ISSN 1025-532X
ISBN 978-5-907099-29-6
ISBN 978-5-907099-30-2 (20)

Биологические коллекции сегодня и завтра

ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ No. 20

Зоологический музей МГУ

Zoological Museum of Moscow State University

ZOOLOGICHESKIE ISSLEDOVANIA No. 20

Dedicated to the 90th anniversary of
Olga Leonidovna Rossolimo

Biological Collections
Today and Tomorrow

MOSCOW ✦ 2018

ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ No. 20

Посвящается 90-летию
Ольги Леонидовны Россолимо

Биологические коллекции сегодня и завтра

МОСКВА ✦ 2018

ISSN 1025-532X
ISBN 978-5-907099-29-6
ISBN 978-5-907099-30-2 (20)

Зоологические исследования No. 20
Zoologicheskie Issledovania No. 20

Главный редактор: М.В. Калякин
Редакционная коллегия:

О.В. Волцит, Д.Л. Иванов, К.Г. Михайлов, И.Я. Павлинов,
Н.Н. Спасская (секретарь), А.В. Сысоев (зам. главного редактора)

Editor in Chief: M.V. Kalyakin
Editorial Board:

D.L. Ivanov, K.G. Mikhailov, I.Ya. Pavlinov,
N.N. Spasskaya (Secretary), A.V. Sysoev (Deputy Editor), O.V. Voltzit

Редакторы выпуска:
М.В. Калякин, Н.Н. Спасская, И.Я. Павлинов

Editors of the Issue:
M.V. Kalyakin, N.N. Spasskaya, I.Ya. Pavlinov

Биологические коллекции сегодня и завтра. Материалы Российской конференции с международным участием «Передовые практики и перспективы использования зоологических коллекций». — **Зоологические исследования, 2018, 20. 200 с.**

Выпуск включает материалы Российской конференции с международным участием «Передовые практики и перспективы использования зоологических коллекций» (15–16 октября 2018 г., Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова). Материалы предваряются статьёй, посвящённой памяти О.Л. Россолимо (1928–2015, директор Зоологического музея в 1970–2009 гг.). Представленные материалы (статьи и аннотации) относятся к самым разнообразным аспектами использования коллекций в науке, практике и образовании, в том числе содержат обзоры крупных направлений, развиваемых в настоящее время в музейной зоологии наиболее активно.

Biological collections today and tomorrow. Contributions to Conference «Advanced technologies and prospects of the usage of zoological collections». — **Zoologicheskie Issledovania, 2018, 20. 200 p.**

The issue includes materials of All-Russian conference with international participation “Advanced technologies and prospects of the usage of zoological collections” (15–16 October 2018, Zoological museum of Lomonosov Moscow State University). The materals are preceeded by an article dedicated to the memory of Olga Rossolimo (1928–2015, director of the museum in 1970–2009). Presented materials (articles and abstracts) cover a wide diversity of aspects of the use of collections in research, practice and education, including reviews of major trends currently being developed in museum zoology.

Издание подготовлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (грант 18-04-20090)

© Авторы, текст, 2018
© Зоологический музей МГУ, оформление, 2018
© Т-во научн. изданий КМК, издание, 2018

Зоологические исследования / Zoologicheskie Issledovania. 2018. No. 20. С. / P. 31–35

ПОПУЛЯЦИОННАЯ МЕРОНОМИЯ, ФЕНОТИПИРОВАНИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МУЗЕЙНЫЕ КОЛЛЕКЦИИ

А.Г. Васильев, И.А. Васильева

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

Кратко изложены история появления и содержание популяционной мерономии (ПМ), её связь с популяционной феногенетикой и таксономией. Показано, что в основе ПМ лежат феногенетические и эпигенетические явления, поддерживающие феномен транзитивного полиморфизма С.В. Мейена в череде поколений. Введено понятие популяционная музейная коллекция — выборка из популяции, собранная за короткое время в одном локалитете и позволяющая выявить особенности исторически возникшего популяционного эпигенетического ландшафта, параметризующего морфогенетическое разнообразие. Используя популяционные коллекции разных таксонов, с учётом закона «родственных отклонений» Н.П. Кренке, предложена методология многомерного фенотипирования для трёх компонент морфогенетической изменчивости (размеров, формы и структуры) с применением традиционной и геометрической морфометрии, а также геометрической фенетики — феногранметрии при таксономической диагностике особей и мерономической ревизии молекулярных филогений.

POPULATION MERONOMY, PHENOTYPING AND POPULATION MUSEUM COLLECTIONS

A.G. Vasil'ev, I.A. Vasil'eva

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, Ekaterinburg, Russia, vag@ipae.uran.ru

A subject of population meronomy (PM) with brief historical view of its emergence and connections with population phenogenetics and taxonomy are presented. PM is based on phenogenetic and epigenetic events supporting Meyen's transitive polymorphism through a number of generations. We introduced a notion of "museum population collection" as a specimen sample collected from the one population locality for a short time interval which permits to reveal peculiarities of the historically aroused population epigenetic landscape parametrizing its morphogenetic disparity. Using collections of different taxa with taking into account the Krenke's law of relative's deviations, we developed a methodology of multivariate phenotyping for three components of morphogenetic variability (size, shape and structure) by means of traditional and geometric morphometrics, as well as by geometric phenetics — phenogrammetry for identifying taxonomic status and for meronomic revision of molecular phylogenies.

Мерономия — научная дисциплина, основанная на гомологизации частей целого организма и нацеленная на сравнительное изучение многообразия строения организмов и их частей, центральным объектом которой является понятие «мерон» — часть или класс частей организма (Мейен, 1978, 1988; Любарский, 1996). Основателем мерономии считается С.В. Мейен. Можно предположить, что понимание необходимости создания мерономии пришло к нему после знакомства с взглядами В.Н. Беклемишева (1994). Последний подчеркивал, что предметом си-

стематики являются морфопроцессы, а также указывал на сочетание целостности и подразделённости живых систем: «…большинство организмов построены так, что в целом организме мы можем выделить ряд частей, обладающих, в свою очередь, значительной степенью индивидуальности» (Беклемишев, 1994, с. 55). Создавая мерономию, С.В. Мейен предполагал её 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 (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 позволяет в итоге приблизиться к построению естественной таксономической системы.

С.В. Мейен как палеонтолог, 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 возникло множество реальных путей их приложения к сравнению и классификации таксонов 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 (Васильев и др., 2018). Все это обусловило необходимость формирования нового направления, развивающего мерономию, — популяционной мерономии (ПМ). Подчеркнём, что методология ПМ основана на осуществлении гомологизации множества морфологических структур в заданном таксономическом масштабе на основе выборок из локальных популяций соответствующих таксонов, а затем многомерном итеративном изучении феномена мероно-таксономического несоответствия в общем морфопространстве (Васильев, 2005; Васильева, 2006; Васильев, Васильева, 2009).

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). Речь при этом идет о новом принципе и методологии популяционного (равно = группового) анализа внутрииндивидуальной изменчивости и, одновременно, дальнейшего синтеза (ординации) морфопространства трансформаций, образованного меронами и необходимого для обнаружения естественной структуры архетипа таксонов.

Мерон — признак (часть, фрагмент организма, структура), который (по С.В. Мейену) понимается как полиморфное множество своих возможных состояний. Полиморфизм в конкретной популяции и у всего вида в целом сохраняется во времени и может рассматриваться как «транзитивный полиморфизм» (термин ввёл 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. В последние десятилетия многократно продемонстрировано трансгенерационное эпигенетическое наследование (soft heredity) — передача в чреде поколений измененных эпигенетических профилей на примере растений и животных, связанное с морфологическими перестройками (Jablonka, Raz, 2012; Dunkan et al., 2014). Транзитивный полиморфизм есть атрибут эпигенетической системы, а не краткий миг в истории вида, во время которого он «стремится» преодолеть эту неустойчивость и зафиксировать только одно определенное состояние (морфу), как рассуждали многие кладисты. Поэтому гомоплазии могут быть нормальным атрибутом эволюционных перестроек. В таком смысле закон «родственных отклонений» Н.П. Кренке (1933–1935) означает не только проявление транзитивного полиморфизма у эволюционно близких и отдалённых форм, но одновременно и результат общих закономерностей преобразования сходных эпигенетических ландшафтов предкового и дочерних таксонов. Наличие сходных возможностей преобразований признаков и сохранения набора их устойчивых состояний у близких форм, т.е. проявление гомопластического сходства отражает не только параллелизм этих процессов, но и родственный характер данных таксонов.

Популяционно-мерономический подход к изучению фенов и их композиций усиливает возможности филетического и таксономического сравнения благодаря транзитивному полиморфизму проявления фенов, что вносит элемент исторической преемственности и иерархии общности морфогенеза и его трансформаций, позволяет воссоздавать морфопространство не только отдельных меронов, но и значительной части архетипа таксона. Изучение эпигенетической изменчивости билатеральных структур позволяет использовать разную расстановку эпигенетических порогов фенов неметрических признаков для возможности оценки эпигенетической дивергенции сравниваемых форм. Поясним, что благодаря транзитивному полиморфизму, имеющему системную эпигенетическую основу, у близких таксонов формируются сходные по полноте воспроизведения множественные мерономические рефрены, т.е. феноменологически проявляется закон Кренке (редкие свойства одного таксона могут быть нормой у другого).

Специфично в этом подходе то, что применяется групповой многомерный анализ внутрииндивидуальной изменчивости дискретных морфогенетических проявлений — фенов неметрических пороговых признаков и их композиций. Новизна состоит также 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 (способы) трансформации морфогенеза, характерные для всех особей данной популяции, т.е. на основе единой эпигенетической системы популяции. Мы рассматриваем фен не только как устойчивое дискретное состояние порогового неметрического признака (Васильев, 2005), но и как своеобразный «квант» (Магомедмирзаев, 1990) — модуль морфогенеза. Сравнение закономерностей внутрииндивидуальной (развитийной) изменчивости проявления гомологичных фенов в нескольких природных популяциях, позволяет выявить инвариантные развитийные черты таксона. При этом выявится общее потенциально допустимое в онтогенезе морфопространство таксона, которое будет особенным для него самого и для каждой его популяции. Таким образом, популяционный (групповой) уровень рассмотрения внутрииндивидуальной изменчивости проявления фенов обеспечивает возможность связать в единый узел процессы морфогенеза и эволюции развитийных систем, внутрииндивидуальной изменчивости и таксономических отношений. В таком понимании эволюция представляется как трансформация развитийной системы популяции/вида — тонкая эпигенетическая и морфогенетическая подстройка под требования локальной биоты. 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 макроэволюционный потенциал. Поэтому *популяционная мерономия нацелена на изучение эпигенетической дивергенции форм разного ранга: от подвидов до надвидовых таксонов, выявление степени филогенетических связей и эпигенетической проверки филогенетических гипотез, изучение эволюционной роли параллелизмов и становления морфологических «новшеств», решение эволюционно-эпигенетических проблем гомологии и макроэволюции*.

Изменчивость морфогенеза при формировании мерономических модулей представлена тремя взаимодополняющими компонентами: вариацией размеров, формы и структуры, которые условно можно обозначить как размерогенез, формогенез и структурогенез (Корона, Васильев, 2007). Поэтому при анализе морфогенетической изменчивости можно воспользоваться методами традиционной морфометрии, геометрической морфометрии и феногенетики (=популяционной фенетики).

Ключевым моментом при этом является необходимость изучения музейного коллекционного материала и анализа репрезентативных (20–50 экз.) и относительно однородных в возрастном отношении выборок из локальных популяций. Такой тип коллекций мы предлагаем называть *популяционными музейными коллекциями*. Подобная коллекция представляет собой не сумму разрозненных случайных сборов единичных представителей данного таксона, добытых в разные годы и в разных географических точках, а именно выборку из одного и того же локалитета (популяции), собранную за относительно короткий период времени (сезон). Эти обстоятельства обеспечивают возможность анализировать морфогенетическую изменчивость на основе выборки родственных представите-

лей одной и той же популяции, имеющих общее происхождение и исторически адаптированных сходным образом к локальным экологическим условиям. При изучении такой популяционной музейной коллекции можно выявить характерные для населения данного локалитета проявления изменчивости размеров, формы и частот фенов полиморфных морфоструктур.

Многомерное изучение изменчивости размеров является традиционным и исторически восходит к методам, предложенным биометриками и нумерическими систематиками в середине прошлого века. Популяционно-мерономический анализ таксонов по множеству промеров позволяет традиционными методами многомерной статистики изучать их размещение в общем морфопространстве (McGhee, 1999). В последние десятилетия для этих целей широко применяются и методы геометрической морфометрии, характеризующей изменчивость формы объектов (меронов), исключая влияние вариации размеров (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Klingenberg, 2011). Наконец, популяционно-мерономический анализ гомологической изменчивости морфоструктур может быть выполнен методами популяционной геометрической фенетики — фенограмметрии (Васильев и др., 2018).

Проявление в популяции разных фенотипов, т.е. классов сходных в структурно-функциональном отношении феномов особей, позволяет при сочетании разных характеристик найти такие комбинации свойств, которые дают возможность диагностировать нужные фенотипы и классифицировать особей по их принадлежности к тому или иному варианту развития. В этой связи остановимся на общей идее *фенотипирования*, которая прямо вытекает из свойств фенотипа — класса сходных в морфофизиологическом отношении особей из естественной популяции данного таксона. Понятие «фенотипирование» было предложено И.А. Васильевой (Васильева и др., 2005; Васильева, 2006) для обозначения процедуры многомерной классификации проявления внутрииндивидуальных композиций гомологичных неметрических признаков при сравнении морфопространства близких таксонов и индивидуальной диагностики видовой принадлежности. Идея фенотипирования возникла как аналогия процедуры «кариотипирования» объектов, а также их «генотипирования», например, методами PCR-анализа ДНК. Данный подход диагностики оригинален, но сам термин «фенотипирование», как позднее выяснилось, параллельно был предложен в США, где этой проблеме в 2006 г. был посвящён специальный симпозиум по проблемам фенотипирования (phenotyping) на примере изучения патологий у линейных мышей. Процедура многомерного «фенотипирования» оказывается применимой для решения множества задач классификации как в областях популяционной экологии и медицины, так и для использования при разработке проблем систематики и эволюционистики. С этой целью и была разработана процедура неметрического фенотипирования (Васильева и др., 2005).

Под неметрическим фенотипированием понимается процедура выявления фенетического своеобразия естественных группировок животных (популяций, подвидов, видов и надвидовых таксонов разного ранга) на основе многомерного анализа встречаемости фенов и индивидуальных фенетических композиций. Графическое представление результатов многомерного анализа фенетических данных как компонентного, так и дискриминантного (или канонического) представляется нам одним из возможных способов визуализации эпигенетических ландшафтов. Возможность вычисления дискриминатных ключей и классификационных функций, предоставляемая аппаратом дискриминантного анализа, позволяет использовать его и для целей индивидуальной и групповой диагностики. В основе процедуры фенотипирования лежат три последовательных этапа: гомологизация фенов неметрических признаков, построение многомерного мерономического морфопространства (метод главных компонент) и дискриминация таксонов, включая их индивидуальную диагностику на основе дискриминантных ключей. Необходимость предварительного построения общего мерономического морфопространства фенокомпозиций изучаемых таксонов на основе метода главных компонент связана с тем, что при этом за счёт многомерного перекрывания рефренов разных меронов формируется общая структура архетипических взаимосвязей таксонов. Отношения между таксонами в морфопространстве и их структура устойчиво сохраняются благодаря высокой инерционности и «зарегулированности» эпигенетической системы, которая не может быстро перестроить все элементы структурогенеза из-за их сложности. В морфогенезе каждого таксона надёжно сохраняются развитийные связи между большим чис-

лом структурных модулей, что может, с одной стороны, маркировать филогению, а с другой, обеспечивает высокую надёжность многомерной индивидуальной диагностики представителей таксона при использовании гомологичных морфоструктур. Для упрощения решения поставленной задачи авторы предложили новую методологию геометрической фенетики — фенограмметрии (Васильев и др., 2018), используя технику построения фенограмм, являющихся аналогами полигонов А.С. Серебровского (1970), построенных по частотам встречаемости фенов. В фенограмметрии используются методы геометрической морфометрии для характеристики изменчивости конфигураций фенограмм, которые авторами названы астеронами из-за звёздчатой формы стандартизованных по размерам фенетических полигонов. При этом допустимы сравнение и визуализация изменчивости как индивидуальных, так и групповых (популяционных) астеронов с помощью программ геометрической морфометрии.

Таким образом, использование для целей популяционно-мерономического анализа комплекса методов традиционной и геометрической морфометрии, а также фенограмметрии позволит на основе популяционных музейных коллекций осуществить многомерную ординацию и фенотипирование представителей сравниваемых таксонов по трём основным компонентам морфогенетической изменчивости (по размерам, форме и структуре меронов) и оценить их морфоразнообразие (disparity) в общем морфопространстве.

* * *

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 16-04-01831-а).

Литература

Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. Москва: КМК Sci. Press. 250 с.

Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.

Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 2009. 511 с.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 471 с.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. 2005. Эпигенетическая дивергенция видов двойников: *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis*. — Популяции в пространстве и времени: Докл. VIII Всероссийского популяционного семинара. Нижний Новгород. С. 47–49.

Васильева И.А. 2006. Закономерности гомологической изменчивости морфологических признаков грызунов на разных этапах эволюционной дивергенции. — Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН. 46 с.

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

Кренке Н.Н. 1933–1935. Феногенетическая изменчивость. Т. 1. Москва: Изд-во Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. 368 с.

Любарский Г.Ю. 1996а. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. Москва: КМК Sci. Press. 436 с.

Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов. — Журнал общей биологии, 39 (4): 495–509.

Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. — Ю.А. Шрейдер (ред.). Системность и эволюция. Москва: Наука. С. 7–32.

Мейен С.В. 1988. Проблемы филогенетической классификации организмов. — Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение, Т. 2. Москва: Недра. С. 497–511.

Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии. — Журнал общей биологии, 63 (6): 473–493.

Серебровский А.С. 1970. Генетический анализ. Москва: Наука. 338 с.

Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. Москва: Высшая школа. 303 с.

Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K. 2014. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? — Journal of Experimental Zoolology, Pt B. Molecular and developmental evolution, 322B: 208–220.

Jablonka E., Raz G. 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. — Qvartenary Review of Biology, 84: 131–176.

Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. — Molececular & Ecological Resources, l.11. P. 353–357.

McGhee G.R. 1999. Theoretical Morphology. The concept and its applications. N.ew York: Columbia Univ. Press. 316 p.

Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. — Systematic Zoology, 39 (1): 40–59.