

XXII  
ЛЮБИЩЕВСКИЕ  
ЧТЕНИЯ  
2008

Том 1



Федеральное агентство по образованию  
ГОУ ВПО Ульяновский государственный  
педагогический университет  
им. И.Н. Ульянова

# XXII ЛЮБИЩЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

Современные проблемы  
эволюции

Том 1

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. 1.: Пленарные доклады, секции теоретической биологии и гуманитарная. - Ульяновск: Ульяновский государственный педагогический университет, 2008. - 360 с.

**ISBN 978-5-86045-275-6**

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

Опубликована часть научного дневника А.А. Любищева. Продолжено начатое в предыдущих сборниках Чтений аннотирование переписки А.А. Любищева с крупными учеными XX века.

Представлены тексты докладов 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 978-5-86045-275-6 (т.1)**

**ISBN 978-5-86045-283-1**

© Оргкомитет Любищевских чтений, 2008

**И.А. Васильева**

**ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, РЕФРЕНЫ И  
ТРАНЗИТИВНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ  
СТРУКТУР ЧЕРЕПА ГРЫЗУНОВ СЕМЕЙСТВА SCRICETIDAE**

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

По мнению А.А. Любищева (1982) именно закон гомологических рядов Н.И. Вавилова (1920) послужил началом выяснения номогенетического компонента эволюции. На недооценку огромного методологического значения закона гомологических рядов также указывал и С.В. Мейен (1988), который считал необходимым дополнить его правилом родственных отклонений Н.П. Кренке (1933-1935). Развивая взгляды Вавилова и Кренке на гомологическую изменчивость, Мейен ввел понятия транзитивного полиморфизма, мерона и рефрена.

У грызунов к признакам, проявляющим гомологическую изменчивость, традиционно относят особенности строения зубной системы (Воронцов, 1966, 1967; Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980). Другой категорией признаков, подверженных гомологической изменчивости, являются так называемые неметрические вариации в строении скелета и черепа, первоначально выявленные при исследовании линейных мышей (Гьнеберг, 1963 и др.), а в дальнейшем обнаруженные в природных популяциях домовых мыши и других видов грызунов (Berry, 1963; Berry, Searle, 1963 и др.), а также у представителей других отрядов млекопитающих, включая человека (Bauchau, 1988). Количественный анализ частот этих вариаций, получивших название фенов, стал эффективным инструментом популяционных исследований (Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1996, 2005 и др.). Представляется, однако, что при рассмотрении фенов как альтернативных состояний неметрических признаков (Васильев, 1996), гомологичных у разных видов, они могут стать не менее эффективным инструментом феногенетического анализа при сравнении близких видов и выявлении степени эпигенетической дивергенции форм на разных уровнях таксономической иерархии (Васильева, 2006). Теоретической базой для этого служат закон гомологических рядов Н.И. Вавилова, дополняющее его правило родственных отклонений Н.П. Кренке, их дальнейшее развитие С.В. Мейеном в форме признания широкого распространения транзитивного полиморфизма и введения представления о меронах и рефренах. Очень близкие теоретические взгляды развиваются в эпигенетической теории эволюции М.А. Шишкина (1988) и эпигенетической концепции гомологии Г. Стриедтера (Striedter, 1998), опирающихся на понятие эпигенетического ландшафта К. Уолдингтона (Waddington, 1957).

На основе теоретического анализа понятий и современных концепций гомологии нами сформулированы основные методологические принципы изучения гомологической изменчивости краниологических структур. Одним из главных методологических принципов является необходимость

разграничения признаков и их состояний – фенев. Вслед за Н.И. Вавиловым мы также различаем условно константную часть фенотипа, или «радикал» и его изменчивую, полиморфную часть, представленную определенным набором фенев неметрических признаков (разным в каждом конкретном случае из-за перехода части признаков в константное, фиксированное состояние, т.е. в радикал). Именно «отклонения» от радикала, даже очень редкие – аномалии или тераты (уродства) в соответствии с правилом Кренке позволяют связать «норму» и «аномалию» в один полиморфный признак – «мерон» Мейена – как разные его состояния, а затем искать повторяющиеся ряды состояний у близких видов – «рефрены». Гомологичными при этом являются, прежде всего, состояния одного мерона-признака, а, следовательно, и сами признаки у разных видов – рефрены – как проявление специальной гомологии. При этом подходе полиморфное состояние признака у одних таксонов оказывается гомологичным мономорфному состоянию у других (в случае фиксации одного из состояний), это означает, что в операциональный набор фенев вовлекается часть свойств радикалов видов, играющих в этом случае роль своеобразных таксономических (мало изменчивых) признаков. Возможны даже крайние случаи привлечения признаков с фиксацией противоположных, альтернативных, состояний при условии, что одновременно сравниваются и таксоны с полиморфным состоянием данного признака. Особенно важным свидетельством гомологии фенев является одновременное проявление альтернативных состояний на разных сторонах одной и той же особи.

Гомологические ряды изменчивости наиболее наглядно можно продемонстрировать на примере рисунка жевательной поверхности щечных зубов полевок. При описании изменчивости зубов полевок принято выделять «морфотипы», под которыми обычно понимаются определенные композиции элементов структуры жевательной поверхности (Малеева, 1976; Большаков и др., 1980; Ковалева и др., 2002 и др.). Форма жевательной поверхности при этом рассматривается как сочетание относительно независимо варьирующих признаков, часть из которых имеет количественную природу изменчивости, а другая может быть представлена дискретными структурами – фенами. Нами продемонстрировано проявление ряда закономерностей, которые следует связать с законами гомологической изменчивости Н.И. Вавилова и Н.П. Кренке в их истолковании С.В. Мейеном. С одной стороны, в спектре изменчивости конкретного зуба можно проследить несколько направлений его структурных трансформаций (меронов), а с другой – обнаружить параллельные ряды структурных состояний (транзитивный полиморфизм) и их композиций, или морфотипов зубов (рефрены), представленные с разной полнотой и частотой встречаемости у разных видов.

Рассмотрим примеры практического использования гомологических рядов изменчивости зубов для описания специфики таксонов разного иерархического ранга на примере некоторых форм полевок. Сравнили проявления гомологической изменчивости признаков третьего верхнего щечного зуба ( $M^3$ ) у двух подвидов полевки-экономки (северного *Microtus oeconomus hahlovi* и

номинативного М. о. *oesopomus*), полевки Миддендорфа, трех представителей подрода *Neodon*: памирской, арчевой полевки (включая резко дифференцированную форму из заповедника Аксу-Джабуглы с Таласского Алатау), восточноевропейской полевки, а также двух дифференцированных подвидов большеухой полевки (алтайского *Alicola macrotis macrotis* и забайкальского *A. m. vinogradovi*). Сравнение позволило сопоставить представителей триб Arvicolini (подроды *Neodon*, *Microtus*, *Alexandromys* и *Pallasiinus*) и *Prometheomyini* (род *Alticola*) по И.Я. Павлинову (2003). Для всех форм имелись данные о частотах встречаемости морфотипов и признаков, положенных в основу их выделения (Большаков и др. 1980). Провели кластерный анализ (UPGMA) частот встречаемости классов складчатости лингвальной и буккальной сторон зубов, а также проявления или непроявления определенных перемычек, обусловленных сжатием эмали (фенов), у 9 перечисленных выше таксонов с использованием сопряженного двустороннего подхода: направление Q – группирование таксонов по частотам фенов зубов и направление R – группирование фенов по сходству таксонов (Brower, Kyle, 1988). На приведенном рисунке (рис. 1.) видно, что в случае Q-направления кластерного анализа таксоны сгруппировались по родам, которые относятся к разным трибам: *Prometheomyini* и *Arvicolini*., а в пределах родов *Microtus* и *Alticola* в соответствии с подродовой и видовой принадлежностью. R-направление выявляет мерономическую структуру данной группы таксонов по проявлениям гомологической изменчивости фенов, использованных при выделении морфотипов. Таким образом, имеются основания полагать, что именно сочетание и взаимное пересечение многих гомологических рядов морфотипической изменчивости зубов позволяет выявить различия в структуре составляющих их меронов и выявить таксономическую иерархию, опираясь на частотную представленность элементов их морфотипических рефренов. В данном случае параллелизм изменчивости является не конвергентным сходством, а сохранением системных свойств развития при дивергенции форм, основанным на унаследовании ими исходно общей эпигенетической системы на основе транзитивного полиморфизма.

В результате гомологизации фенов неметрических признаков у 39 видов семейства *Cricetidae*, был составлен их общий каталог. Общее число гомологичных признаков составило 126, а их состояний (фенов) – 281. Для сравнительно-фенетического анализа было отобрано 107 признаков. Сравнивали 45 выборок, которые представляли 36 видов подсемейства *Arvicolinae*. В качестве внешней группы использованы три вида подсемейства *Cricetinae*, относящиеся к разным родам. Для оценки качественного фенетического разнообразия таксонов провели анализ характера распределения фенов по таксонам с применением процедуры многомерной нефиксированной сериации соотношений таксон-признак методом Броуэра-Кайла (Brower, Kyle, 1988). В алгоритм метода заложен поиск взаимной упорядоченности двух множеств – множества признаков и множества содержащих их выборок. Распределение фенов по таксонам и зависящее от него распределение таксонов по представленности фенов оказалось упорядоченным.

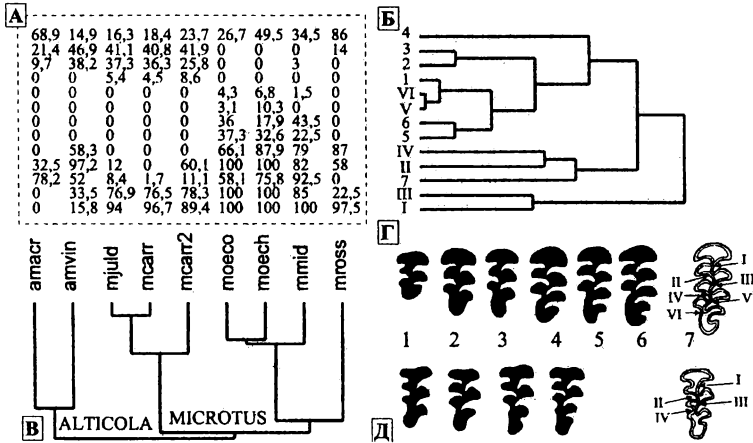


Рис. 1. Гомологическая изменчивость строения  $M^3$  у полевок *Microtus* и *Alticola*.

А – частоты состояний признаков в выборках 9 таксонов; Б – кластер взаимосвязей состояний признаков  $M^3$ ; В – фенограмма иерархического сходства таксонов (UPGMA); Г, Д – морфотипические рефрены у *Microtus* (вверху) *Alticola* (внизу)  $M^3$  1-7 – классы складчатости (1 – forma ultrasimplex; 2 – f. simplex; 3 – переход от simplex к typica; 4 – f. typica; 5 – переход от typica к variabilis; 6 – f. variabilis; 7 – f. duplicata + variabilis); I-VI – варианты разделения дентиновых полей

На полученной диаграмме прослеживался отчетливый тренд смещения встречаемости фенот от левого верхнего угла таблицы к правому нижнему. При этом сверху вниз изученные виды и внутривидовые формы «выстроились» в соответствии с их принадлежностью, во-первых, к подсемействам: Arvicolinae вверху, Cricetinae – внизу, во-вторых, – к соответствующим трибам, в соответствии с их составом, принятым в системе И.Я. Павлинова (2003).

Выявленная закономерность качественного фенетического разнообразия изученного множества таксонов наглядно иллюстрирует гомологические ряды изменчивости изученной системы признаков в понимании Н.И. Вавилова и указывает на перспективность их применения для оценки уровней эпигенетической дивергенции таксонов разного ранга уже с применением количественных оценок, основанных на частотах встречаемости фенот.

Структура эпигенетической дивергенции таксонов наиболее отчетливо выявляется с помощью кластерного анализа. Мы использовали для кластерного анализа частот встречаемости фенот различные методы оценки фенетических дистанций (MMD-дистанции, расстояния Неи, Кавалли-Сфорца, Мориситы и др.) Рассмотрим кластерный анализ матрицы фенетических дистанций, вычисленных по М. Неи (Nei, 1972.) Кластер на основе дистанций Неи (рис. 2) построен как неукорененная дендрограмма, в которой хорошо видны уровни

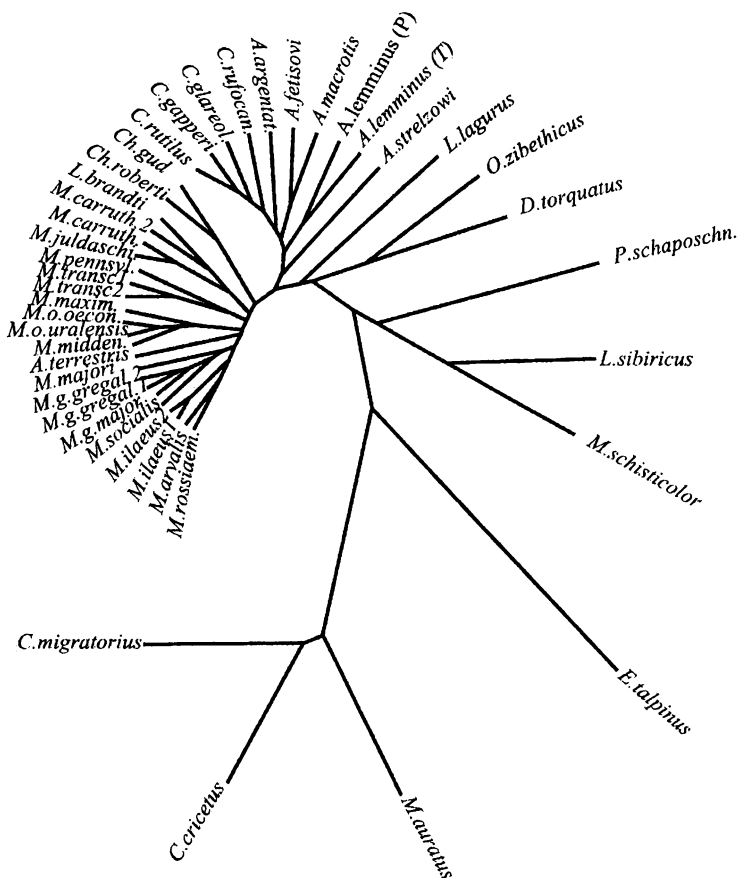


Рис. 2. Кластерный анализ матрицы дистанций Неи для 43 таксонов (включены не все внутривидовые формы) по частотам встречаемости фенотипических признаков 107 гомологичных неметрических признаков

различий между таксонами, отраженные в длинах и углах разворота ветвей.

Ветвящееся древо наглядно отражает эпигенетическую дивергенцию изученных таксонов и их иерархическое соподчинение, основанное на степени эпигенетической конгруэнтности. Полученные результаты хорошо согласуются с принимаемой в систематике грызунов системой таксономических отношений, созданной с учетом их общей морфологии и палеонтологической истории (Громов, Поляков, 1977).

В итоге многократных повторений процедуры группирования выборок

различными методами (варьировались как сами дистанции, так и способы связывания групп между собой) выявлена достаточно устойчивая кластерная структура, которая регулярно повторяется, как на уровне обособления высших таксонов, так и на уровне агломерации видов и внутривидовых форм. Обращает на себя внимание то, что *Ellobius talpinus* во всех случаях занимает промежуточное положение между подсемействами хомячьих и полеvoчьих, приближаясь к последним. Таким образом, выявленная на основе комплекса частот гомологичных фенотипических признаков иерархия эволюционных отношений между таксонами непротиворечиво укладывается в наиболее известные в настоящее время таксономические схемы и также позволяет, по-видимому, их несколько уточнить и дополнить. В частности, наши данные в наибольшей степени согласуются с системой триб, предложенной И.М. Громовым (Громов, Поляков, 1977), однако на имеющемся материале не подтверждается правомерность исключения трибы *Ellobiini* из состава подсемейства *Arvicolinae* и включение ее в состав подсемейства *Cricetinae*. Представляется более приемлемым либо рассмотреть *Ellobius* в ранге трибы *Ellobiini* в составе подсемейства *Arvicolinae* (Павлинов, 2003), либо выделение самостоятельного подсемейства *Ellobiinae*, как это предлагал ранее Кретзой (Kretzoi, 1955: цит. по Громов, Поляков, 1977).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 07-04-00161\_а и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ НШ1022.2008.4.

### Литература

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) / Р. Ангерманн // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т.3. С. 104-118.

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

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н.И. Вавилов. Саратов, 1920. 16 с. (цит. по: Вавилов Н.И. Избранные труды / Н.И. Вавилов. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 5. 786 с.).

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 меронимии / А.Г. Васильев. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. 640 с.

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

Воронцов Н.Н. О гомологической изменчивости / Н.Н. Воронцов // Проблемы кибернетики. М., 1966. Вып. 16. С. 221-229.

Громов И.М. Полевки (*Microtinae*) / И.М. Громов, И.Я. Поляков. Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие; т. 3, вып. 8).

Ковалева В.Ю. Изучение структуры изменчивости морфотипов коренных зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) через билатеральную асимметрию их проявления / В.Ю. Ковалева, А.А. Поздняков, В.М. Ефимов / Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 1. С. 111-117.

Кренке Н.П. Феногенетическая изменчивость: сб. работ отделения фитоморфогенеза / Н.П. Кренке. Труды Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М., 1933-1935. Т. 1. 860 с.

Любищев А.А. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и его значение в биологии / А.А. Любищев // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 247-253.

Малеева А.Г. Об изменчивости зубов у полевок (Microtinae) / А.Г. Малеева // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л., 1976. С. 48-57.

Мейен С.В. Проблемы филогенетической классификации организмов / С.В. Мейен // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение: спр. пособие: в 2 т. М., 1988. Т. 2. С. 497-511.

Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих / И.Я. Павлинов. М.: Изд-во МГУ, 2003. 297 с.

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс / М.А. Шишкин // Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение: спр. пособие: в 2 т. М., 1988. Т. 2. С. 142-168.

Яблоков А.В. Введение в фенетику популяций: новый подход к изучению природных популяций: учеб. пособие для студ. вузов / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. М.: Высш. шк., 1985. 160 с.

Bauchau V. Non-metrical variation in wild mammals: a bibliography / V. Bauchau // Mammal. Rev. 1988. Vol. 18. P. 195-200.

Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* / R.J. Berry // Genetical Research. Camb. 1963. Vol. 4. P. 193-220.

Berry R.J. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton / R.J. Berry, A.G. Searle // Proc. Zool. Soc. London. 1963. Vol. 140. P. 557-615.

Brower J.C. Seriation of an original data matrix as applied to palaeoecology / J.C. Brower, K.M. Kyle // Lethaia. 1988. Vol. 21. P. 79-93.

Грьнеберг Н. The Pathology of Development / Н. Грьнеберг. Oxford: Blackwell, 1963. 309 p.

Nei M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Nat. 1972. Vol. 106. P. 283-292.

Striedter G.F. Stepping into the same river twice: homologues as recurring attractors in epigenetic landscapes / G.F. Striedter // Brain, Behavior and Evolution. 1998. Vol. 52. 218-231.

Waddington C.H. The strategy of gene / C.H. Waddington. London: Allen and Unwin, 1957. 340 p.

### Резюме

Разработаны оригинальные подходы к изучению гомологической изменчивости на примере рисунка жевательной поверхности щечных зубов

---

полевок и неметрических пороговых признаков скелета млекопитающих с позиций закона гомологических рядов Н.И. Вавилова в сочетании с правилом родственных отклонений Н.П. Кренке и феноменом транзитивного полиморфизма С.В. Мейена. Выявлены рефрены в фенетическом разнообразии краниологических структур грызунов. Показано, что сравнительный количественный анализ частот гомологичных фенотипов позволяет оценивать уровни эпигенетической дивергенции таксонов разного ранга: от подвидов до подсемейств.

### Summary

Using molar crown patterns and non-metric skeletal traits as an example, the author developed some original approaches for studying of homological variability in a view of the positions of N. Vavilov's law of homological series in combination with N. Krenke's rule of related deviations and S. Meien's phenomenon of transitive polymorphism. A lot of morphologic refrains in skull structures phenetical diversity were found. Comparative numerical analysis of homologues phenes frequencies was shown to permit estimating of levels of epigenetic divergence of various rank taxonomic units: from subspecies to subfamilies.