестане // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала, 1978. С. 78–85.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-фено-генетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.

Конюхов Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих // Биология развития и управление наследственностью. М.: Наука, 1986. С. 256–266.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 140 с.

Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. Т. 1 // Тр. Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева. М., 1933–1935. 860 с.

Магомедмирзаев М. М. Что такое «феногенетическая изменчивость»? // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 5. С. 710–716.

Магомедмирзаев М. М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 232 с.

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. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т. 1, ч. 4. М.: Недра, 1988. С. 497–511.

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.

Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба Европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 139 с.

Соболевский Е. И. Популяционная морфология ластоногих. Изменчивость и пространственная структура вида. М.: Наука, 1988. 216 с.

Струнников В. А., Вышинский И. М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. Сибирское отд., 1991. С. 99–114.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во Московского университета, 1966. С. 114–130.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Уоддингтон К. Х. Организаторы и гены. М.: Гос. изд. иностр. лит., 1947. 240 с.

Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 267 с.

Чайковский Ю. В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.

Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29, № 1. С. 12–24.

Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез, 1984. Т. 15, № 2. С. 115–136.

Шишкин М. А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 63–73.

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. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1938. 144 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Alberch P. Ontogeny and morphological diversification // Amer. Zool. 1980. V. 20. P. 653–667.

Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genet. Research, Cambr., 1963. V. 4. P. 193–220.

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 R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 557–615.

Haekker V. Entweicklungscgeschichtliche Eigensschaftsanalyse (Phaenogenetik). Jena, 1918. 29 S.

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. XV. Relations between major and minor variants // J. Genet. 1955. V. 53. P. 515.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 291–321.