XXII ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ 2008

Том 2

Федеральное агентство по образованию

ГОУ ВПО Ульяновский государственный
педагогический университет
им. И.Н. Ульянова

XXII ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

Современные проблемы эволюции

Том 2

Ульяновск
2008

УДК 57+92

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
Ульяновского государственного
педагогического университета
им. И.Н. Ульянова

ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ, 2008.
Современные проблемы эволюции (сборник докладов): в 2 т.

ISBN 978-5-86045-283-1

Т. 2.: Секция экологии и биологии. - Ульяновск: Ульяновский государственный педагогический университет, 2008. - 302 с.

ISBN 978-5-86045-281-7

Оргкомитет: А.Н. Марасов, Е.А. Артемьева,
А.В. Масленников, С.А. Малявин

Представлены тексты докладов секции экологии и биологии очередных XXII Чтений памяти А.А. Любищева. Все доклады публикуются в авторской редакции.

Издание осуществлено на средства участников конференции при финансовой поддержке Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Ульяновской области.

ISBN 978-5-86045-281-7 (т.2)

ISBN 978-5-86045-283-1

Оргкомитет Любищевских чтений, 2008

Васильев А.Г.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ МЕРОНОМИЯ И ПРОБЛЕМА ВИЗУАЛИЗАЦИИ ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
vag@ipae.uran.ru

В последние годы быстро накапливаются открытия в разных областях биологии, что неизбежно заставляет пересматривать многие теоретические конструкции, включая основы доминирующей версии синтетической теории эволюции (СТЭ). Современная критика дарвинизма в значительной степени нацелена не на теоретические построения самого Ч. Дарвина, а скорее, на их трактовку в понимании сторонников СТЭ (Назаров, 2005). Среди оппонентов неодарвинизма, после того как это направление утратило свои традиционно лидирующие позиции, которые сохраняло вплоть до конца XX в., усилились линии номогенеза (Чайковский, 2006) и неоламаркизма (Стил и др., 2002; Яблонка, Лэмб, 2003). С начала XXI в. основным оппонентом СТЭ является новое направление – «Evo-Devo» – эволюционная биология развития

(Evolutionary Developmental Biology), которая не отрицает основные дарвиновские представления, но объединяет молекулярно-генетические подходы с эмбриональными и морфогенетическими (Гилберт и др., 1997; Hall, 1999; Gilbert, 2003).

Наряду с этими главными направлениями современной эволюционистики существует предложенная М.А. Шишкиным (1986, 1988) эпигенетическая теория эволюции, которая вытекает из представлений К.Х. Уоддингтона и И.И. Шмальгаузена и сближается с взглядами П. Олберча (Alberch, 1980; Alberch, 1982). Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ) резко критикует СТЭ, хотя опирается на многие дарвиновские положения, в частности, предполагает творческую роль естественного отбора в перестройке эпигенетической системы. Появляется все больше сторонников ЭТЭ (Васильев, 1988, 1996, 2005; Гродницкий, 2001; Расницын, 2002; Поздняков, 2007).

Упрочению эпигенетической теории эволюции во многом способствует бурное развитие эпигенетики (эпигеномики) – области молекулярной биологии, изучающей процессы молекулярной регуляции функционирования генома в ходе клеточной дифференцировки и индивидуального развития (Gilbert, 2003). Важно подчеркнуть, что эпигенетическая теория эволюции предвосхитила многое в русле «Evo-Devo». Наряду с дарвинизмом, она способна органично включить в себя многие положения номогенеза и ламаркизма, и может служить основой для становления новейшего эволюционного синтеза, который следует определить как создание обобщенной теории эволюции (ОТЭ) или в английской транскрипции – General Evolution Theory (GET).

Наибольший вклад в сохранение и развитие первоначальных номогенетических представлений внесли работы А.А. Любищева и С.В. Мейена. Мейен (1977, 1984) сформулировал представления о мерономии – научной дисциплине, основанной на гомологизации частей целого организма и нацеленной на сравнительное изучение многообразия строения организмов и их частей, центральным объектом которой является понятие «мерон» – класс частей организма. Несомненно, что на мировоззрение С.В. Мейена повлияли взгляды, главным образом, А.А. Любищева, для которого роль закономерных преобразований в эволюции организмов была самоочевидной.

Создавая мерономию, Мейен предполагал ее особую роль в таксономических построениях и поиске естественной системы таксонов. 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 этому принципу, нельзя поставить во взаимно однозначное соответствие таксоны и мероны, поскольку 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 позволит в итоге приблизиться к построению естественной таксономической системы.

Мейен как палеонтолог, оперирующий видами и надвидовыми таксонами, по-видимому, почти не рассматривал возможность внутривидового и популяционного анализа мерона. Однако с появлением предложенного им 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 (Чайковский, 1990, 2006; Любарский, 1996), а также к изучению внутривидовых форм и популяций как в отдельности (Васильев, 1996, 2005), так и в их ценотическом межвидовом взаимодействии. При рассмотрении этих аспектов групповой многомерной классификации неизбежно возникает необходимость формирования нового научного направления – популяционной мерономии (Васильев, 2005). Прилагательное «популяционная» означает в данном случае вовсе не то, что при этом рассматривается только внутривидовой популяционный уровень организации, как это было принято в кругу популяционно-биологических дисциплин (Яблоков, 1987), и оно нацелено не только на решение задач, возникающих на данном уровне биологической организации, хотя такая возможность при необходимости не исключается (Васильев, 2005). Речь при этом идет о новом принципе и методологии популяционного (равно = группового) анализа и, одновременно, дальнейшего синтеза (ординации) морфологического пространства трансформаций, образованного меронами и необходимого для обнаружения естественной структуры архетипа таксонов.

Специфично в этом подходе то, что применяется групповой многомерный анализ внутрииндивидуальной изменчивости дискретных морфогенетических проявлений – фенов и их композиций. Новизна, однако, заключается не столько в том, что проводится многомерная ординация объектов на основе проявления фенов и их композиций для разных неметрических признаков, а скорее, в том, что тем самым выявляются инвариантные модусы трансформации морфогенеза, характерные для всех особей данной популяции как единой эпигенетической системы. Можно полагать, что тем самым визуализируются архетипические черты исторически сформировавшейся эпигенетической системы популяции – ее эпигенетический ландшафт.

Мы рассматриваем фен не только как устойчивое дискретное состояние порогового неметрического признака (Васильев, 1996, 2005), но и как своеобразный морфогенетический «квант» (Магомедмирзаев, 1990) – модуль морфогенеза (Корона, Васильев, 2007). Характеризуя внутрииндивидуальную изменчивость билатеральных структур (феномен флуктуирующей асимметрии) на групповом уровне, мы с одной стороны можем проникать в процессы морфогенеза и индивидуального развития с популяционного уровня, а с другой, оставаясь на популяционном уровне, можем оценить экологическую роль существующих в данной популяции путей морфогенеза. Сравнивая закономерности внутрииндивидуальной (развитийной) изменчивости проявления фенов в нескольких географически удаленных группировках – природных популяциях, возможно выявление инвариантных развитийных черт данного таксона. При этом проявится общее потенциально допустимое в

онтогенезе морфопространство таксона, которое будет единым для каждой популяции. Таким образом, популяционный уровень рассмотрения внутрииндивидуальной изменчивости проявления фенов обеспечивает возможность связать в единый узел процессы морфогенеза и эволюции развитийных систем, внутрииндивидуальной изменчивости и таксономических отношений, феногенетики и эволюционной экологии. В таком понимании эволюция представляется как трансформация развитийной системы популяции – тонкая эпигенетическая и морфогенетическая подстройка под требования локальной биоты (ценозов). Однако, это не только микроэволюционные перестройки, но в силу преемственности эпигенетических и морфогенетических особенностей в чреде поколений и присутствия в эпигенетической системе скрытых потенциальных путей морфогенеза (латентных возможностей архетипа) в каждой популяции содержится мощный макроэволюционный потенциал. Традиционная популяционно-генетическая трактовка микро- и макроэволюционных явлений в рамках СТЭ не позволяла соединить эти разноуровневые края эволюционного процесса. Напротив, понимание эпигенетической природы мейеновского транзитивного полиморфизма, делает связь микро- и макроэволюционных трансформаций морфогенеза очевидной, примиряя позиции и противников и сторонников смыкания этих разновременных процессов.

Каждая популяция и таксон в целом «стремятся» зарегулировать актуальную для данного биотического и абиотического окружения адаптивную норму развития (в понимании И.И. Шмальгаузена), которая обусловлена исторически формирующейся эпигенетической системой. Существует возможность достаточно быстрых перестроек эпигенетической системы популяций, что реально наблюдается при длительном обитании видов животных, растений и микроорганизмов в исторически новой техногенно трансформированной среде. Сама возможность необратимых перестроек морфогенеза и эпигенетической системы в антропогенной среде обусловлена тем, что здесь экосистемная регуляция грубо нарушена и могут происходить быстрые инадаптивные (в понимании А.П. Расницына) перестройки развития, а, следовательно, трансформации меронов.

Мерономическое видение процессов микро- и макроэволюции на популяционном уровне осуществимо благодаря возможности изучения групповой внутрииндивидуальной изменчивости гомологичных дискретных структурных вариаций – фенов у разных таксонов. Прослеживание явления транзитивного полиморфизма фенов (структурных модулей морфогенеза) по большому числу структур («признаков») позволяет приблизиться и к выявлению филогенетического сигнала. Риск ошибиться в этих случаях не больше и не меньше, чем при филогеографическом сравнении молекулярных последовательностей митохондриальной и ядерной ДНК, а также протеинов. Поскольку все эволюционные преобразования живого неизбежно представляют собой адаптации, то не существует «беспристрастного» и не зависящего от окружающей среды внутреннего регистратора эволюционных изменений. Использование многих признаков позволяет «опросить» множество

«свидетелей эволюции» для данной группы таксонов и все они могут дать весьма противоречивую трактовку событий: для одних не произошло никаких событий, а другие будут свидетельствовать о серьезных перестройках. Поэтому ни молекулярные изменения, ни морфогенетические не могут быть окончательной фактологической базой при построении филогений. Неудивительно, поэтому, что зачастую морфологические и молекулярные филетические «деревья» неконгруэнтны или согласуются лишь отчасти. Использование фенов гомологичных признаков также нельзя рассматривать в качестве «панацеи» при выявлении «правильной» филогении, но опрос еще одной большой группы «свидетелей» эволюции может в сочетании с другими, в том числе молекулярными методами, способствовать выявлению естественных филогенетических отношений между таксонами.

Популяционно-мерономический подход усиливает возможности такого таксономического и филетического сравнения, а благодаря транзитивному полиморфизму проявления фенов вносит элемент исторической преемственности и иерархии общности морфогенеза и его трансформаций, позволяет воссоздавать пространство не только отдельных меронов, но и значительной части архетипа таксона. Анализ проявлений эпигенетической изменчивости билатеральных структур позволяет использовать разную расстановку эпигенетических порогов фенов неметрических признаков для возможности оценки эпигенетической дивергенции сравниваемых форм (Васильев, 2005).

Оценка сходства организации и последовательности процессов морфогенеза по многим гомологичным структурам и их элементарным состояниям – фенам обеспечивает возможность сравнения гомологии морфогенетических 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, популяции и таксона. 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 т.д.) дискретных структурных трансформаций – фенов разных признаков, можно приблизиться к описанию ее «архетипа». Зная законы инвариантных трансформаций структур в морфогенезе каждого изученного таксона, мы получаем реальную возможность сопоставления архетипических свойств у разных таксонов.

Напомним, что С.В. Мейен ввел в мерономию два важных понятия: «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 признаков, 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). Если сравнить разные таксоны, то их мерономическое разнообразие может быть почти тождественным по спектру модальностей – разнообразию состояний признаков, но не тождественным по их частотной представленности. У каждого таксона имеется ядро – преобладающие по частоте варианты и периферия данного мерона – более редкие состояния (Чайковский, 1990; Корона, Васильев, 2000; Васильев, 2005). 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 говорить 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).

Мерон с феноменологической точки зрения *представляет собой реализацию полиморфного множества вероятных дефинитивных состояний*

морфологических структур, т.е. является осуществленным множеством состояний признака (части) организма (Васильев, 2005). Одновременно *мерон – 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 (Васильев (2005), мы подчеркиваем оба эти аспекта: 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 (2006), включая закон полиморфизации систем.

Эпигенетические пороги и конструкционные запреты ограничивают вероятные морфогенетические преобразования, а созданный 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 (Васильев, 2005) – транзитивный полиморфизм.

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. Другими словами, можно приблизиться к тому, чтобы через программу развития косвенно «визуализировать» эпигенотип особи (эпигенетическую систему популяции) в множестве порожденных им модусов мерона – частот встречаемости фенов.

О необходимости визуализации эпигенетического ландшафта недавно писал А.П. Расницын (2002). Предложенный нами способ «визуализации» эпигенетического ландшафта на основе фенетического анализа внутрииндивидуальной (феногенетической) изменчивости композиций фенов гомологичных антимерных структур представляется достаточно

перспективным и практически осуществимым (Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005; Васильева, 2006). Другой, более эффективный способ косвенной «визуализации» эпигенетического ландшафта популяции (таксона) основан на многомерной ординации индивидуальных композиций фенов методом главных компонент. Дискриминантный анализ значений главных компонент индивидуальных фенетических композиций сравниваемых таксономических групп в дальнейшем дает возможность оценить своеобразие их эпигенетических ландшафтов (Васильев и др., 2003). Фактически все эти подходы позволяют с помощью группового (популяционного) анализа внутрииндивидуальной изменчивости реально «визуализировать» эпигенетический ландшафт популяции (таксона) в виде реализованной части «архетипа» с учетом всех возможных трансформаций (модусов).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (07-04-00161_а, 07-04-96096-р_урал_а).

Литература

Белоусов Л.В. Биологический морфогенез / Л.В. Белоусов. М.: Изд-во МГУ, 1987. 239 с.

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

Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А.Г. Васильев. Екатеринбург, 1996. 47 с.

Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А.Г. Васильев. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига». 2005. 640 с.

Васильев А.Г. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса / А.Г. Васильев, И.А. Васильева // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. 2005, № 1(9). С. 27-38.

Васильев А.Г. Популяционная феногенетика малой лесной мыши *(Apodemus uralensis* Pall.*)* в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Н.М. Любашевский, Е.Ю. Захарова, М.В. Чибиряк, В.И. Стариченко, О.В. Тарасов // Вопр. радиац. безопасности. 2003, № 4. С. 14-29.

Васильева И.А. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / И.А. Васильева / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2006. 46 с.

Гилберт С.Ф. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития / С.Ф. Гилберт, Д.М. Опиц, Р.А. Рэф // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 5. С. 325-343.

Гродницкий Д.Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового синтеза / Д.Л. Гродницкий // Журн. общ. биологии. 2001б. Т. 62, № 2. С. 99-109.

Корона В.В. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории / В.В. Корона, А.Г. Васильев. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 280 с.

Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике / Г.Ю. Любарский. М.: КМК Ltd. 1996. 436 с.

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

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции / С.В. Мейен // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1975. С. 66-117.

Мейен С.В. Таксономия и мерономия / С.В. Мейен // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка, 1977. С. 25-33.

Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии / С.В. Мейен // Системность и эволюция / Под ред. Ю.А. Шрейдера. М.: Наука, 1984. С. 7-32.

Мейен С.В. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений / С.В. Мейен // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука, 1988. С. 91-104.

Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели: учеб. пособие / В.И. Назаров. М.: КомКнига, 2005. 520 с.

Поздняков А.А. Структура морфотипической изменчивости серых полевок (Microtus, Arvicolidae) с точки зрения эпигенетической теории эволюции / А.А. Поздняков // Успехи совр. биол., 2007. Т. 127. № 4. С. 416-424.

Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики / А.П. Расницын.// Тр. Русск. энтомол. об-ва. Т. 73. СПб., 2002. 108 с.

Стил Э. Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция / Э. Стил, Р. Линдли, Р. Бландэн. М.: Мир, 2002. 237 с.

Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции / К.Х. Уоддингтон / / На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970. С. 108-115.

Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии: Философские и естественно-научные аспекты: Изд. 2-е, стереотипное / Ю.А. Урманцев. М.: КомКнига, 2006. 232 с.

Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики / Ю.В. Чайковский. М.: Наука, 1990. 270 с.

Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции / Ю.В. Чайковский. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 712 с.

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

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс / М.А. Шишкин // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра. 1988. С. 142-168.

Яблоков А.В. Популяционная биология: учеб. пос. для биол. спец. вузов / А.В. Яблоков. М.: Высш. школа, 1987. 303 с.

Яблонка Е. Эпигенетическая наследственность в эволюции / Е. Яблонка, М.Дж. Лэмб // Цитология. 2003. Т. 45. № 11. С. 1057-1072.

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

Alberch P. Developmental constraints in evolutionary process / P. Alberch // Evolution and development / Ed. Bonner J.T. Berlin–Heidelberg–New York: Springer, 1982. P. 313-332.

Gilbert S.F. Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen / S.F. Gilbert // Biology and Philosophy. 2003. V. 18. P. 347-352.

Hall B.K. Evolutionary Developmental Biology / B.K. Hall. 2nd edn. Boston: Kluwer, 1999. 285 p.

Резюме

Предложена *популяционная мерономия* как наука о закономерностях групповых проявлений внутрииндивидуальной изменчивости гомологичных морфологических структур – фенов (модулей морфогенеза), позволяющих выявить транзитивный полиморфизм и на его основе иерархию мерономических пространств у разных таксонов. Дается бинарное определение мерона. Обосновывается эпигенетическая системная природа транзитивного полиморфизма. Многомерная ординация индивидуальных интракреодов, представленных индивидуальными фенетическими композициями, позволяет характеризовать особенности мейеновских экстракреодов («визуализировать» эпигенетический ландшафт популяции/таксона).

Summary

The author proposed *populational meronomy* as a science about regularities of group manifestations of intraindividual variability of homological morphological structures - phens (morphogenetic modules), allowing to reveal a transitive polymorphism and on its base a hierarchy of meronomic spaces among different taxons. The author motivated epigenetic systemic nature of transitive polymorphism and gave binary definition of meron. Multivariate ordination of individual intracreods, presented by individual phenetic compositions, allows to characterize particularities of Meien's extracreods («to visualize» of population/taxon epigenetic landscape).